

11-167/2

# ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 3

1972

№ 15

---

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	№ 15 (210) Вып. 3	Декабрь 1972
--	---	----------------------	-----------------

## СОДЕРЖАНИЕ

Г. В. Крылов. Развитие биологических наук в Сибири	3
Р. В. Ковалев, Б. М. Кленов, Х. А. Арсланов. Вопросы радиоуглеродного датирования органического вещества дерново-подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом Томского Приобья	6
Н. Н. Наплекова, Н. Н. Лащинский, А. В. Ронгинская. Аэробное разложение целлюлозы в почвах и ризосфере дикорастущих растений	10
Л. Г. Сафронова, Н. Н. Наплекова. Влияние витаминов на разложение целлюлозы аэробными бактериями	17
Л. Г. Сафронова. Витаминобразующая способность спутников целлюлозных бактерий	23
К. А. Соболевская, Г. И. Высочина. Эколого-географические аспекты и некоторые вопросы хемосистематики секции <i>Asopogon</i> Meisn. рода <i>Polygonum</i> L.	29
Т. К. Кутафьева. К истории развития растительности в районе среднего течения Енисея в голоцене	39
Т. П. Некрасова. Рост и плодоношение у сосны обыкновенной	45
Н. П. Мишуков. Плодоношение кедра сибирского в подзоне Северной тайги	53
И. Г. Ляхова. Гридово-мочажинные комплексы Хотхурского болотного массива	60
И. М. Панькова, М. С. Рерберг, А. В. Гаспарян, И. П. Трубочев. К характеристике альго-бактериального ценоза. Микроорганизмы, участвующие в превращении азотсодержащих веществ	64
Л. С. Тирранен, М. С. Рерберг. Микрофлора питательного раствора при гидропонном выращивании овошных поликультур	68
П. Е. Полякова, Н. П. Гауценко. К фауне кровососущих комаров Предбайкалья и северного Забайкалья	73
Л. И. Батенко. Некоторые морфогистохимические особенности почек желтой и степной пеструшек	80
Г. Б. Ливчак. Материалы к сравнительной характеристике дыхания тканей и органов грызунов	87
М. А. Несторович, Н. И. Попова. Сравнительная морфология и гистохимия обонятельной выстилки некоторых морских рыб	95
М. В. Волгин, В. М. Аичутин. Половой цикл, нерест и плодовитость карасей степных озер Западной Сибири	102
А. С. Саратиков, Н. Н. Самойлов. Влияние солей лития на содержание лития, калия и натрия в мозгу животных	105
З. П. Гуреева, А. П. Гилев. Влияние некоторых сложных эфиров аминокислот на процесс инактивации серотонина гомогенатами мозга мышей	111

### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

И. А. Терсков, Е. А. Ваганов, В. В. Спиров. Новые методы изучения распределения пористости и плотности древесинки внутри годичных слоев	115
И. А. Куперман, Г. А. Бочков. Установка для измерения газообмена биологических объектов	120

### КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

И. Л. Клевенская, Б. М. Кленов. Рост и азотфиксация некоторых олигонитрофилов на гуминовых кислотах и фульвокислотах	127
Г. М. Свиридонов, Г. В. Крылов, Ю. В. Никифоров. О находках горного воска на Алтае и его происхождении	129
Б. Ф. Бельшев. О зависимости распространения стрекоз ( <i>Odonata</i> , <i>Insecta</i> ) в условиях северной Евразии от экологического фактора — влажности	131
Б. С. Юдин. Запасание сибирским кротом дождевых червей как одна из адаптаций к жизни в условиях климата Сибири	133
М. М. Долгин. Биология кушницинкового листоеда на Алтае	137
Е. М. Думенова. Влияние бензола и бензоамила на судорожный порог гишокампа	140

### КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

М. С. Кузьмина, Н. Я. Кац. «Болота земного шара». М., «Наука», 1971	144
Б. С. Юдин, Ю. Г. Швецов. «Млекопитающие Якутии». М., «Наука», 1971	145
Список статей, опубликованных в серии биологических наук в 1972 г.	147



CONTENTS

G. V. Krylov. Development of biological sciences in Siberia	6
R. V. Kovalev, B. M. Kleonov, Kh. A. Arslanov. On the radiocarbon dating of organic matter of soddy podzolic soils having second limic horizon of the Tomskoye priob'ye	10
N. N. Naplecova, N. N. Laschinsky, A. V. Ronguinskaja. Aerobic decomposition of the cellulose in the soil and the rizosphere of the wild plants	17
L. G. Safronova, N. N. Naplecova. Influence of vitamin's on the decomposition of cellulose by cellulolytic bacteria	23
L. G. Safronova. Vitamin-forming ability of cellulolytic bacteria satellites	29
K. A. Sobolevskaja, G. I. Vysochina. Ecological and geographical aspects and some questions of the chemosystematics of section Aconogonon Meisn. of genus Polygonum L.	39
T. K. Kutaf'eva. On the history of vegetation development of the middle course of the Yenisei during holocene	45
T. P. Nekrasova. Growth and fruiting of the Scotch pine	53
N. P. Mshukov. Fruiting of cedar pine in the northern taiga subzone	60
I. G. Lyakhova. Ridge-pool complex formation of Kholkhursky bog mass	64
I. M. Pankova, M. S. Rerberg, A. V. Gasparyan, I. N. Trubachev. To the characteristics of algo-bacterial cenosis of algal cultivator. Microorganisms which take part in transformation of nitrogen-containing substances	68
L. S. Tirranen, M. S. Rerberg. Microflora of nutrient solution in soilless growing of vegetable polycrops	73
P. E. Polyakova, N. P. Glushchenko. On the fauna of blood-sucking mosquitoes from Pribaikalia and Transbaikalia	80
L. I. Batenko. On some morphohistochemical peculiarities of the kidneys of Lagurus lagurus Pall. and Lagurus luteus Eversm	87
G. B. Livchak. On the comparative characteristics of tissue and organ respiration in rodents	95
N. A. Nestorovich, N. I. Popova. Comparative morphology and histochemistry of the olfactory epithelium of some sea fishes	102
M. V. Wolguin, V. M. Anchulin. Sex cycle, spawning and fertility of westsiberian crucians in the step lakes	105
A. S. Saratkov, N. N. Samoilov. Effect of lithium salts on the lithium, potassium and sodium contents in the brain of animals	111
Z. P. Gureeva, A. P. Gillev. The influence of some esters of aminoalcohols on the inactivation of serotonin by brain homogenates of the mice	115

RESEARCH METHODS

I. A. Terskov, E. A. Vaganov, V. V. Spirrov. New investigation methods of wood density and porosity distribution within annual layers	115
I. A. Kuperman, G. A. Bochkov. A device for measuring of gas-exchange of biological objects	120

SHORT NOTES

I. L. Klevenskaya, B. M. Kleonov. Growth and nitrogen fixation of some oligonitrophilous microorganisms in humic and fulvic acids	127
G. M. Sviridonov, G. V. Krylov, Yu. V. Nikiforov. Finds of mineral wax in Altai and its origin	131
B. F. Belyshev. Dependence of dragonflies distribution on ecological factor-humidity in northern Eurasia	133
B. S. Yudin. Storing of Earthworms by Siberian mole is one of the adaptation to the life under siberian climatic conditions	137
M. M. Dolguin. Biology of water-lily leaf beetle (Calerucella nymphaeae L.) of the Altai	140
E. M. Dumanova. Effects of benzonal and benzobamyl on the convulsive threshold of hypocampus	147

CRITIQUE AND BIBLIOGRAPHY

M. S. Kuzmina, N. Ya. Katz. «Bogs of the world». Moscow, «Nauka», 1971	144
B. S. Yudin, Yu. G. Shvetzov. «Mammals of Yakutia», Moscow, «Nauka», 1971	145
List of the articles published in siberian biological journal in 1972	147

173125

Центральная научная  
библиотека  
Академии наук Киргизской ССР

Художественный редактор В. И. Желнин. Технический редактор А. М. Влывх, Н. М. Бурлаченко. Корректоры Н. Д. Александрова, Р. С. Митяева.

Сдано в набор 10 ноября 1972 г. Подписано в печать 10 января 1973 г. МН 00103. Бумага тип. № 2. Ф-т 70x108/16. 9,25 печ. л., 12,9 усл. печ. л., 14,2 уч.-изд. л. Тираж 1416 экз. Заказ № 901. Цена 70 коп.

Издательство «Наука», Сибирское отделение, Новосибирск, 99, Советская, 18. 4-я типография изд-ва «Наука», Новосибирск, 77, Станиславского, 25.

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ  
АКАДЕМИИ НАУК СССР

№ 15, вып. 3

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

1972

Г. В. КРЫЛОВ

РАЗВИТИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК  
В СИБИРИ

Создание на основе ленинского учения Союза Советских Социалистических республик — многонационального государства нового типа — открыло широкие горизонты перед народами нашей страны по вовлечению их в сферу социалистических преобразований, по овладению вершинами науки, техники и культуры, по интенсивному освоению природных богатств. Новая жизнь началась и для народов Сибири.

В настоящее время трудящиеся Сибири под руководством Коммунистической партии успешно выполняют директивы XXIV съезда КПСС по девятому пятилетнему плану развития народного хозяйства, вносят заметный вклад в развитие экономики, науки и культуры СССР. Многонациональные коллективы трудящихся Сибири единой дружной семьей осуществляют строительство крупных промышленных и энергетических комплексов — всесоюзных строек коммунизма, участвуют в интенсивном освоении нефтегазовых, угольных и других минеральных богатств, обширных сельскохозяйственных и лесных территорий и других биологических ресурсов, открытых и изученных за годы Советской власти.

В научных центрах Сибири и Дальнего Востока, многие из которых созданы за последние 10—15 лет, развиваются различные направления биологических наук. Эти науки уже теперь оказывают заметное влияние на развитие ряда ведущих отраслей народного хозяйства, здравоохранение и культуру не только восточных районов страны, но и далеко за их пределами.

Если до революции в Сибири было всего три высших учебных заведения и ни одного научно-исследовательского института, то теперь их насчитываются десятки с коллективами ученых в несколько сотен человек. Многочисленные коллективы биологов трудятся в Сибирском отделении Академии наук СССР и трех его филиалах: Восточно-Сибирском, Бурятском и Якутском. Здесь работы в области биологических наук ведут 12 крупных научно-исследовательских институтов. Это Институт цитологии и генетики, Биологический институт, Институт почвоведения и агрохимии, Центральный Сибирский ботанический сад, Институт физиологии животных и человека (в Новосибирске), Институт леса и древесины имени В. Н. Сукачева и Институт физики имени Л. В. Киренского (в Красноярске), Сибирский институт физиологии и биохимии растений (в Иркутске) и Лимнологический институт (в пос. Лиственничное на берегу озера Байкал), Бурятский институт естественных наук (в Улан-Уде), Институт биологии и Ботанический сад Якутского филиала СО АН СССР (в Якутске). В недавно выделенном из Сибирского отделения АН СССР Дальневосточном научном центре шесть институтов биологического профиля: Биолого-почвенный, Институт биологически активных веществ, Институт биологии моря (во Владивостоке), Сахалинский комплексный



институт (в пос. Ново-Александровске), Северо-Восточный комплексный институт (в г. Магадане), Хабаровский комплексный институт. Кроме того, ботанические исследования здесь проводят Владивостокский ботанический сад, Комитет по изучению женьшеня и другого лекарственного сырья, Горно-таежная станция имени В. Л. Комарова, заповедники «Кедровая падь» и Спутинский, заповедники-станции: Зейский, Хинганский, Большехехцирский и Комсомольский.

Биологическая тематика разрабатывается в семи сибирских университетах, в 50 учебных и 20 отраслевых институтах сельскохозяйственного, медицинского и педагогического профилей. В Новосибирске недавно создано Сибирское отделение ВАСХНИЛ, куда вошли крупные научно-исследовательские институты. Отделение призвано проводить биологические исследования, связанные с развитием сельского хозяйства, координировать научно-исследовательские работы, направленные на рациональное использование земельных, лесных и водных ресурсов, дающих сельскохозяйственную продукцию\*.

Юбилейный год — год 50-летия создания СССР — сибирские биологи встречают крупными достижениями в выполнении кардинальных задач, связанных с изучением широкого круга биологических явлений на различных уровнях организации жизни, в изучении разнообразных биологических ресурсов Сибири и Дальнего Востока и нормализации их рационального использования и восстановления.

Только в Сибирском отделении АН СССР в последние годы исследования велись по 9 направлениям, включающим свыше 30 проблем и около 150 научных тем.

Значительные достижения имеются в области молекулярной биологии и биохимии, цитологии и генетики, биофизики и радиобиологии, физиологии и биохимии растений (и в том числе в учении о фитонцидах и биологической полезности растений), в области физиологии и биохимии микроорганизмов, физиологии животных, флористики и геоботаники, лесоведения и лесоводства, агрономии, ботанического и лесного ресурсоведения, в изучении растений, содержащих биологически активные вещества, в частности таких, как женьшень, элеутерококк, левзея, золотой корень, или родиола розовая, лимонник, аралия, заманиха, володушка золотистая, синюха лазоревая, облепиха, арония черноплодная и др. Хорошие результаты получены в области зоологии позвоночных и оптимизации полезной и вредной фауны, энтомологии и паразитологии, альгологии и гидробиологии, ихтиологии и рациональ-

\* И. И. Синягин. Основные направления научно-исследовательских работ на 1971—1975 гг. по сельскому хозяйству Сибири и Дальнего Востока в свете решений июльского Пленума ЦК КПСС. «Сибирский вестник сельскохозяйственной науки», 1971, № 1.

\*\* А. Б. Жуков. Развитие лесоведения и лесоводства в СССР за 50 лет. В сб. «Достижения лесной науки за 50 лет». Красноярск, кн. изд-во, 1967; М. В. Высоцкий. Основные итоги биологических исследований в институтах и лабораториях Сибирского отделения АН СССР. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1971, № 5, вып. 1; Г. В. Крылов. Развитие лесоведения и лесоводственных исследований в Сибири за 50 лет. В сб. «Развитие биологической науки в Сибири за 50 лет», Новосибирск, «Наука», 1968; Т. Г. Попова. Итоги изучения низших растений в Западной Сибири. Там же; К. А. Соболевская. Ботанические исследования в Сибири за 50 лет Советской власти. Там же; Г. И. Нецкий, А. А. Максимов, Н. В. Непелов. Основные результаты зоологических исследований в Сибири по природно-очаговым инфекциям. Там же; В. А. Тавровский. Основные итоги изучения позвоночных животных Сибири и Дальнего Востока за 50 лет Советской власти. Там же; А. И. Черепанов. 50 лет энтомологических исследований в Сибири. Там же; А. И. Черепанов. Исследование живой природы Западной Сибири и ее освоение. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1971, № 10, вып. 2.

ного использования биологических ресурсов внутренних водоемов и морских литоралей, почвоведения, агрохимии и биогеохимии, биологической рекультивации техногенных земель, охраны природы и научного природопользования\*\*. Не менее крупные успехи достигнуты в селекции полезных растений и в области зоотехнической науки\*.

В Сибири и на Дальнем Востоке сформировались крупные научные школы, работает ряд проблемных советов. Многие вузы и научно-исследовательские институты имеют ученые советы, с правом приема и защиты кандидатских и докторских диссертаций. Создана аспирантура, где воспитываются высококвалифицированные кадры биологов по разным разделам наук. Среди биологов Сибири — представители различных национальностей, в том числе русские, якуты, украинцы, буряты, манси, евреи, ханты, хакасы, кеты, ненцы, селькупы, карагасы и многие другие.

В институтах биологического профиля Сибирского отделения работают два академика, три члена-корреспондента, более 80 докторов и 480 кандидатов наук. Кроме того, в разработке сибирской тематики принимают участие ряд видных ученых страны. Значительная армия ученых-биологов, насчитывающая более 1000 человек, работает в других отраслевых и учебных институтах, университетах и многочисленных опытных станциях Сибири. Результаты исследований широко освещаются в центральных и сибирских журналах, в трудах институтов и университетов.

В директивах XXIV съезда КПСС перед биологами поставлены задачи по развитию научных исследований, направленных в первую очередь на предупреждение и лечение сердечно-сосудистых, онкологических и вирусных заболеваний, разработку проблем генетики наследственных заболеваний, создание новых физиологически активных препаратов для медицины, сельского хозяйства, легкой и пищевой промышленности, разработку генетических методов селекции для выведения высокоурожайных сортов растений и наиболее продуктивных пород животных. Биологи принимают активное участие в изучении природных ресурсов и разработке научных основ охраны и преобразования природы в целях улучшения естественной среды, окружающей человека\*\*. Весомый вклад в разработку всех этих направлений вносят биологи Сибири.

Успешное развитие биологических наук в Сибири и внедрение научных достижений в практику еще раз свидетельствуют о том, что сбылось ленинское предвидение: Сибирь вовлечена в активную жизнь нашей Родины, в создание материальных и духовных основ коммунистического общества. Это одна из побед ленинской национальной политики.

\* Д. Ф. Петров, А. В. Железнов, В. И. Лизнев. Развитие селекции в Сибири за 50 лет Советской власти. В сб. «Развитие биологической науки в Сибири за 50 лет». Новосибирск, «Наука», 1968; М. О. Симон. Достижения зоотехнической науки в Сибири за 50 лет. Там же.

\*\* Материалы XXIV съезда КПСС. М., Госполитиздат, 1971, стр. 244—245.



Р. В. КОВАЛЕВ, Б. М. КЛЕНОВ, Х. А. АРСЛАНОВ

ВОПРОСЫ РАДИОУГЛЕРОДНОГО ДАТИРОВАНИЯ  
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВ  
СО ВТОРЫМ ГУМУСОВЫМ ГОРИЗОНТОМ  
ТОМСКОГО ПРИОБЬЯ

Проблема происхождения второго гумусового горизонта в дерново-подзолистых почвах Западной Сибири до настоящего времени не решена. Существуют две точки зрения, признающие соответственно реликтовое и гумусо-иллювиальное происхождение этого горизонта. Радиоуглеродное датирование гуминовых кислот, выделенных из декальцированных образцов почв (2-я фракция, по И. В. Тюрину), показало, что их возраст во втором гумусовом горизонте дерново-среднеподзолистой почвы достигает 4000 лет. Эти данные позволяют отнести второй гумусовый горизонт к эпохе среднего голоцена и указывают на реликтовое его происхождение. Установлено, что чем сильнее развитие подзолообразования, тем больше проявляется омоложение второго гумусового горизонта.

Изучение развития почв во времени представляет важную теоретическую проблему почвоведения и палеогеографии. В. В. Докучаев [1] рассматривал время как один из основных факторов почвообразования. Последующий опыт науки приводит к убеждению, что современные почвы в своем генезисе и географии связаны не только с современными условиями почвообразования, но и несут исторические признаки и свойства.

Одним из существенных компонентов почвы, отражающим в известной степени историю почвообразования, является гумус. Поэтому несоответствие природы гумуса в целом или отдельных его компонентов современной биоклиматической обстановке свидетельствует о существовании реликтов предшествующего почвообразования. Поскольку органические вещества почвы, в частности гуминовые кислоты, представляют весьма устойчивые в условиях земной коры формы органических соединений, интересно подойти к оценке возраста почв, исследуя характер гумусовых веществ. На это обращал внимание еще И. Д. Седлецкий [2].

В последнее время в почвоведение вошел метод радиоуглеродного датирования по  $C^{14}$ . Проблема определения возраста почв по  $C^{14}$  тесно связана с датированием почвенного гумуса, так как именно он несет в себе изотоп  $C^{14}$ . Сложность этой проблемы в том, что гумус представляет многокомпонентную и гетерохронную систему, т. е. комплекс органических соединений разного происхождения и возраста. Поэтому использование радиоуглеродных датировок для определения возраста современных почв дает очень большой разброс данных [3—5]. Непрерывные процессы образования гумусовых веществ, особенно ярко выраженные в перегнойно-аккумулятивном горизонте, осложняют картину. В связи с этим под возрастом почв следует понимать скорее всего среднее время пребывания органического углерода в почве, т. е. скорость его круговорота. Вместе с тем соответствие большинства радиоуглеродных датировок современных почв данным гумусонакопления, полученным расчетным пу-

тем, свидетельствует о надежности метода радиоуглеродного датирования [3, 6].

Однако радиоуглеродное датирование почвенного гумуса само по себе не дает окончательного объяснения генезиса почв. При решении эволюционно-генетических проблем радиоуглеродное датирование следует сопровождать исследованиями природы гумуса и свойств его компонентов. Такие работы, на наш взгляд, могут внести определенный вклад, например, в выяснение вопросов происхождения второго гумусового горизонта дерново-подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом, широко распространенных в южнотаежной подзоне Западной Сибири.

О происхождении второго гумусового горизонта до настоящего времени нет единого мнения. Большинство исследователей признает реликтовый характер второго гумусового горизонта [7—9]. Но некоторые авторы считают, что это горизонт современный, гумусоиллювиальный [10, 11].

Литературные материалы свидетельствуют о том, что возраст почвенного гумуса представляет одну из дискуссионных проблем почвоведения.

Отдельные сведения о возрасте и происхождении второго гумусового горизонта, полученные с помощью метода радиоуглеродного датирования, подтверждают его реликтовую природу [12, 13]. В связи с этим у одних и тех же авторов встречаются противоречивые толкования вопросов происхождения второго гумусового горизонта [11, 12].

Выбранные нами для исследования почвы располагаются по профилю, идущему от водораздельного болота к реке Икса (юго-восточная часть Томской обл.). Между дренированным приречным пространством и водораздельным болотом узкой полосой простираются дерново-глеевые почвы, характеризующиеся мощным гумусовым горизонтом и хорошо выраженными признаками солонцеватости в нем. Наличие кротовин свидетельствует о том, что здесь в предшествующую эпоху обитали представители степной фауны. По направлению от водораздельного болота к долине Иксы дренированность территории увеличивается. На более дренированных местоположениях распространены дерново-подзолистые почвы, отличающиеся различной степенью деградации, т. е. различной выраженностью подзолистого и второго гумусового горизонтов. В этом районе как и во всей центральной части южной тайги Западной Сибири, степень выраженности подзолообразовательного процесса усиливается по мере увеличения дренированности территории [14].

Возраст гумуса определялся в дерново-глеевой почве (разрез 1) и дерново-подзолистых почвах со вторым гумусовым горизонтом средней и сильной степени оподзоленности (разрезы 3, 4).

Несоответствие изучаемых почв южной тайги современным биоклиматическим условиям проявляется прежде всего в содержании и распределении по профилю органического углерода и азота [15, 16].

Содержание гумуса в дерново-глеевой почве достигает 10—13% в верхней части гумусовой толщи, вниз по профилю оно постепенно уменьшается. В дерново-подзолистых почвах со вторым гумусовым горизонтом гумуса, как правило, значительно меньше — 3—5%, причем второй гумусовый горизонт не всегда содержит больше органического вещества, чем вышележащий подзолистый горизонт. На фоне всего почвенного профиля второй гумусовый горизонт выделяется тем, что соотношение  $C : N$  уменьшается в нем до 9—10 против 13—18 в вышележащих горизонтах. Это уменьшение обусловлено преобладанием в составе гумуса гуминовых кислот [15], которые отличаются более высоким содержанием азота, чем фульвокислоты [17].

Проведенные нами ранее исследования природы гумуса дерново-подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом позволили установить, что в составе их гуминовых кислот преобладает 2-я фракция, что прибли-



жает исследуемые почвы к почвам черноземного типа. Результаты элементарного анализа привели к заключению, что гуминовые кислоты во втором гумусовом горизонте более карбонизованы, содержат меньше элементов воды и являются более зрелыми формами органического вещества, чем гуминовые кислоты в первом гумусовом горизонте. Эти факты наводят на мысль, что второй гумусовый горизонт дерново-подзолистых почв имеет реликтовое происхождение.

Для подтверждения реликтовости дерново-глеевой почвы и современных дерново-подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом мы провели радиоуглеродное датирование 2-й фракции гуминовых кислот. При выделении препаратов кислот для датирования в основу был положен метод И. В. Тюрина [18]. Подвижные формы гуминовых кислот (1-я фракция), выделяемые при непосредственной обработке почвы 0,1 н. NaOH, при соотношении твердой и жидкой фаз 1:20, в анализ не принимались. По литературным данным, подвижные формы гуминовых кислот омолаживают истинный возраст устойчивых гуминовых кислот (2-й и 3-й фракций). Последние представляют наиболее древнюю часть почвенного гумуса [4, 19]. После условного отделения 1-й фракции гуминовых кислот почву декальцировали и из нее выделяли по общепринятому методу гуминовые кислоты 2-й фракции. Из углерода этих кислот синтезировали бензол по общепринятому методу [20]. Содержание радиоуглерода измеряли с помощью сцинтилляционного счетчика. Обработку результатов проводили по стандартной методике. Результаты датирования приведены в таблице.

Радиоуглеродные датировки 2-й фракции гуминовых кислот (в годах)

Лабораторный номер	Горизонт	Глубина, см	Возраст
<i>Разрез 1. Дерново-глеевая почва, кедровый зеленомошный лес</i>			
Лу-118	A <sub>2</sub>	32—37	1370 ± 80
<i>Разрез 4. Дерново-вторичносреднеподзолистая почва, березовый осоково-разнотравный лес</i>			
Лу-117	A <sub>1</sub>	5—10	890 ± 130
ЛУ-119	A <sub>2</sub>	35—40	3970 ± 120
<i>Разрез 3. Дерново-вторичносильноподзолистая почва, елово-кедрово-пихтовый зеленомошно-осочковый лес</i>			
ЛУ-120	A <sub>1</sub>	4—9	1920 ± 140
ЛУ-146	A <sub>2</sub>	30—35	2090 ± 90

Общая закономерность такова: возраст гуминовых кислот увеличивается с глубиной. Это свидетельствует о росте почвы вверх и отмечается во всех почвах, датированных по C<sup>14</sup> [4, 5, 21].

Во втором гумусовом горизонте (разрез 4) гуминовые кислоты имеют гораздо больший возраст, чем в первом. Такое резкое различие возраста гуминовых кислот по профилю и столь большой их возраст во втором гумусовом горизонте не свойственны почвам подзолистого типа. Для подзолистых почв возраст гумуса исчисляется несколькими сотнями лет [22, 23]. Значит, второй гумусовый горизонт является реликтом прошлого почвообразования. Его образование связано со смещением биоклиматических зон в позднем голоцене (2500—1000 лет назад). Почвы дерновой стадии развития (луговые, черноземно-луговые, лугово-черноземные), широко распространенные на территории современной южной тайги в ксеротермических условиях среднего голоцена, испытали в позднем голоцене наложение подзолообразовательного процесса. В результа-

те похолодания и увлажнения климата и поселения на этих почвах лесной растительности произошла их деградация, вследствие чего и образовался второй гумусовый горизонт. Процессы заболачивания и оторфовывания, получившие развитие в позднем голоцене на плохо дренированных территориях водоразделов, оказали «консервирующее» действие на всю гумусовую толщу почв дерновой стадии развития и привели к образованию современных дерново-глеевых почв.

По мере усиления степени выраженности подзолистого горизонта возраст гуминовых кислот заметно уменьшается. Во втором гумусовом горизонте дерново-сильноподзолистой почвы возраст гуминовых кислот оценивается в 2000 лет и практически совпадает с возрастом гуминовых кислот из первого гумусового горизонта. Выравнивание возрастов в первом и втором гумусовых горизонтах подтверждает интенсивное влияние современного почвообразования на реликтовый гумусовый горизонт.

Современные процессы почвообразования омолаживают второй гумусовый горизонт. Это предположение согласуется с данными о влиянии внесенных в почву растительных остатков на омоложение гумуса [3, 24]. Таким образом, поступление во второй гумусовый горизонт современных гетерохронных фракций гумуса вызывает выравнивание возрастов в первом и втором гумусовых горизонтах.

По результатам датирования, возраст второго гумусового горизонта можно отнести к эпохе среднего голоцена. Полученные показатели в общем согласуются с результатами других исследователей [12, 13].

Обращает на себя внимание гетерохронность гуминовых кислот в верхнем горизонте исследуемых почв: 1370 и 1920 лет в дерново-глеевой и дерново-сильноподзолистой почве со вторым гумусовым горизонтом против 890 лет в дерново-среднеподзолистой почве. Это явление мы объясняем различной природой поступающих растительных остатков. В условиях хвойного леса (разрезы 1 и 3) медленное разложение остатков приводит к длительному времени пребывания C<sup>14</sup> в почве, более медленному его круговороту, тогда как в условиях лиственного леса (разрез 4) время пребывания C<sup>14</sup> в почвенном гумусе меньше. Таким образом, смена растительности под влиянием антропогенного фактора, пожаров (в данном случае имевших место 80—100 лет назад) также накладывает отпечаток на возраст почвенного гумуса, уменьшая его.

Изложенные выше материалы по датированию гуминовых кислот, выделенных из дерново-глеевой и дерново-подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом, в сочетании с ранее полученными данными о природе гумуса этих почв служат, на наш взгляд, доказательством реликтовости второго гумусового горизонта.

Институт почвоведения и агрохимии СО АН СССР,  
Новосибирск,  
Ленинградский государственный университет  
им. А. А. Жданова

Поступила в редакцию  
27/III 1972

#### ЛИТЕРАТУРА

1. В. В. Докучаев. Русский чернозем (популярный очерк). Сочинения, т. III. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.
2. И. Д. Седлецкий. В сб. «Проблемы советского почвоведения», 1936, сб. 1.
3. С. А. Campbell, E. A. Paul, D. A. Rennie, McCallum. Soil Sci., 1967, 104, № 3.
4. H. W. Scharpenseel, C. Ronzani, F. Pietig. In book: "Isotopes and Radiation in Soil Organic Matter Studies". Vienna, 1968.
5. X. A. Арсланов, И. П. Герасимов, А. И. Зубков, М. Г. Козырева, Е. В. Рубилин, О. А. Чичагова. Докл. АН СССР, Геология, 1970, 192, № 4.
6. М. М. Кононова. Изв. АН СССР, сер. биол., 1970, № 3.
7. Р. С. Ильин. Природа Нарымского края (рельеф, геология, ландшафты, почвы). Материалы по изучению Сибири, т. 2. Томск, 1930.



8. Д. А. Драницын. Материалы по почвоведению и геологии западной части Нарымского края. Тр. почв.-бот. экспед. по исслед. колонизационных районов Азиатской России. СПб., 1915, т. 1, вып. 1.
9. Б. Ф. Петров. Тр. Томск. ун-та, 1937, 92.
10. К. А. Кузнецов. Тр. Томск. ун-та, 1948, 100.
11. В. В. Пономарева, Ю. С. Толчельников. Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока, вып. 20. Иркутск, 1968.
12. Ю. С. Толчельников. Докл. АН СССР, Геология, 1970, 191, № 5.
13. Г. В. Добровольский, Т. В. Афанасьева, В. И. Василенко, А. А. Девириц, Н. Г. Маркова. Докл. АН СССР, Геология, 1970, 192, № 3.
14. Р. В. Ковалев, И. М. Гаджиев. В кн. «Почвы Новосибирской области». Новосибирск, «Наука», 1966.
15. Б. М. Кленов. В сб. «Генетические особенности и вопросы плодородия почв Западной Сибири». Новосибирск, «Наука», 1972.
16. Б. М. Кленов. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1971, № 5, вып. 1.
17. Б. М. Кленов. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1971, № 15, вып. 3.
18. И. В. Тюрин. Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, 1951, XXXVIII.
19. И. П. Герасимов, О. А. Чичагова. Почвоведение, 1971, № 11.
20. Х. А. Арсланов, Л. И. Громова. Докл. АН СССР, 1968, 183, № 4.
21. И. П. Герасимов. Изв. АН СССР, сер. биол., 1970, № 3.
22. С. О. Тамм, Н. G. Ostlund. Nature, 1960, 185, № 4714.
23. G. Delibrias, S. M. Nakhla, J. Laberie. Radiocarbon, 1969, 11, № 2.
24. C. A. Campbell, E. A. Paul, D. A. Rennie, McCallum. Soil Sci., 1967, 104, № 2.

R. V. Kovalev,  
B. M. Klenov, Kh. A. Arslanov

ON THE RADIOCARBON-DATING OF ORGANIC MATTER  
OF SODDY PODZOLIC SOILS HAVING SECOND HUMIC HORIZON  
OF THE TOMSKOYE PRIOV'YE

A problem of origin of second humic horizon in soddy podzolic soils of the West Siberia has not yet been solved to date. There are two viewpoints from which second humic horizon is considered to be of relic and humus — illuvial origin respectively. Radiocarbon-dating of humic acids isolated from soil samples after decalcification (2-nd Tyurin's fraction) indicates that their age reaches to about 4000 years in soddy medium podzolic soils. These data allow to attribute the second humic horizon to middle holocene and thus point out that the stronger podzol-formation the more rejuvenation of the second humic horizon.

Н. Н. НАПЛЕКОВА, Н. Н. ЛАЩИНСКИЙ, А. В. РОНГИНСКАЯ

АЭРОБНОЕ РАЗЛОЖЕНИЕ ЦЕЛЛЮЛОЗЫ В ПОЧВАХ  
И РИЗОСФЕРЕ ДИКОРАСТУЩИХ РАСТЕНИЙ

В статье приводится численность и состав аэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов в ризосфере 83 растений из 29 семейств, произрастающих на разных почвах в районе Нижнего Приангарья. Доказано, что влияние растений на эту группу связано с характером корневых выделений, строением корневой системы, количеством и составом отмирающей надземной фитомассы, а также с экологическими условиями в зоне корней, в частности с аэрацией и плотностью почвы. Показано, что сукцессионная смена травостоя леса на лесной луг, настоящий и затем деградированный, приводит к смене видовой состава аэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов в ризосфере, а следовательно, и к изменению интенсивности разложения растительных остатков.

Растительный покров оказывает огромное влияние на численность и состав почвенных микроорганизмов, видовой состав которых в ризосфере мало изучен. Распространение и состав целлюлозоразрушающих

микроорганизмов в ризосфере культурных растений изучали многие авторы [1—4 и др.], но лишь в одной работе нами найдены сведения о распространении одного вида целлюлозных бактерий в ризосфере дикорастущих растений [5]. Сравнение активности микроорганизмов в почве и ризосфере растений не проводилось, однако есть предположения, что активность микроорганизмов ризосферы повышена [6].

Нами была поставлена задача изучить видовой состав и активность аэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов в ризосфере дикорастущих растений. Исследования проводились в 1965—1968 гг. в почвах Опоковского стационара Красноярского края, организованного лабораторией геоботаники Центрального Сибирского ботанического сада. Было проанализировано свыше 800 образцов ризосферной почвы 83 растений 29 семейств. Контролем служила почва с участков, специально освобожденных или не занятых растениями.

Подсчитывали число колоний, выросших на фильтрах (делали посев почвы на агаризованные среды), или учитывали обрастание почвенных комочков. Численность микроорганизмов дана по учету на среде Гетчинсона, а видовой состав — по учету на четырех средах: Штаппа и Бортельса, Ваксмана, Кадота, Гетчинсона.

Разложение целлюлозы в природе определяли по изменению веса полотна за вегетационный период, заложенного в ризосферу растений и в почву на глубину 0—20 см. Целлюлолитическую активность микроорганизмов изучали разработанным нами методом поплавок [7].

Результаты опытов показали, что количество целлюлозоразрушающих микроорганизмов в ризосфере одних растений больше, а других меньше, чем в почве, на которой они произрастают (табл. 1). Хорошее развитие их наблюдается чаще всего в ризосфере растений из семейств злаковых, бобовых и розоцветных. Развитие микроорганизмов в ризосфере обусловлено отчасти составом корневых выделений. У злаковых растений корневые выделения богаты сахарами и органическими кислотами [8, 9], что способствует развитию здесь вибрионов и грибов, разрушающих клетчатку. Корневые выделения бобовых богаты азотистыми соединениями [10, 11] и, возможно, поэтому в ризосфере их доминируют целлюлозные миксобактерии.

Таблица 1

Ризосферный эффект дикорастущих растений (численность целлюлозоразрушающих микроорганизмов, тыс. в 1 г почвы)

Семейство	Изучено видов растений	Численность микроорганизмов		Семейство	Изучено видов растений	Численность микроорганизмов	
		пределы колебаний	среднее на 1 растение			пределы колебаний	среднее на 1 растение
<i>Compositae</i>	41	14—265	112	<i>Geraniaceae</i>	4	138—107	130
<i>Ranunculaceae</i>	22	11—364	151	<i>Equisetaceae</i>	3	12—38	28
<i>Liliaceae</i>	10	39—192	99	<i>Violaceae</i>	4	2—12	7
<i>Companulaceae</i>	5	78—174	114	<i>Orchidaceae</i>	20	25—219	124
<i>Rosaceae</i>	12	76—150	112	<i>Rubiaceae</i>	6	116—310	263
<i>Umbelliferae</i>	11	7—253	136	<i>Gramineae</i>	42	20—512	257
<i>Leguminosae</i>	36	3—375	146	<i>Pyrolaceae</i>	2	0—4	21
<i>Santalaceae</i>	4	63—91	77	<i>Thymelaeae</i>	4	0—17	8
<i>Labiatae</i>	5	8—192	82	<i>Saxifragaceae</i>	3	1—3	2
<i>Plantaginaceae</i>	3	134—207	182	<i>Papaveraceae</i>	7	18—46	33
<i>Polypodiaceae</i>	3	84—117	96	<i>Polemoniaceae</i>	2	101—119	108
<i>Juncaceae</i>	5	84—291	177	<i>Ericaceae</i>	2	48—64	59
<i>Iridaceae</i>	5	92—317	206	<i>Pinaceae</i>	2	47—84	63
<i>Borraginaceae</i>	5	117—218	193	Контрольная почва		16—60	38
<i>Scrophulariaceae</i>	11	21—72	46				



Растения одного и того же семейства содержат в ризосфере разное число микроорганизмов, разрушающих клетчатку (рис. 1). Максимум их содержится в ризосфере *Poa sibirica* и *Calamagrostis arundinacea*. Возможно, что не только состав корневых выделений растений

является ценотическим фактором, формирующим состав микробных ассоциаций, но и строение корневой системы.

Нами были изучены растения с разным строением корневой системы (рыхлокустовой — 8 видов растений, кистекустовой — 7, корневищной — 43, стержнекорневой — 12, клубнелуковичной — 4), произрастающие на одном типе серых лесных почв. Численность целлюлозоразрушающих микроорганизмов в ризосфере этих растений убывает от рыхлокустовых растений к кистекустовым, корневищным, стержнекорневым и составляет соответственно 169, 167, 150, 79 и 72 тыс. в 1 г почвы. По-видимому, значительное поступление в почву отмирающих корней наряду с другими факторами обеспечивает более интенсивное развитие целлюлозоразрушающих микроорганизмов в ризосфере растений первых трех групп. Большое значение при этом имеет плотность почвы и аэрация ее в зоне развития корней. Влияние их особенно хорошо прослеживается при сравнении видового состава микроорганизмов в ризосфере растений, произрастающих на одном и том же типе серых лесных почв, в фитоценозах одного сукцессионного ряда олуговения.

Нами изучено распространение 7 видов целлюлозных бактерий и одно-

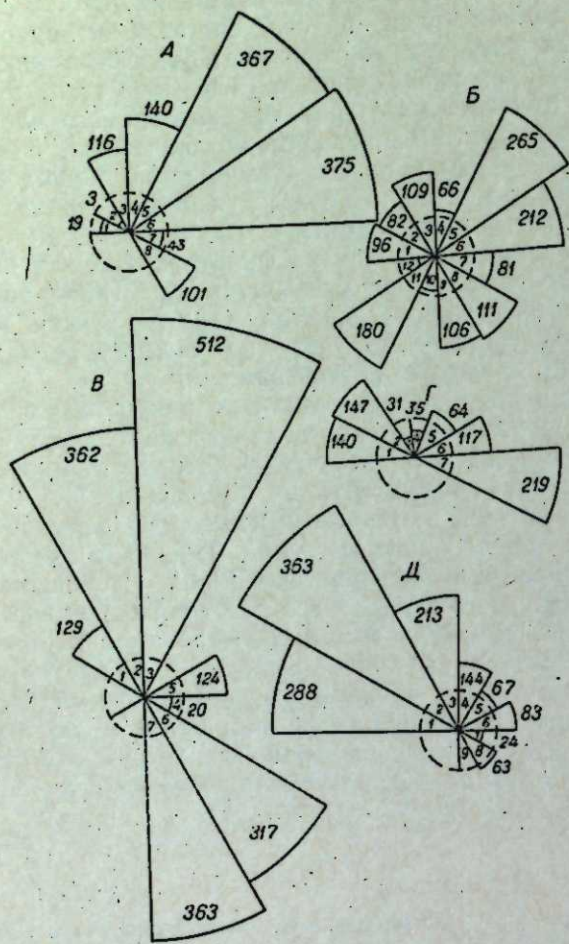


Рис. 1. Численность микроорганизмов в ризосфере отдельных видов растений (тыс. в 1 г. почвы).  
 А — Leguminosae: 1) *Lathyrus pratensis* L., 2) *Lathyrus gmelini* (Fisch.) Fritsch, 3) *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., 4) *Vicia silvatica* L., 5) *Lathyrus humilis* Fischet. De. 6) *Vicia septem* L., 7) *Trifolium repens* L., 8) *Trifolium pratense* L.  
 Б — Compositae: 1) *Achillea impatiens* (L.); 2) *Achrophorus maculatus* (L.), 3) *Achillea millefolium* (L.), 4) *Antennaria dioica* (L.), 5) *Crepis praemorsa* (L.) Tausch, 6) *Hieracium umbellatum* (L.) Scop., 7) *Inula salicina* L., 8) *Leucanthemum vulgare* Lam., 9) *Taraxacum officinale* Wigg., 10) *Crepis sibirica* L. 11) *Cirsium heterophyllum* (L.) All., 12) *Cacalia hastata* L.  
 В — Graminea: 1) *Avenastrum pubescens* L., 2) *Brachypodium pinnatum* (L.), 3) *Poa sibirica* Roshev., 4) *Phleum pratense*, 5) *Festuca pratensis* Huds., 6) *Melica nutans* L., 7) *Calamagrostis arundinacea* (L.).  
 Г — Orchidaceae: 1) *Cypripedium macranthum* Sw., 2) *Cypripedium calceolus* L., 3) *Cypripedium guttatum* Sw., 4) *Gymnadenia conopsea* (L.) Br., 5) *Listera ovata* (L.) Br., 6) *Orchis Fuchsii* Druce., 7) *Platanthera bifolia* (L.) Rich.;  
 Д — Ranunculaceae: 1) *Trollius asiaticus* L., 2) *Ranunculus polyanthemus*, 3) *Thalictrum minus* L., 4) *Anemone reflexa* Steph., 5) *Atragene sibirica* L., 6) *Aconitum excelsum* Reichb., 7) *Delphinium elatum* L., 8) *Paeonia anomala* L., 9) *Pulsatilla patens* (L.).

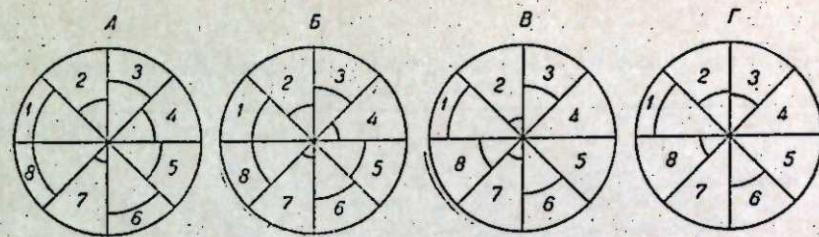


Рис. 2. Видовой состав целлюлозоразрушающих микроорганизмов в ризосфере растений разных мест обитания.  
 1 — *Sporocytophaga myxococcoides*, 2 — *Polyangium cellulosum*, 3 — *Sorangium cellulosum*, 4 — *Vibrio flavescens*, 5 — *Vibrio violaceus*, 6 — *Vibrio vitellinum*, 7 — *Vibrio cyanea*, 8 — *Monospora brevis*;  
 А — лес, Б — лесной луг, В — настоящий луг, Д — деградированный луг.

го гриба в ризосфере 56 видов лесных растений, 45 видов растений лесного луга, 9 — настоящего луга и 6 — деградированного луга. Оказалось, что в ризосфере лесных растений и растений лесного луга встречаются одни и те же 8 видов микроорганизмов и в тех же соотношениях (рис. 2). На настоящем лугу видовой состав микроорганизмов в ризосфере растений беден. Но особенно мало видов микроорганизмов в ризосфере растений с деградированного луга. Вероятно, высокая влажность почвы и низкая аэрация (табл. 2) отрицательно сказываются на развитии видов целлюлозных бактерий с узкой экологической пластичностью.

Таблица 2

Аэрация и плотность почвы (0—10 см) в некоторых фитоценозах Нижнего Приангарья

Ассоциация	Почва	Аэрация, %	Механическое сопротивление почвы, кг/см <sup>2</sup>
Березовый лес с подлеском из шиповника	Серая лесная	52—56	44,4±1,18
Березовый лес с орляково-коротконожковым травостоем	Темно-серая	50—52	39,0±1,25
Полидоминантный лесной луг с коротконожкой перистой	»	40—42	14,8±1,26
Разнотравно-овсянищевый настоящий луг	»	40—22	49,3±2,10
Нивенниково-овсянищевый деградированный луг	»	29—20	56,1±3,12

Примечание. Аэрация и плотность почвы определены по методу М. В. Маркова [12].

Следует отметить, что в ризосфере всех дикорастущих растений разрушают целлюлозу преимущественно целлюлозные бактерии, иногда встречаются один-два вида грибов, а актиномицеты не развиваются.

Растения различных семейств заметно отличаются по составу микроорганизмов в ризосфере. Наиболее разнообразны микроорганизмы в ризосфере растений из семейств злаковых, бобовых и сложноцветных (табл. 3).

Видовой состав целлюлозоразрушающих микроорганизмов в ризосфере изменяется в течение вегетационного периода: весной и осенью встречаются вибрионы и миксобактерии, летом — только миксобактерии, что, по-видимому, связано с изменением экологических условий.

Анализ образцов ризосферы одних и тех же растений, произрастающих на разных почвах, показал, что *Cacalia hastata*, *Carex macroura* и другие растения на дерново-подзолистой почве имеют более бедный состав микроорганизмов (1—2 вида целлюлозных бактерий и 1 вид



Таблица 3:

Виды целлюлозоразрушающих микроорганизмов в ризосфере растений разных семейств. (от общего числа растений, %)

Семейство растений	Изучено растений	<i>Sporocytophaga typhococcoides</i>	<i>Pollangium cellulosum titea</i>	<i>Vibrio fiteococcus</i>	<i>Vibrio violaceus</i>	<i>Vibrio vitellinum</i>	<i>Vibrio cyanus</i>	<i>Sorangium compositum</i>	<i>Monospora brevis</i>
Compositae	41	63	24	19	37	54	5	17	61
Ranunculaceae	22	82	45	27	54	41	4	0	59
Liliaceae	10	60	20	0	50	20	0	10	30
Companulaceae	5	40	0	0	0	60	0	0	40
Rosaceae	12	83	17	17	17	25	0	17	50
Umbelliferae	11	73	36	36	36	27	0	9	55
Leguminosae	36	72	30	28	42	42	8	16	58
Santalaceae	4	100	25	25	25	50	0	25	25
Papaveraceae	1	100	0	0	0	0	0	0	0
Labiatae	5	80	20	0	40	60	0	40	60
Plantaginaceae	3	66	33	100	66	100	0	33	0
Polypodiaceae	3	66	0	66	33	33	0	0	33
Saxifragaceae	1	100	0	0	0	0	0	0	0
Polemoniaceae	1	100	0	100	100	100	0	0	100
Juncaceae	5	100	80	40	40	80	20	20	60
Iridaceae	5	80	20	40	40	20	20	40	40
Borraginaceae	5	60	0	0	20	60	0	0	60
Ericaceae	1	0	0	0	0	0	0	0	100
Scrophulariaceae	11	82	18	18	36	27	0	0	45
Pyrolaceae	1	0	0	0	0	100	0	0	0
Geraniaceae	4	100	50	25	25	25	0	0	25
Thymelaceae	1	100	100	0	0	100	0	0	0
Equisetaceae	3	66	33	0	0	33	0	0	33
Violaceae	4	100	25	0	25	25	0	0	25
Orchidaceae	20	60	25	50	15	45	0	10	55
Pinaceae	5	40	40	0	0	0	0	20	20
Rubiaceae	6	83	0	16	50	50	0	0	83
Graminea	42	78	26	31	40	38	5	16	50

грибов), чем те же растения на темно-серой лесной почве, где обнаружено от 3 до 6 видов бактерий и 2 вида грибов. Вместе с тем, одни и те же растения, произрастающие на одном типе серых лесных почв, но в разных фитоценозах имеют и разный состав микроорганизмов в ризосфере. В фитоценозе березняка с шиповником в ризосфере *Trollis asiaticus* и *Ranunculus poliantemus* больше видов микроорганизмов (от 4 до 6 целлюлозных бактерий), чем в ризосфере тех же растений в березняке орляковом и сосняке коротконожковом, где выделено 3—4 вида. Что касается влияния самого растения на число микроорганизмов в ризосфере, то здесь, по-видимому, большое значение имеет состав отмирающих корневых волосков и надземной части растений. Так, некоторые растения (*Daphne meserum*, *Allium victorialis* и др.) содержат большое количество алкалоидов, танинов, сапонинов или полифенолов [13]. В ризосфере их очень мало целлюлозоразрушающих микроорганизмов. А в ризосфере лекарственных растений (*Filipendula ulmaria*, *Sanguisorba officinalis*, *Phlomis tuberosa*), содержащих эфирные масла, эти микроорганизмы хорошо развиваются. По-видимому, имеет значение не только наличие того или иного соединения в растении, но и его количественное содержание. Так, *Chelidonium majus* и *Plantago media* содержат алкалоиды, но первый содержит 8 алкалоидов, составляющих 2% его веса, а второй — 3 алкалоида и в небольшом количестве. И состав целлюлозоразрушающих микроорганизмов в ризосфере у них разный. У *Chelidonium majus* обнаружен один вид, а у

*Plantago media* — 5 видов бактерий, разрушающих целлюлозу. Это означает, что численность и состав микроорганизмов в ризосфере регулируются многими факторами, из которых ведущими могут быть как биотические, так и экологические. Виды с широкой экологической амплитудой, такие как *Sporocytophaga*, развиваются в самых разнообразных условиях, поэтому они и встречаются в ризосфере большинства растений из разных мест обитания. Виды с узкой экологической пластичностью (*Vibrio cyanea*) встречаются лишь в ризосфере некоторых растений.

Целлюлолитическая активность микроорганизмов из ризосферы растений выше, чем в окружающей почве. Так, культуры *Sporocytophaga typhococcoides*, выделенные из почвы, разрушают 21—51% целлюлозы за месяц в условиях лабораторного опыта, а из ризосферы растений 85—100%. Но опыты, проведенные в природных условиях показали, что не во всех случаях повышена биохимическая активность микроорганизмов в ризосфере. Как правило, она выше в ризосфере корневищных и рыхлокустовых растений (злаки и осоки) по сравнению с почвой, но слабее в ризосфере сосны, клубнекорневых и стержнекорневых травянистых растений (табл. 4).

Таблица 4

Разложение целлюлозы в природных условиях в ризосфере дикорастущих растений за вегетационный период (с мая по август)

Почвы и растения	Число повторностей	Разложение целлюлозы, %	Почвы и растения	Число повторностей	Разложение целлюлозы, %
Песчаный подзол	6	41,2±2,5	<i>Achillea milifolium</i>	6	67,0±4,0
<i>Pinus silvestris</i>	6	34,0±3,0	<i>Calamagrostis arundinaceae</i>	6	76,0±4,0
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	4	11,1±2,3	<i>Brachypodium pinnatum</i>	6	83,3±7,1
Дерново-подзолистая	6	52,0±6,3	<i>Pteridium aquillinum</i>	6	32,1±4,6
<i>Pinus silvestris</i>	5	17,0±2,0	<i>Saussurea contraversa</i>	6	5,0±1,0
<i>Calamagrostis arundinaceae</i>	6	77,0±1,0	Темно-серая лесная	6	42,0±9,5
<i>Brachypodium pinnatum</i>	6	74,2±8,2	<i>Calamagrostis arundinaceae</i>	6	66,0±10,0
<i>Carex macroura</i>	6	53,2±4,7	<i>Brachypodium pinnatum</i>	6	64,5±2,2
Серая лесная	6	61,5±3,5	<i>Carex macroura</i>	6	62,0±1,5
<i>Hieracium umbellatum</i>	6	10,0±1,0	<i>Poa sibirica</i>	6	12,0±3,0
<i>Achillea impatiens</i>	6	25,0±1,0			

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные данные позволяют отметить значительную ценотическую роль растений в формировании почвенной микрофлоры. Они показывают, что в ризосфере растений встречаются те же самые виды микроорганизмов, что и в окружающей почве. Однако не все микроорганизмы, разрушающие целлюлозу в почве, активно развиваются в ризосфере растений. В последнем доминируют только определенные виды. И в этом смысле, по-видимому, можно говорить о специфичности микроорганизмов в ризосфере растений.

Следует отметить, что на состав микробных ценозов в ризосфере оказывает влияние сукцессионная смена фитоценозов. Вырубка древостоя в районе Нижнего Приангарья, не сопровождающаяся большими нарушениями в структуре травяного покрова, как правило, приводит



к формированию полидоминантных лесных лугов, где вейник лесной, коротконожка перистая, чина гмелина, овсец пушистый и ряд видов лесного разнотравья создают основу травостоя. Однако полидоминантные ценозы лесных лугов при интенсивном сенокосном использовании довольно быстро уступают место типичным луговым ценозам, чаще всего разнотравно-овсянничевым, более устойчивым к сенокосному и пастбищному режиму использования.

Численность, видовой состав и соотношение видов в составе микробных ассоциаций, разрушающих клетчатку, в ризосфере травянистых растений лесов и лесных лугов почти одинаковы, так как олуговение и деградация лугов приводят к заметному уменьшению численности и разнообразия микроорганизмов в ризосфере. Исчезают виды, свойственные лесным ценозам, и увеличивается содержание видов микроорганизмов, характерных для луговых ценозов.

На формирование микробных ассоциаций, разрушающих клетчатку в ризосфере, оказывают влияние различные биотические и абиотические факторы, из которых наиболее важными являются количество и состав отмирающей надземной и корневой фитомассы и структура корневой системы.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Центральный Сибирский ботанический сад  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
14/II 1972

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Ю. М. Возняковская. Тр. Ин-та микробиол., 1960, 7, 102.
2. И. С. Захаров. Целлюлозоразрушающая микрофлора почв Молдавии и ее участие в образовании гумусовых веществ. Автореф. докт. дисс. Киев, 1969.
3. А. П. Ордин. Микробиология, 1961, т. XXX, 4, 679.
4. Н. Ф. Транина. Тр. Ин-та микробиол., 1960, 7, 64.
5. А. И. Рокицкая. Почвоведение, 1933, № 3, 208.
6. Ulehlova Blanka. Plant Microbes Relationships, Praga, 1963, 120.
7. Н. Н. Наплекова. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1968, № 10, вып. 2, 65.
8. А. А. Исакова, Н. Андреева. Докл. АН СССР, 1938, 18, № 2.
9. A. Virtanen, T. Laine. Socimen Kenistilehti, 1938, vol. 10, p. 32.
10. J. Masuga. Advances in Biological Sciences. Cz. Acad. Sci., Praga, 1963.
11. Д. А. Сабинин. Минеральное питание растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
12. М. В. Марков. Советская ботаника, 1935, № 5.
13. В. И. Верещагин, К. А. Соболевская, Н. И. Якубова. Полезные растения Западной Сибири. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.

N. N. Napleкова,  
N. N. Laschinsky, A. V. Ronguinskaya

#### AEROBIC DECOMPOSITION OF THE CELLULOSE IN THE SOIL AND THE RIZOSPHERE OF THE WILD PLANTS

The number and the composition of aerobic microorganisms are given in the rizosphere of 83 plants from 29 families growing on different soils in the Lower Priangar'ye. It was proved, that the influence of plants upon this group is connected with the character of roots secretes, the structure of roots systems, the number and the composition of overground part and roots secretes, the structure of root systems, the number and the composition of overground part and roots phytomass and ecological condition in root zone, with the aeration and the density of soil.

Л. Г. САФРОНОВА, Н. Н. НАПЛЕКОВА

#### ВЛИЯНИЕ ВИТАМИНОВ НА РАЗЛОЖЕНИЕ ЦЕЛЛЮЛОЗЫ АЭРОБНЫМИ БАКТЕРИЯМИ

Витамины (биотин, пантотеновая, никотиновая кислоты, пиридоксин, В<sub>12</sub>, тиамин, инозит, ПАБК, и др.) оказывают положительное влияние на развитие чистых и накопительных культур аэробных целлюлозных бактерий и стимулируют активность разложения ими клетчатки. Дозы того или иного витамина, необходимые для стимуляции процесса разложения целлюлозы, различны.

Действие витаминов проявляется в разных концентрациях и специфично для разных видов бактерий. Это, вероятно, связано со способностью целлюлозных бактерий продуцировать витамины группы В.

Влияние витаминов на активность целлюлозных микроорганизмов изучено крайне мало. В литературе имеются сведения о положительном влиянии витаминов группы В на целлюлозные анаэробные термофильные бактерии [1, 2] и высказана гипотеза, что одной из причин положительного влияния бактерий-спутников на процесс разрушения клетчатки целлюлозными бактериями является способность спутников продуцировать витамины группы В [3].

Что касается аэробных целлюлозных бактерий, то нам удалось найти лишь два коротких сообщения по этому вопросу. Так, Фареус [4] обнаружил, что *Sporocytophaga tuxococcoides*, образующая тиамин, положительно реагировала на дополнительное внесение этого витамина в среду, однако с другими штаммами этого вида он не получил тех же результатов. А. Дроздович [5] сообщает, что витамины группы В, внесенные до инокуляции, стимулировали процесс разрушения клетчатки одним из видов *Cytophaga*.

В настоящей работе мы попытались выяснить влияние различных витаминов на разложение целлюлозы чистыми и накопительными культурами аэробных целлюлозных бактерий.

#### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Чистые или накопительные культуры целлюлозных бактерий выращивали в колбах на 100 мл, содержащих 30 мл жидкой среды Гетчинсона с фильтратом, размещенными на поплавках, при температуре 26—28°С. Посев проводили густой взвесью чистой или накопительной культуры микроорганизмов, выращенных на крахмало-аммиачном агаре или клетчатке, помещенной в виде фильтра на агаризованной среде Гетчинсона. Стерильные растворы витаминов соответствующей концентрации вносили в колбы со средой до инокуляции. О влиянии витамина на целлюлозные бактерии судили по количеству разрушенной клетчатки, определявшейся весовым методом [2]. Контролем во всех опытах служило количество клетчатки, разрушенной той же культурой на безвитаминной среде Гетчинсона с фильтровальной бумагой.

Витамины, синтезируемые вибрионами при росте на клетчатке, определяли количественно микробиологическим методом, причем использовали только фильтрат, поскольку отделить клетки вибрионов от фильтровальной бумаги, на которой они растут, представляет большие трудности. Для получения фильтрата бактериальные клетки отделяли на центрифуге типа ЦЛН-2 при 6000 об/мин в течение 20 мин. В связи с тем, что тиамин и кобаламин накапливаются только в клетках, определение этих витаминов проводили в культуральной жидкости.



Для более полного извлечения витаминов из биологического комплекса культуральную жидкость или ее фильтрат предварительно обрабатывали. При определении кобаламина, пиридоксина, тиамина и никотиновой кислоты проводили кислотный гидролиз культуральной жидкости или ее фильтрата. При определении инозита, биотина и пантотеновой кислоты культуральную жидкость подвергали автолизу.

Для определения кобаламина использовали метод В. Н. Букина и др. [6], инозит определяли по методу Ю. Н. Карасевича и др. [7], биотин — по Н. И. Коротченко [8], пиридоксин — по Н. М. Мейслю и Н. А. Помощниковой [9], тиамин и никотиновую кислоту — по Е. Н. Одинцовой [10], пантотеновую кислоту — по Н. А. Помощниковой [11]. В качестве индикаторных культур применяли штаммы, полученные из Института микробиологии АН СССР. Для определения тиамин использовали культуру *Pichia fermentans* Lodder ВКМ-у-296, пиридоксина — *Saccharomyces Ludwigii* КМ, инозита — *Torulopsis dattila* 375, никотиновой кислоты — *Zygoxobospora marxiana* Hansen Kudr. nov. comb. (№ 734) ВКМ-у-832, биотина — *Candida tropicalis* СК-4, пантотеновой кислоты — *Saccharomyces Ludwigii* КМ, кобаламина — *Escherichia coli* ВКМ-В-60 (113—3).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты показали, что концентрации витаминов, рекомендуемые Е. Н. Одинцовой [10] для других групп микроорганизмов, не стимулировали процесс разложения клетчатки целлюлозной бактерии *Vibrio flavescens*, шт. 38, в течение месяца (табл. 1, вар. I). Поэтому в следующих опытах со штаммами 38 и 65 количество того или иного витамина в среде соответствовало содержанию его в культуральной жидкости, накапливаемому чистыми культурами спутников того или другого вибриона на 5-е сутки роста. В этих вариантах опытов учитывалось количество клетчатки, разложенное вибрионами в течение недели. Как показали исследования, все витамины, кроме пиридоксина, оказывали положительное влияние на жизнедеятельность *Vibrio flavescens*, шт. 38, (табл. 1, вар. II). Внесение всех шести витаминов, указанных в табл. 1, также дало положительный результат. Пиридоксин в испытанных нами концентрациях (от 13,2 до 247,5 мкг/л среды) не влиял на разрушение клетчатки вибрионом. Следует полагать, что положительное действие пиридоксина на эту культуру проявляется в более низких концентрациях (до 10 мкг на 1 л среды).

Установлено положительное влияние большинства витаминов и на скорость разрушения клетчатки *Vibrio flavescens*, шт. 65 (табл. 1, вар. I). Отрицательный эффект пантотеновой кислоты, видимо, был вызван увеличением ее количества до 396 мкг/л среды, так как на шт. 38 она положительно действовала в дозе 9,9 мкг/л среды. В следующем варианте опыта были снижены концентрации пантотеновой кислоты до 6,6 и инозита до 825 мкг/л, но увеличены дозы тиамин до 132 мкг/л (табл. 1, вар. II). Вибрион (шт. 65) одинаково реагировал на внесение тиамин в дозе 65—130 мкг/л среды; то же наблюдалось и в опыте с инозитом (750—4000 мкг/л среды). Что касается пантотеновой кислоты, то 6,6 мкг/л среды не влияли на скорость разложения клетчатки чистой культурой вибриона. Возможно, что оптимальная концентрация ее для целлюлозных бактерий лежит в интервале 7—400 мкг/л среды. Одновременное внесение всех шести витаминов положительно влияло на оба штамма вибрионов, что проявилось в увеличении количества разложенной клетчатки по сравнению с контролем.

Таблица 1

Влияние чистых препаратов витаминов на разрушение клетчатки культурами *Vibrio flavescens*

Витамины	Количество			
	витамина, мкг/л среды	разрушенной клетчатки, % $M \pm m$ за 30 дней	витамина, мкг/л среды	разрушенной клетчатки, % $M \pm m$ за 7 дней
Штамм 38	I вариант		II вариант	
Биотин	0,165	74,0 ± 2,2	0,066	56,8 ± 1,4
Пантотеновая кислота	247,5	73,0 ± 3,8	9,9	57,9 ± 2,3
Пиридоксин	247,5	73,6 ± 3,9	13,2	52,1 ± 2,3
	—	—	33,0	52,4
Кобаламин	33,0	73,7 ± 0,9	1,65	59,1 ± 1,7
Тиамин	—	—	165,0	56,9 ± 2,7
Инозит	—	—	165,0	55,5 ± 2,8
Все витамины	$\Sigma=528,165^*$	77,5 ± 0,2	$\Sigma=377,916^{**}$	56,5 ± 2,3
Чистая культура	0	78,4 ± 0,8	0	53,4 ± 2,1
Накопительная культура	0	84,9 ± 1,6	0	61,7 ± 1,2
Штамм 65	I вариант		II вариант	
Биотин	0,66	52,3 ± 3,1	0,66	—
Пантотеновая кислота	396,0	35,9 ± 1,8	6,60	48,6 ± 1,3
Пиридоксин	33,0	57,0 ± 1,6	33,00	—
Кобаламин	0,5	55,4 ± 2,6	0,50	—
Тиамин	66,0	49,2 ± 3,7	132,0	49,6 ± 0,4
Инозит	3960,0	51,2 ± 1,7	825,0	51,6 ± 3,6
Все витамины	—	—	$\Sigma=997,76^{**}$	53,3 ± 1,2
Чистая культура	0	45,2 ± 2,8	0	48,5 ± 0,9
Накопительная культура	0	56,1 ± 3,3	0	57,6 ± 2,0

Примечание. — не исследовалось, n=3;  
\* — сумма четырех витаминов, \*\* — сумма шести витаминов.

Витамины оказывают положительное влияние не только на активность чистых культур бактерий, но и на развитие целлюлозных бактерий в накопительных культурах. Заметное стимулирующее влияние при этом оказали витамины на рост всех миксобактерий и вибрионов. Рост вибрионов ускорялся на один день, миксобактерий из родов *Cytophaga* и *Sporocytophaga* на два, а миксобактерий из рода *Sorangium* на 3 дня по сравнению с контролем. Стимулировали скорость роста целлюлозных бактерий в накопительных культурах витамины В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub> и С в концентрации 100 мкг/л, никотиновая и фолиевая кислоты, пиридоксин — в концентрации 10 мкг/л, В<sub>12</sub> — в концентрации 0,1 мкг/л, биотин и ПАБК — в концентрации 0,5 мкг/л. Не оказали влияния на скорость роста целлюлозных бактерий жирорастворимые витамины А и Е, внесенные из расчета 25 мг на 1 г фильтра, инозит в концентрации 5 мг/л среды и витамин Д<sub>2</sub> — 2000 ед/л среды.

Из всех витаминов в испытываемой концентрации только В<sub>12</sub> усилил пигментацию большинства целлюлозных бактерий и особенно сильно у миксобактерий из рода *Cytophaga*. Возможно, это связано с ускорением роста и быстрым старением культуры, а также с изменением химического состава питательной среды, вызванного быстрым старением



культуры. Дозу инозита 5 мг/л надо считать уже токсичной для целлюлозных бактерий, так как многие культуры в среде с такой концентрацией инозита роста не дали.

Витамины в исследуемых концентрациях не одинаково влияли на интенсивность разложения клетчатки разными накопительными культурами целлюлозных бактерий. В<sub>1</sub>, В<sub>6</sub>, биотин, л-аминобензойная

Таблица 2

Влияние витаминов на разложение целлюлозы накопительными культурами бактерий

Накопительные культуры целлюлозных бактерий	Контроль	Разложение целлюлозы за 2 недели, %									
		В <sub>1</sub>	С	Д	РР	Фолневая кислота	В <sub>6</sub>	В <sub>2</sub>	Н	ПАБК	В <sub>12</sub>
<i>Vibrio flavescens</i>	32	43	49	50	49	29	44	49	30	44	57
<i>Vibrio vitellinum</i>	35	48	47	59	72	48	56	23	43	70	0
<i>Cytophaga lutea</i>	5	26	0	40	44	0	28	0	23	7	0
<i>Sorangium cellulosum</i>	20	30	38	30	30	43	27	33	36	30	30
<i>Cytophaga hutchinsonii</i>	45	22	29	45	36	50	40	64	27	45	40
<i>Cytophaga tenuissima</i>	40	50	63	44	65	33	47	55	64	38	44

(ПАБК) и пикотиновая кислоты стимулировали процесс разложения целлюлозы многими культурами (табл. 2). В ряде случаев витамины оказывали отрицательное действие. Возможно, это связано с тем, что концентрации витаминов в среде оказались не оптимальными.

Сопоставив потребности в витаминах у исследованных нами и другими авторами культур аэробных целлюлозных бактерий с потребностями других мезофильных групп микроорганизмов, можно сказать, что положительное влияние витаминов наблюдается в одинаковых пределах концентраций (табл. 3).

Интересно отметить, что фолневая кислота и ПАБК, которая является составной частью фолневой кислоты, оказывают, как правило, одинаковое влияние на процесс разрушения клетчатки целлюлозными бактериями, несмотря на то, что ПАБК вносилась в концентрации, в 20 раз меньшей, чем фолневая кислота. Тот факт, что вибрион (шт. 38) лучше реагировал на ПАБК, а *Cytophaga* (шт. 29) на фолневую кислоту, может быть связан с разными оптимальными концентрациями витаминов, а также неравноценностью компонентов, входящих в состав фолневой кислоты.

В результате анализа полученных данных выявились допустимые пределы концентрации витаминов в среде, увеличение и уменьшение которых приводит к подавлению процесса разрушения клетчатки или не оказывает на него влияния. Наиболее широко колеблются для отдельных штаммов одного и того же вида вибрионов дозы пантотеновой кислоты и инозита (в 40 и 20 раз соответственно).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что витамины, продуцируемые спутниками, как правило, оказывают положительное действие на активность целлюлозных бактерий. Следовательно, предположение Хармзена [6], что одним из факторов положительного влияния сопутствующих микроорганизмов на целлюлозные бактерии является способность их продуцировать витамины, подтвердилось нашими опытами.

Разные виды и даже штаммы целлюлозных бактерий одного вида по-разному реагируют на присутствие витаминов (см. табл. 1—3). Более отзывчивы на дополнительное внесение витаминов миксобакте-

Таблица 3

Целлюлозные бактерии	Погрешность целлюлозных бактерий в витаминах (мкг/л среды)										Исследователи	
	Инокотиновая кислота РР	Рибофлавин В <sub>2</sub>	л-Аминобензойная кислота	Фолневая кислота	Биотин В <sub>7</sub>	Инозитеновая кислота В <sub>3</sub>	Пиримидин В <sub>9</sub>	Кобаламин В <sub>12</sub>	Тиамин В <sub>1</sub>	Инозит В <sub>6</sub>		Аскорбиновая кислота С
<i>Vibrio flavescens</i>					0,07—0,17*	10	132*	1,7	170	1700		Наши данные
штамм 38					0,07	9,9—396	33*	0,5	70—130	500—400		
штамм 65					0,5*	10	38	0,1	100	5000	100	
Накопительные культуры					0,5*	10	10	0,1*	100	5000	100*	
<i>Vibrio flavescens</i>					0,5	10	10	0,1	100	5000	100	
<i>Vibrio flavescens</i>					0,5	10	10	0,1	100	5000	100*	
<i>Cytophaga lutea</i>					0,5	10	10	0,1	100	5000	100*	
<i>Sorangium compositum</i>					0,5	10	10	0,1*	100*	5000	100	
<i>Cytophaga tenuissima</i>					0,5	10	10	0,1	100	5000	100	
<i>Cytophaga hutchinsonii</i>					0,5	10	10	0,1	100	5000	100	
<i>Sporocytophaga mucococcoides</i>					1,0—10 <sup>2</sup>	200		1—10 <sup>5</sup>	5—10 <sup>5</sup>			[5]
Термофильные клетчатковые бактерии					2,0	200			200			[1]
Предельные концентрации витаминов, оказывающие положительное влияние на рост микроорганизмов					0,002—0,10	4—100	0,10—100		0,1—10 <sup>2</sup>	10 <sup>1</sup> —6000		[12]

Примечание. \* — отрицательное влияние.



рии из рода *Sorangium*, затем вибрионы и миксобактерии из рода *Cytophaga*.

Нами установлено, что вибрионы способны сами синтезировать витамины группы В, особенно активно биотин и пиридоксин (табл. 4), поэтому чистые культуры их положительно реагируют только на очень низкие стартовые дозы этих витаминов. Что касается отрицательных результатов, полученных для накопительных культур, то это может быть связано со способностью разных штаммов целлюлозных бактерий

Таблица 4  
Выделение витаминов в среду разными штаммами  
*Vibrio flavescens*

Штамм	Возраст, сут.	Пиридоксин	Биотин	Инозит	Пантотеновая кислот.	Никотиновая кислот.	Тиамин	Кобаламин
8	7	22,0	5,2	120	1,9	0	0	0
65	7	20,0	6,0	116	1,8	0	0	0
38	7	18,0	6,2	—	1,3	0	0	0
	18	28,7	25,0	170	3,0	2400	0	0

и их спутников продуцировать те или иные витамины группы В, а, возможно, положительное влияние витаминов на эту группу микроорганизмов проявляется в иных концентрациях.

Для чистых и накопительных культур необходимы разные концентрации витаминов для стимуляции процесса разложения целлюлозы. Так, для чистых культур вибрионов концентрации биотина 0,17 мкг/л и пиридоксина 13 мкг/л являются токсичными, а на накопительные культуры такая же доза пиридоксина и даже более высокая концентрация биотина оказали стимулирующее действие. Очевидно, в данном случае вносимые витамины являются стартовой дозой для развития не только самих целлюлозных бактерий, но и находящихся с ними бактерий-спутников.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
12/VI 1972

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Mc. Bee. *Bact. review*, 1950, 14, 51.
2. А. А. Имшенецкий. Микробиология целлюлозы. М., Изд-во АН СССР, 1953.
3. G. Harmsen. *Onderzoekingen over de aërobe celluloseontleding in den grond*. Groningen — Batavia, 1946.
4. G. Fähræus. *Ann. of Agric. Coll. of Sweden*, 1944, 12, 1.
5. A. Drozdowicz. *Acta microbiol. polon.*, 1961, 10, 3, 255—269.
6. В. Н. Букин, Л. Я. Арешкина, Я. Ц. Куцева. «Современные вопросы советской витаминологии». Медгиз, 1955, стр. 30—47.
7. Ю. Н. Карасевич, Л. П. Волкова, Э. Г. Кениг. *Прикладная биохимия и микробиология*, 1965, т. 1, вып. 5, стр. 554—558.
8. Н. И. Коротченко. *Биохимия*, 1959, т. 24, вып. 5, стр. 872—875.
9. М. Н. Мейсель, Н. А. Помощникова. *Биохимия*, 1952, т. 17, вып. 5, стр. 593—597.
10. Е. Н. Одицова. *Микробиологические методы определения витаминов*. М., Изд-во АН СССР, 1959.
11. Н. А. Помощникова. В сб. «Витаминные ресурсы и их использование». 3. Методы определения витаминов. М., Изд-во АН СССР, 1955, стр. 152.
12. Н. Д. Иерусалимский. *Азотное и витаминное питание микробов*. М., Изд-во АН СССР, 1949.

## L. G. Safronova, N. N. Naplesova INFLUENCE OF VITAMIN'S ON THE DECOMPOSITION OF CELLULOSE BY CELLULOLYTIC BACTERIA

It was shown, that vitamins of B-group (B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, B<sub>3</sub>, B<sub>6</sub>, B<sub>7</sub>, B<sub>8</sub>, B<sub>12</sub>) and the vitamin C influenced the development of pure and accumulating cultures of cellulolytic bacteria positively, and in a little doses stimulate cellulose decomposition. A different groups and strains of cellulolytic bacteria do not respond equally to the application of vitamins. The vibriion's activity is more highly stimulated by vitamins.

Л. Г. САФРОНОВА

### ВИТАМИНООБРАЗУЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ СПУТНИКОВ ЦЕЛЛЮЛОЗНЫХ БАКТЕРИЙ

Изучалась способность образования витаминов у 18 бактерий-спутников, выделенных из шести накопительных культур целлюлозных бактерий. Все спутники продуцировали витамины группы В. Способность продуцировать витамины зависела от видовой и штаммовой принадлежности спутников, а также от рода целлюлозных бактерий, в ассоциации с которыми они находились.

В природе целлюлозоразлагающие микроорганизмы образуют стойкие ассоциации с некоторыми почвенными бактериями, которые получили название «спутников». Замечено, что в присутствии спутников ускоряется процесс разрушения клетчатки целлюлозными бактериями [1, 2]. Есть предположение, что одной из причин положительного влияния спутников на процесс разрушения целлюлозы может быть способность спутников продуцировать витамины группы В [3, 4]. В настоящее время в литературе накопилось много сведений о синтезе витаминов группы В почвенными бактериями [5—7 и др.]. Некоторые из исследованных почвенных бактерий, способных синтезировать витамины группы В, обнаружены и в ассоциациях с целлюлозными бактериями. Однако работ, посвященных витаминообразующей способности спутников целлюлозных бактерий, до сих пор не встречалось.

В нашей предыдущей работе был определен видовой состав спутников ряда целлюлозных бактерий, выделенных из почв Сибири [8]. Цель настоящего исследования — определить, способны ли спутники целлюлозных бактерий продуцировать витамины группы В.

#### МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Витаминобразующую способность определяли у спутников следующих целлюлозных бактерий: *Vibrio vitellinum*, шт. 67, *Vibrio flavescens*, шт. 38, *Vibrio flavescens*, шт. 65; *Sorangium cellulosum*, шт. 94; *Sorangium compositum*, шт. 34; *Cytophaga hutchinsonii*, шт. 61. Спутники выращивали в колбах Эрленмейера емкостью 100 мл с 30 мл среды Гетчинсона с 1% глюкозы и дрожжевой водой. Оптимальное количество дрожжевой воды было подобрано экспериментально и составляло 50 мл на 1 л среды. Среду Гетчинсона без глюкозы доводили до кипения, и осадок отфильтровывали. К прозрачному фильтрату добавляли глюкозу и дрожжевую воду. После стерилизации при 0,2 атм.



в течение 20 мин среда оставалась прозрачной и бесцветной. Засев колб производили двухсуточной культурой, выращенной на МПА или КАА из расчета 18 тыс. клеток на 1 мл среды. Интенсивность роста спутников определили после 5 суток инкубации при 26—28°C с помощью фотоэлектроколориметра модели ФАН-589, используя питательную среду в качестве стандарта сравнения.

Витамины определяли в культуральной жидкости и в фильтрате. Фильтрат получали, отделяя бактериальные клетки на центрифуге типа ЦЛН2 при 6000 об/мин в течение 20 мин. Количество витаминов в биомассе находили расчетным путем, вычитая количество витаминов в фильтрате от количества витаминов в культуральной жидкости. Витамины определяли количественно микробиологическим методом. Для нахождения кобаламина использовали метод В. Н. Букина и др. [9], инозит определяли по методу Ю. Н. Карасевич и др. [10], биотин — по методу Н. И. Коротченко [11], пиридоксин — по методу Н. М. Мейселя и Н. А. Помощниковой [12], тиамин и никотиновую кислоту — по методу Е. Н. Одицовой [13], пантотеновую кислоту — методом Н. А. Помощниковой [14]. В качестве индикаторных культур использовали штаммы, полученные из Института микробиологии АН СССР. Для определения тиамин использовали культуру *Pichia fermentans* Lodder ВКМ-у-296, пиридоксина — *Saccharomyces Ludwigii* КМ, инозита — *Torulopsis dattila* 375, никотиновой кислоты — *Zigofabospora marxiana* Hansen Kudr. nov. comb. (№ 734) ВКМ-у-832, биотина — *Candida tropicalis* СК-4, пантотеновой кислоты — *Saccharomyces Ludwigii* КМ, кобаламина — *Escherichia coli* ВКМ В-60 (113—3). Во всех случаях при расчетах учитывали количество витаминов в среде, вносимых с дрожжевой водой, путем вычитания количества витамина, содержащегося в среде, от количества витамина, содержащегося в культуральной жидкости или в фильтрате.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В условиях данного опыта спутники не обладают универсальной способностью синтеза витаминов группы В (табл. 1). Пиридоксин синтезировало 90% из 18 исследуемых культур, биотин — 67, пантотеновую кислоту — 55, инозит, тиамин — по 45, кобаламин — 40%. Ни один спутник не синтезировал никотиновую кислоту. В почве соотношение между культурами, синтезирующими тот или иной витамин, несколько иное. Наиболее распространены здесь продуценты кобаламина — от 67 до 85% [15—17].

В наших исследованиях большинство спутников целлюлозных бактерий синтезировало три-четыре из семи определявшихся витаминов. Пять витаминов синтезировали только три спутника: *Ps. beaufortensis*, шт. 65, *Bact. albidum*, шт. 94 и *Ps. liquefaciens*, шт. 65. Представители рода *Pseudomonas* синтезировали более широкий спектр витаминов, чем рода *Bacterium*.

Не обнаружено прямой зависимости между интенсивностью роста на используемой среде и количеством синтезированных витаминов, или их спектром. Количество витамина, синтезированного спутниками, зависело от физиологических особенностей продуцента. Разные штаммы одного вида синтезировали разный набор витаминов. Наиболее активными продуцентами кобаламина были *Bact. album*, шт. 34 и *Ps. desmolyticum*, шт. 65; биотина — *Ps. virescens*, шт. 67, *Ps. gelatica*, шт. 65, *Ps. denitrificans*, шт. 61, *Ps. liquefaciens*, шт. 65 и *Ps. denitrificans*, шт. теновой кислоты — *Bact. albidum*, шт. 94, *Ps. gelatica*, шт. 65; пиридо-

Таблица 1

Образование витаминов спутниками целлюлозных бактерий (в мкг/л среды)

Бактерии	Штамм	Рост по показанию ФАН (M±m)	Кобаламин			Биотин			Пантотеновая кислота			Пиридоксин			Инозит			Тиа-мин
			в среде	в клетках	в н. ж.	в среде	в клетках	в н. ж.	в среде	в клетках	в н. ж.	в среде	в клетках	в н. ж.	в среде	в клетках	в н. ж.	
<i>Pseudomonas beaufortensis</i>	38	9,9±2,0	—	—	—	0,020,010,03	—	—	—	—	—	9,710,320,0	—	—	—	—	—	160
<i>Ps. beaufortensis</i>	65	9,6±1,3	0,03	0,100,0,13	0,050,0,420,47	104	18	122	8,7	2,311,0	—	—	—	—	—	—	—	64
<i>Ps. gelatica</i>	38	8,6±0,9	0,03	0,170,200,10	0,130,23	10	18,828,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ps. gelatica</i>	65	10,5±0,4	0,03	0,070,100,30	0,400,70	91,2	106,8198	—	—	—	—	10,231,41,2	—	—	—	—	—	108
<i>Ps. virescens</i>	34	5,1±0,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ps. virescens</i>	67	13,6±0,1	0,04	0,110,150,36	0,530,89	53,223,8	82	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	136
<i>Ps. xantho</i>	34	9,3±1,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16
<i>Ps. graveolens</i>	34	7,1±0,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ps. graveolens</i>	61	5,0±1,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ps. chrysea</i>	61	6,2±1,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ps. denitrificans</i>	65	2,8±0,9	0,03	0,050,08	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40
<i>Ps. desmolyticum</i>	65	9,5±1,9	0,03	0,110,140,34	0,400,74	102	8	110	4,7	3,5	8,2	16,027,243,2	—	—	—	—	—	—
<i>Ps. liquefaciens</i>	67	8,5±0,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ps. siluosa</i>	67	3,5±0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ps. effusa</i>	94	11,0±1,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ps. mycophaga</i>	38	5,1±0,1	0,05	1,881,93	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bacterium albidum</i>	94	8,8±1,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bact. albidum</i>	34	6,1±0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bact. album</i>	34	6,1±0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

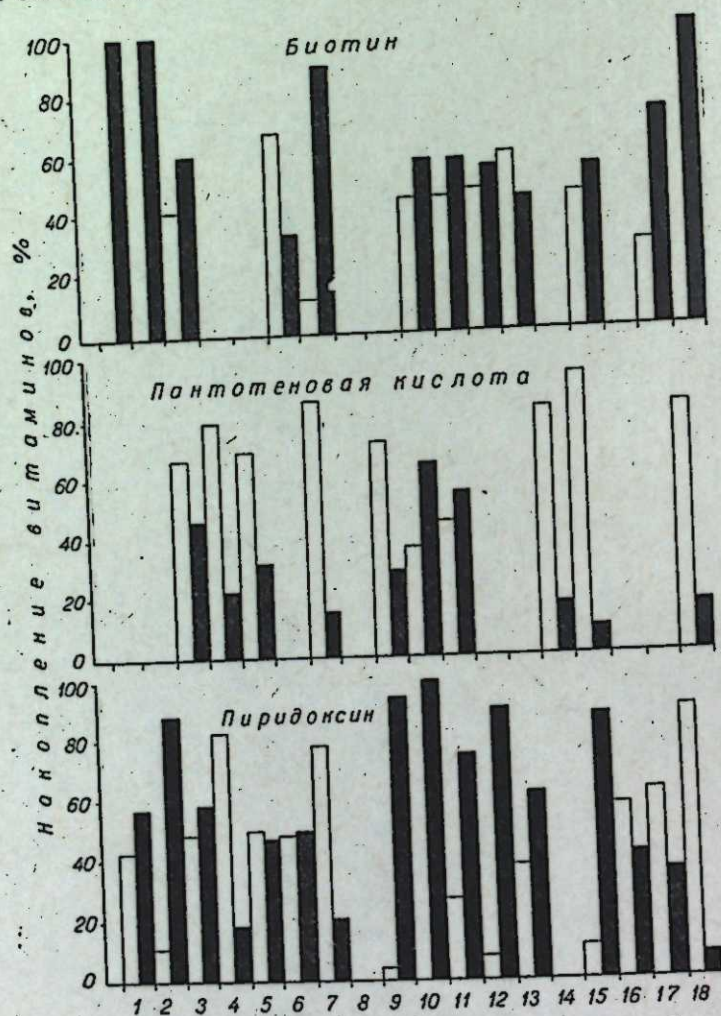
При мечении: 1) номер штамма спутника указывает на принадлежность к соответствующему штамму целлюлозной бактерии; 2) пропуск обозначает отсутствие витамина; 3) к. ж. — культуральной жидкости.



ксина — *Ps. gelatica*, шт. 65, *Ps. chrysea*, шт. 61; *Ps. denitrificans*, шт. 61, *Ps. desmolyticum*, шт. 65; инозита — *Bact. album*, шт. 34, *Ps. chrysea*, шт. 61, *Ps. desmolyticum*, шт. 65, *Ps. liquefaciens*, шт. 65, тиамин — *Ps. xanthe*, шт. 34, *Ps. virescens*, шт. 34, *Ps. beaufortensis*, шт. 38, *Ps. beaufortensi*, шт. 65.

Таким образом, у 55% спутников преобладал синтез одного витамина, 11% были низкоактивными в синтезе всех витаминов и 34% спутников активно синтезировали два и даже три витамина (*Ps. gelatica*, шт. 65, *Ps. desmolyticum*, шт. 65).

Спутники целлюлозных бактерий аккумулировали в клетках тиамин, кобаламин и инозит. Культуры, не продуцирующие инозит, а именно *Pseudomonas virescens*, шт. 67, *Ps. xanthe*, шт. 34, *Ps. gelatica*, шт. 38, *Ps. virescens*, шт. 34 и *Bact. albidum*, шт. 38 использовали инозит,



Накопление витаминов в фильтрате и клетках спутников целлюлозных бактерий.

□ — содержание витаминов в фильтрате; ■ — содержание витаминов в клетках.

□ — *Ps. xanthe*, шт. 34; 2 — *Ps. virescens*, шт. 34; 3 — *Ps. virescens*, шт. 67; 4 — *Ps. graveolens*, шт. 34; 5 — *Bact. album*, шт. 34; 6 — *Ps. beaufortensis*, шт. 38; 7 — *Ps. beaufortensis*, шт. 65; 8 — *Bact. albidum*, шт. 38; 9 — *Bact. albidum*, шт. 94; 10 — *Ps. gelatica*, шт. 38; 11 — *Ps. gelatica*, шт. 65; 12 — *Ps. chrysea*, шт. 61; 13 — *Ps. denitrificans*, шт. 61; 14 — *Ps. desmolyticum*, шт. 65; 15 — *Ps. liquefaciens*, шт. 65; 16 — *Ps. sinuosa*, шт. 67; 17 — *Ps. effusa*, шт. 67; 18 — *Ps. mycophaga*, шт. 94.

имевшийся в среде. Кобаламин выделялся в среду в незначительных количествах — 0,03—0,04 мкг/л. (табл. 1). Биотин, в зависимости от продуцента, преимущественно накапливался в клетках, либо около половины синтезированного витамина выделялось в среду (см. рисунок). У всех спутников пантотеновая кислота преимущественно выделялась в среду, за исключением *Pseudomonas gelatica*, который более 50% витамина накапливал в клетках. Для пиридоксина характерны все три случая: отдельные культуры накапливали основную массу витамина в клетке, другие половину синтезированного витамина выделяли в среду, треть большую часть витамина выделяли в среду. Рассмотренные данные позволяют предположить, что витамины, выделяемые спутниками в культуральную жидкость в результате жизнедеятельности или в процессе автолиза, могут быть использованы целлюлозными бактериями.

Интересно было выяснить, какие витамины продуцируют спутники в ассоциациях (табл. 2). Оказалось, что набор витаминов, поставляе-

Таблица 2

Витамины, продуцируемые спутниками, входящими в разные ассоциации с целлюлозными бактериями

Витамины, продуцируемые микробами-спутниками	Ассоциации спутников с целлюлозными бактериями					
	<i>Sorangium cellulosum</i> , шт. 94	<i>Sorangium coimpositum</i> , шт. 34	<i>Vibrio favesiens</i> , шт. 38	<i>Vibrio favesiens</i> , шт. 65	<i>Vibrio vitellinum</i> , шт. 67	<i>Cytophaga hutchinsonii</i> , шт. 61
Кобаламин	—	—	+	+	+	—
Биотин	—	—	+	+	+	—
Пантотеновая кислота	+	+	+	+	+	—
Пиридоксин	+	+	+	+	+	+
Инозит	+	+	+	+	—	+
Тиамин	+	+	+	+	+	+

Примечание. + означает, что спутники синтезируют витамин; — не синтезируют витамин.

мых спутниками в ассоциацию, зависит от рода целлюлозных бактерий, входящих в эту ассоциацию. Так, спутники целлюлозных бактерий из рода *Vibrio* способны синтезировать все шесть витаминов, в то время, как спутники целлюлозных бактерий из рода *Sorangium* не синтезируют кобаламин и биотин, а из рода *Cytophaga* не способны синтезировать кобаламин и пантотеновую кислоту. Возможно, целлюлозные бактерии в этих ассоциациях сами синтезируют недостающие витамины.

## ВЫВОДЫ

1. Определена способность спутников целлюлозных бактерий продуцировать витамины группы В.
2. Не обнаружено прямой зависимости между интенсивностью роста и количеством, или спектром синтезируемых витаминов.
3. У 55% спутников преобладал синтез одного витамина, 34% спутников активно синтезировали два и даже три витамина, 11% были низкоактивными в синтезе витаминов.



4. Замечено, что набор витаминов, синтезируемых спутниками, входящими в определенную ассоциацию, зависит от рода целлюлозных бактерий данной ассоциации.

5. Эти результаты подтверждают предположение, высказанное ранее рядом исследователей, о том, что одной из причин положительного влияния микробов-спутников на процесс разрушения целлюлозы бактериями является способность их продуцировать витамины.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
22/II 1972

#### ЛИТЕРАТУРА

1. А. А. Имшенецкий, Б. Баярская. Микробиология, 1939, 8.
2. Ж. Пошон, Г. де Баржак. Почвенная микробиология. М., Изд-во иностр. лит., 1960.
3. G. Harmsen. Onderzoekingen over de aerobe celluloseontleding in den grond. Groningen — Batavia, 1946.
4. А. А. Имшенецкий. Микробиология целлюлозы. М., Изд-во АН СССР, 1953.
5. П. О. Никитин. Микробиол. ж., 1968, 30, 63.
6. Ю. М. Возняковская. Микробиология, 1963, 32, вып. 1.
7. В. Т. Смалый. В сб. «Микроорганизмы и плодородие почв». М., Изд-во АН СССР, 1961, вып. 11.
8. Л. Г. Сафронова, Н. Н. Наплекова. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1970, 15.
9. В. Н. Букин, Л. Я. Арешкина, Л. С. Куцева. Современные вопросы советской витаминологии. Медгиз, 1955.
10. Ю. Н. Карасевич, Л. П. Волкова, Э. Г. Кениг. Прикладная биохимия и микробиология, 1965, 1, вып. 5.
11. Н. И. Коротченко. Биохимия, 1959, 24, вып. 5.
12. Н. М. Мейсель, Н. А. Помощникова. Биохимия, 1952, 17, вып. 5.
13. Е. Н. Одицова. Микробиологические методы определения витаминов. М., Изд-во АН СССР, 1959.
14. Н. А. Помощникова. В сб. «Витаминные ресурсы и их использование», 3. М., Изд-во АН СССР, 1955.
15. О. С. Федянин. Микробиол. ж., 1969, 31, вып. 3.
16. З. В. Лазуркевич, У. Г. Бух, Л. В. Стоянова, Р. М. Канцелярук. Микробиол. ж., 1969, 31, 65.
17. A. Lochead, M. O. Burton. Canad. J. Microbiol., 1957, 3, № 1.

L. G. Safronova

#### VITAMIN-FORMING ABILITY OF CELLULOLYTIC BACTERIA SATELLITES

Vitamin-forming ability was studied in 18 bacteria-satellites isolated from 6 accumulating cultures of cellulolytic bacteria. The satellites under research had produced the vitamins of B-group. Vitamin-forming ability of satellites depended on species and strain as well as on genus of cellulolytic bacteria with which they were associated.

К. А. СОБОЛЕВСКАЯ, Г. И. ВЫСОЧИНА

#### ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ХЕМОСИСТЕМАТИКИ СЕКЦИИ *ACONOGONON* MEISN. РОДА *POLYGONUM* L.

Установлена связь между особенностями распределения флавоноидных соединений в 17 видах рода *Polygonum* L. (секция *Aconogonon* Meisn.) и их систематическим положением. Для изучения гликозидов флавоноидных соединений применена двухмерная хроматография на бумаге. Биохимические данные рассмотрены в связи с материалами эколого-географического анализа секции *Aconogonon* Meisn.

Применение методов химического исследования в систематике растений и в ботаническом ресурсоведении получает все большее распространение. Работы последних лет свидетельствуют о возможности успешного использования для решения ряда спорных вопросов ботанической систематики флавоноидов — производных бензо-γ-пирона, широко распространенных растительных пигментов [1—4].

Хемосистематические исследования складываются из нескольких последовательно выполняемых этапов: выбора таксона в связи с задачами исследования, получения материала и правильного его определения, химического изучения и систематической интерпретации полученных результатов. Последний, самый ответственный этап исследований невозможен без глубокого знания хода приспособительной эволюции рассматриваемой систематической единицы, путей формирования эколого-генетической природы изучаемых растений и типа их обмена веществ. Полученные в результате исследований сведения по флавоноидам видов секции *Aconogonon* Meisn. рода *Polygonum* L. были рассмотрены нами на фоне эколого-географического анализа этой секции с учетом некоторых моментов ее исторического развития.

Для территории Советского Союза Ю. С. Григорьев [5] приводит 17 видов горцев секции *Aconogonon* Meisn. Из них только один вид — *Polygonum alpinum* All. — имеет обширный евразийский ареал, все остальные виды относятся к азиатскому типу. Это свидетельствует о том, что на территории Азии и, в частности, в Сибири происходило становление данной секции (рис. 1—4).

Сибирские виды секции имеют евросибирский, монголо-сибирский и сибирский подтипы ареалов (приняты подразделения подтипов ареалов А. В. Положий [6]). Виды, не заходящие в Сибирь, приурочены к двум районам СССР — Средней Азии и Дальнему Востоку. Вероятно, Сибирь (Восточная), Дальний Восток и Средняя Азия были основными территориями, где шло интенсивное видообразование горцев изучаемой секции.

Единственный вид евросибирского подтипа ареалов — *Polygonum alpinum* All. — встречается в различных растительных поясах: на лугах и разнотравных степях, по лесным опушкам, заходит иногда довольно высоко в горы. Весьма вероятно, что чрезвычайно полиморфный *P. alpinum* All. представлен в природе целой гаммой экотипов.

Виды восточноазиатского ареала очень близки по своей экологической природе. *Polygonum luxurians* Grig. — типично мезофильное растение, произрастает в широколиственных лесах и на лугах. *P. limosum* Kom. растет по долинам рек в уреме в условиях большой влажности почвы и воздуха, относится к группе мезогигрофитов. Типичный мезофит и *P. relictum* Kom., встречающийся по лесным ручьям и в высокоствольной речной уреме на жирной перегнойной почве.



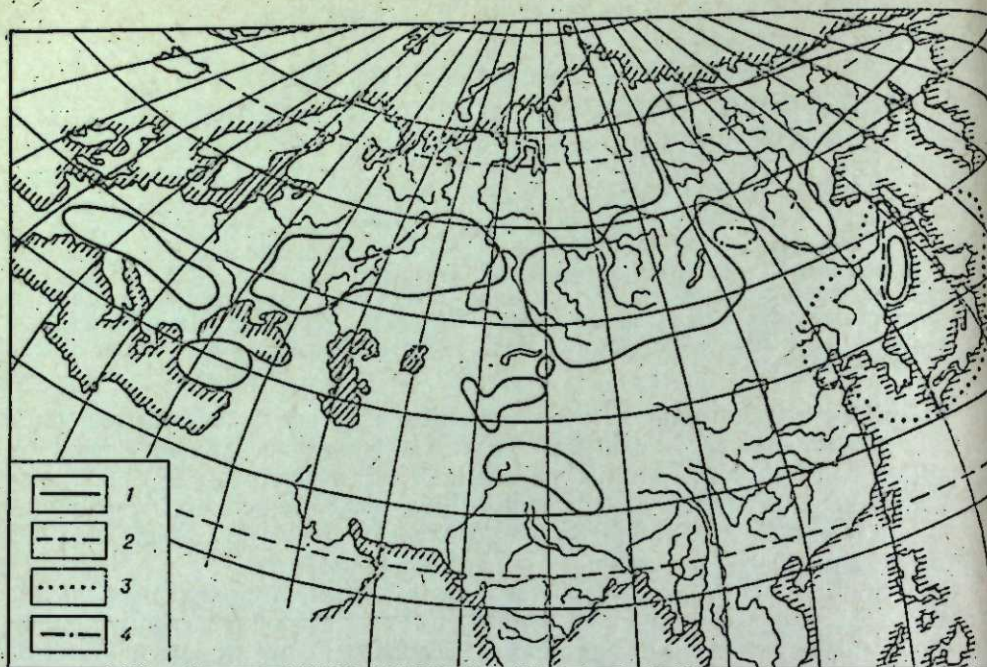


Рис. 1. Ареалы видов секции *Aconogonon* Meisn. рода *Polygonum* L.  
1 — *P. alpinum* All., 2 — *P. luxurians* Grig.; 3 — *P. limosum* Kom, 4 — *P. relictum* Kom.

Среднеазиатские виды связаны с горными системами Средней Азии, обычны в субальпийском поясе гор, заходят также в лесной пояс (*Polygonum coriarium* Grig., *P. bucharicum* Grig.), на альпийские луга и каменистые склоны в альпийском поясе (*P. hissaricum* M. Pop., *P. songoricum* Schrenk., *P. zarauschanicum* Zak).

Монголо-сибирская группа представлена тремя видами: *Polygonum divaricatum* L., *P. angustifolium* Pall., *P. sericeum* Pall. *Polygonum divaricatum* L. обитает в степях, на степных склонах и сухих лугах. *P. angustifolium* Pall. по характеру местообитаний очень близок к *P. divaricatum* L., но имеет еще более ксерофильный облик, поселяется на сухих щебнистых и степных склонах, в степях. *P. sericeum* Pall. характеризуется узкой экологической приуроченностью, произрастает на песках по берегам рек и озер.

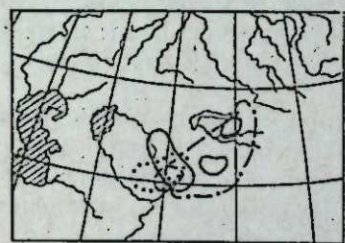


Рис. 2. Ареалы видов секции *Aconogonon* Meisn. рода *Polygonum* L.

1 — *P. coriarium* Grig., 2 — *P. bucharicum* Grig., 3 — *P. hissaricum* M. Pop., 4 — *P. songoricum* Schrenk.

Виды, относящиеся к сибирскому подтипу ареалов, отличаются большим диапазоном местообитаний и полиморфизмом — это растения тундр, гольцов, каменистых склонов, влажных берегов рек. *Polygonum ochreatum* L. приурочен к влажным берегам рек. М. Г. Попов [7] не выделяет этого вида, считая его синонимом *P. laxmannii* Lepech. Наиболее типичными местообитаниями *P. laxmannii* Lepech. являются безлесные, хорошо прогреваемые склоны речных долин, пойменные пески и галечники, а также теплые щебнистые участки в гольцовом поясе и в полосе тундр. Заходящий далеко в Арктику *P. tripterocarpum* A. Gray. обычен в кустарничково-моховых и кочкар-

ных пушицевых тундрах, на луговинах по берегам рек и ручьев, по опушкам и береговым обрывам. *P. ajanense* (Nakai) Grig. растет по сухим тундрам, на каменистых склонах по вершинам гольцов, редко на песках. М. Г. Попов [7] считает его гольцовой формой *P. laxmannii* Lepech., растущей на каменистой почве.

Выяснение эколого-исторических связей растений помогает наметить основные пути экологической эволюции систематической единицы. Экологическая дифференциация в данной секции шла по нескольким направлениям. Суровые условия севера дали толчок развитию по пути приспособления к гольцовым и скальным местообитаниям. В эту группу видов входят *Polygonum laxmannii* Lepech., *P. ajanense* (Nakai) Grig., *P. tripterocarpum* A. Gray. По пути ксерофитизации шло развитие южносибирских и северомонгольских видов — *Polygonum divaricatum* L. и *P. angustifolium* Pall. Центром интенсивного видообразования секции *Aconogonon* Meisn. стала территория Средней Азии, а также высокогорья Кавказа и Прибайкалья. Специфические условия горных районов стимулировали образование новых видов и форм растений, экологическая эволюция которых шла по линии психрофитизации. В данную секцию входят и виды узкой экологической приуроченности (псаммофиты *Polygonum sericeum* Pall. и *P. subsericeum* M. Pop.). На рис. 5 представлен экологический состав представителей секции *Aconogonon* Meisn. флоры СССР в связи с их географическим распространением. Следует отметить широкую амплитуду экологических форм данной секции.

Сложный исторический путь прошел широко распространенный в северном полушарии *Polygonum alpinum* All. Об этом говорит, в частности, его дизъюнктивный ареал, ранее, по-видимому, бывший сплошным, а сейчас сократившийся в результате ледниковых катастроф четвертичного периода, а также широкая амплитуда биологической приспособляемости и экологическая изменчивость химического состава [8].

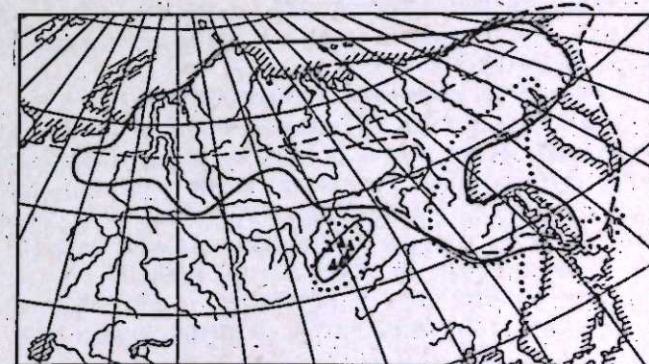
Наиболее сложный флавоноидный комплекс обнаружен у растений горца горного, произрастающих на субальпийском лугу



1 — 2 — 3

Рис. 3. Ареалы видов секции *Aconogonon* Meisn. рода *Polygonum* L.

1 — *P. divaricatum* L., 2 — *P. angustifolium* Pall., 3 — *P. sericeum* Pall.



1 — 2 — 3 — 4

Рис. 4. Ареалы видов секции *Aconogonon* Meisn. рода *Polygonum* L.

1 — *P. laxmannii* Lepech., 2 — *P. tripterocarpum* A. Gray., 3 — *P. ajanense* (Nakai) Grig., 4 — *P. baicalense* Sipl.



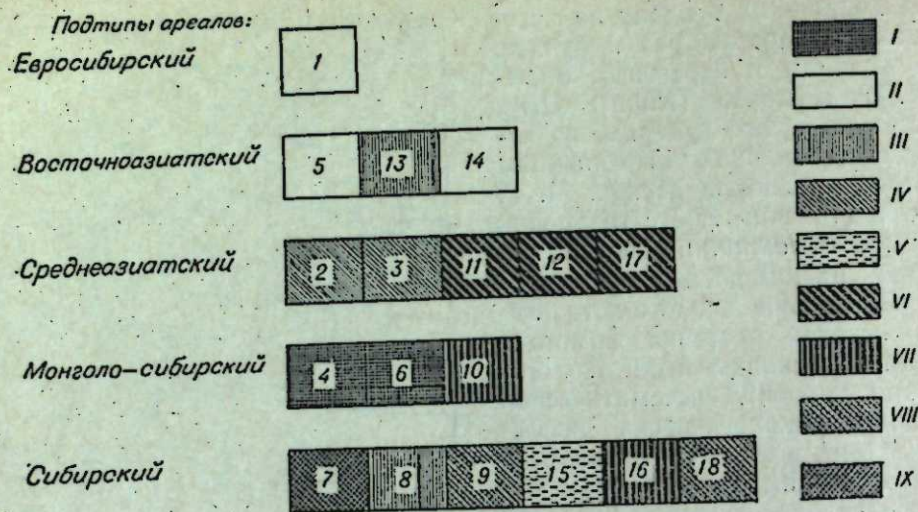


Рис. 5. Экологический состав представителей секции *Aconogonon* Meisn. флоры СССР в связи с их географическим распространением.

I — мезоксерофиты, II — мезофиты, III — мезогигрофиты, IV — мезопсихрофиты, V — ксеропетрофиты, VI — психрофиты, VII — псаммофиты, VIII — психрофиты — петрофиты, IX — мезопетрофиты.

1 — *Polygonum alpinum*, 2 — *P. coriarium*, 3 — *P. bucharicum*, 4 — *P. divaricatum*, 5 — *P. luxurians*, 6 — *P. angustifolium*, 7 — *P. laxmannii*, 8 — *P. ochreatum*, 9 — *P. ajanense*, 10 — *P. sericeum*, 11 — *P. songoricum*, 12 — *P. hissartum*, 13 — *P. limosum*, 14 — *P. relictum*, 15 — *P. tripterocarpum*, 16 — *P. subsericeum*, 17 — *P. zarauschanicum*, 18 — *P. baicalense*.

Курайского хребта (Горно-Алтайская АО) на высоте 2350 м. В листьях цветущих растений найдено 15 гликозидов флавоноидного типа, почти все эти гликозиды встречаются в других видах секции в различных комбинациях (рис. 6)\*. Горец горный имеет также самый обширный ареал, совпадающий с ареалами других видов секции *Aconogonon* Meisn. Биохимические сведения подтверждают мнение ряда ботаников о том, что этот древний полиморфный вид мог дать под влиянием различных эколого-географических условий среды в различных точках ареала целую гамму родственных видов, тесно связанных с ним и до сих пор [10, 11]. Об этом же свидетельствует выделение в последнее время из *Polygonum alpinum* All. в качестве самостоятельных видов *Polygonum ranjutinii* Charkev., *P. dshawachischwilii* Charkev., *P. baicalense* Sipl. [12—13].

Виды восточноазиатского подтипа ареалов, близкие по своей экологии и занимаемым ареалам, близки и по качественному составу гликозидов. В то же время каждому виду свойствен свой набор, отличающий его от двух остальных. В листьях *Polygonum luxurians* Grig. найден один гликозид кемпферола, пять гликозидов кверцетина и один мирцитина, причем основными компонентами (в порядке уменьшения их количества) являются соединения, соответствующие на хроматограмме пятнам 3, 6 и 11 (рис. 7). Мезофит *Polygonum relictum* Kom., ареал которого находится в непосредственном контакте с ареалом

*P. luxurians* Grig., отличается от последнего компонентом 4; основными гликозидами этого вида являются гликозиды кверцетина 3, 6 и 7 (рис. 8). *Polygonum limosum* Kom. более широко распространен. Его ареал частично накладывается на ареал *P. relictum* Kom. и полностью включает в себя ареал *P. luxurians* Grig. В *P. limosum* Kom. обнаружено всего шесть гликозидов флавоноидного типа — один гликозид кемпферола, четыре кверцетина и один мирцитина. Основные компоненты 3, 6 и 1 (рис. 9). Таким образом, все три вида, относящиеся к восточноазиатскому подтипу ареала, — *Polygonum luxurians* Grig., *P. relictum* Kom. и *P. limosum* Kom. — имеют близкий качественный состав гликозидов, что свидетельствует о их тесном родстве. Компоненты 1, 3, 5, 6, 8 и 11 общие. В то же время каждый вид отличен от других. Число гликозидов увеличивается в ряду *Polygonum limosum* Kom. (6) → *P. luxurians* Grig. (7) → *P. relictum* Kom. (8), т. е. от мезогигрофита к мезофитам.

Нами исследовано четыре вида сибирского подтипа ареалов — *Polygonum laxmannii* Lerech., *P. ajanense* (Nakai) Grig., *P. tripterocarpum* A. Gray и *P. baicalense* Sipl.; ареалы трех первых простираются далеко на север, *P. baicalense* Sipl. приурочен к высокогорьям Прибайкалья. В образцах *P. laxmannii* Lerech. обнаружен один гликозид кемпферола, четыре кверцетина и один мирцитина. Основные компоненты — 6, 7 и 11. Кроме того, в листьях найдено два антоцианина — А и А'. В. В. Петровский [14] отмечал полиморфизм *P. laxmannii* Lerech. и образование ряда переходных форм с близкородственными расами *P. divaricatum* L., *P. angustifolium* Pall., *P. ajanense* (Nakai) Grig. Этот интересный вид требует дальнейшего исследования (рис. 10).

Ареал *Polygonum ajanense* (Nakai) Grig. совмещается с ареалом *P. laxmannii* Lerech. в большей своей части. *P. ajanense* (Nakai) Grig. — хорошо обособившийся вид, значительно отличающийся по качествен-

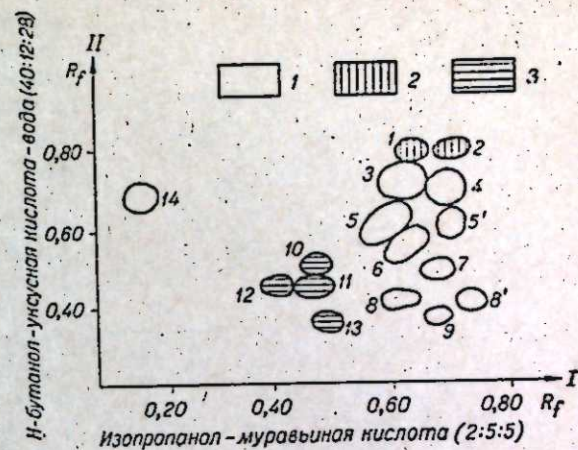


Рис. 6. Схема хроматограммы метанольного экстракта цветков и листьев *Polygonum alpinum* All. — горца горного.

Горно-Алтайская АО, Курайский хребет, субальпийский луг на высоте 2350 м над ур. м. 26 июля 1963 г. 1 — кверцетин (14) и его гликозиды, 2 — гликозиды кемпферола, 3 — гликозиды мирцитина.

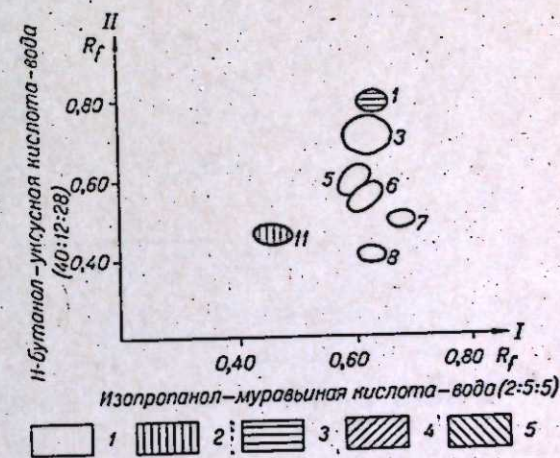


Рис. 7. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum luxurians* Grig. (гликозиды флавоноидных соединений).

Московская область, Москва, участок Главного ботанического сада АН СССР. 1 июля 1965 г. На рис. 7, 8: 1 — гликозиды кверцетина, 2 — гликозиды мирцитина, 3 — гликозиды кемпферола. На остальных рисунках: 1 — гликозиды кверцетина, 2 — гликозиды кемпферола, 3 — гликозиды мирцитина, 4 — антоцианины, 5 — гликозид «II».



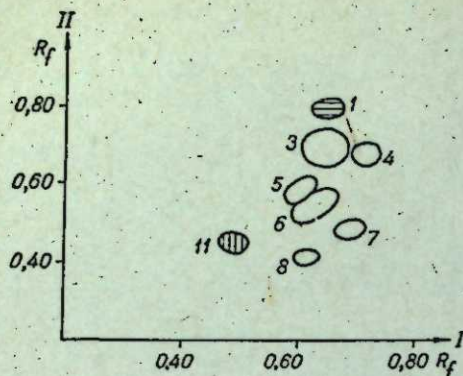


Рис. 8. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum relictum* Kom.

Московская область, Москва, участок Главного ботанического сада АН СССР, 9 июля 1965 г.

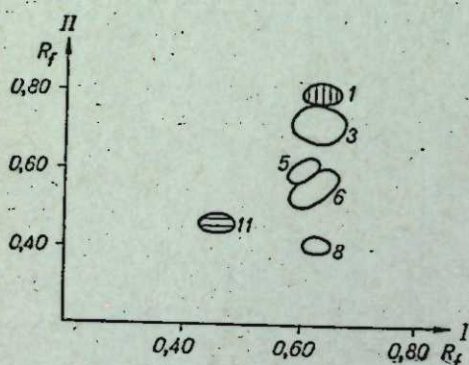


Рис. 9. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum litosum* Kom.

Приморский край, Шкотовский район, близ с. Сенбар. Пойма реки. Июль 1963 г.

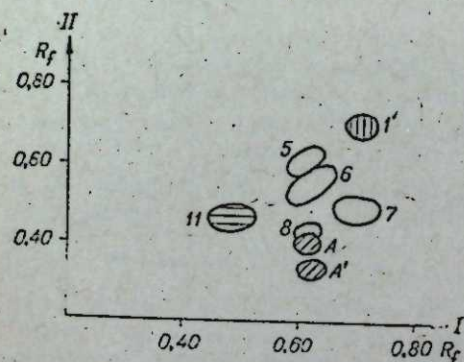


Рис. 10. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum laxmannii* Lerech.

Бурятская АССР, Кабанский район, восточный берег оз. Байкал близ с. Посольское, 14 июля 1910 г.

ному составу флавоноидов от *P. laxmannii* Lerech. (рис. 11). В нем отсутствует компонент 1', гликозид кемпферола, обнаруженный в *P. laxmannii* Lerech. Отличает эти виды друг от друга также наличие только в *P. ajanense* (Nakai) Grig. гликозидов, соответствующих на хроматограмме пятнам 1, 3, 10, 12 и 13. В листьях отмечен также антоцианин А. Таким образом, в цветущих растениях *P. ajanense* (Nakai) Grig. найден один гликозид кемпферола, пять гликозидов кверцетина, четыре мирицетина и один антоцианин; количественно преобладают гликозиды кверцетина 6, 5 и 3.

*Polygonum tripterocarpum* A. Gray. — единственный вид в рассматриваемой секции, имеющий крылатые плоды. Растения, собранные в различных местообитаниях, имели одинаковый набор гликозидов: один гликозид кемпферола, четыре кверцетина и три мирицетина, а также антоцианины А, А', А'', А'''; основные компоненты — 6, 11 и 8 (рис. 12). В *P. tripterocarpum* A. Gray. присутствуют не только гликозиды цианидина, но и гликозиды дельфинидина.

*Polygonum baicalense* Sipl., описанный В. Н. Сипливиным [13], является высокогорной экологической и прибайкальской географической расой *P. alpinum* All. На основании качественного состава флавоноидов *P. baicalense* Sipl. отличим от *P. ajanense* (Nakai) Grig. и ближе подходит к *P. alpinum* All. Таким образом, набор гликозидов флавоноидного типа может быть основанием для распознавания принадлежности собранных растений к тому или иному из близкородственных видов — *Polygonum ajanense* (Nakai) Grig., *P. angustifolium* Pall. и *P. baicalense* Sipl. Всего в листьях *P. baicalense* Sipl. обнаружено 12 гликозидов флавонолового типа; из них один гликозид кемпферола, семь кверцетина и четыре мирицетина, а также два антоцианина А и А'; количественно преобладают компоненты 6, 7 и 4 — гликозиды кверцетина (рис. 13).

Сибирские виды, ареалы которых заходят далеко на север, а также сибирский высокогорный вид *P. baicalense* Sipl. склонны к синтезу антоциановых производных не только в конце вегетации, но и в цветении. В рассматриваемой нами группе видов сибирского подтипа ареалов количество флавоноловых гликозидов увеличивается в ряду: *Polygonum laxmannii* Lerech. (6) → *P. tripterocarpum* A. Gray. (8) → *P. ajanense* (Nakai) Grig. (10) → *P. baicalense* Sipl. (12) (мезопетрофит → ксеропетрофит → психрофиты — петрофиты).

Исследованы также виды монголо-сибирского подтипа ареалов: *Polygonum sericeum* Pall., *P. divaricatum* L. и *P. angustifolium* Pall. *P. sericeum* Pall., произрастающий на песках по берегам рек и озер, по мнению М. Г. Попова [7], является древним эндемом побережья Байкала. Отличается от всех других видов секции *Aconogonon* Meisn. обильным опушением листьев и стеблей. Будучи псаммофитом, *P. sericeum* Pall. занимает в этой секции изолированное положение. Этот древний локальный вид содержит всего 6 гликозидов: один гликозид кемпферола, три кверцетина и два мирицетина. Количественно преобладают компоненты 5, 8 и 7 (рис. 14).

*Polygonum divaricatum* L. и *P. angustifolium* Pall. отличаются наличием ряда ксероморфных черт, появление которых обусловлено исторически сложившимися условиями произрастания на территории южной Сибири и северной Монголии. *P. angustifolium* Pall. по характеру местообитаний очень близок к *P. divaricatum* L., однако имеет еще более ксерофильный облик. По составу гликозидов эти виды значительно различаются (рис. 15, 16). Наряду с общими компонентами, каждый из них содержит компоненты, свойственные только ему. Так, в *P. divaricatum* L. присутствует гликозид кемпферола 1' и гликозиды мирицетина 10 и 13, отсутствующие в *P. angustifolium* Pall. В то же

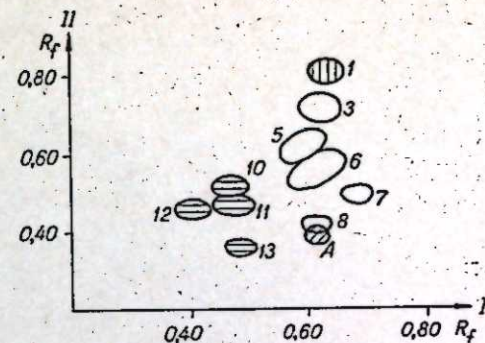


Рис. 11. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum ajanense* (Nakai) Grig.

Бурятская АССР, Становое нагорье, хр. Южно-Муйский, верховья р. Кшидикан, гольцовый пояс на щебнистом склоне, 25 июля 1965 г.

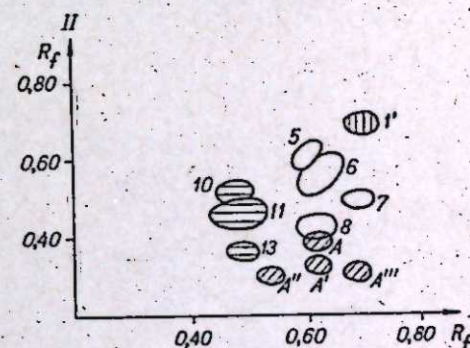


Рис. 12. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum tripterocarpum* A. Gray.

Бурятская АССР, Становое нагорье, хр. Удока подгольцовый пояс на речном галечнике, высота 1510 м над ур. м. 29 июня 1964 г.

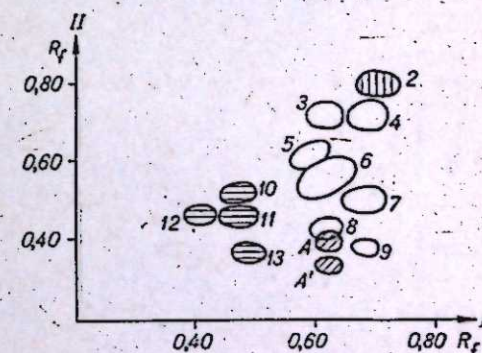


Рис. 13. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum baicalense* Sipl.

Иркутская область, Маломорское побережье оз. Байкал, долина р. Саржа, крутой степной склон, 1 сентября 1966 г.



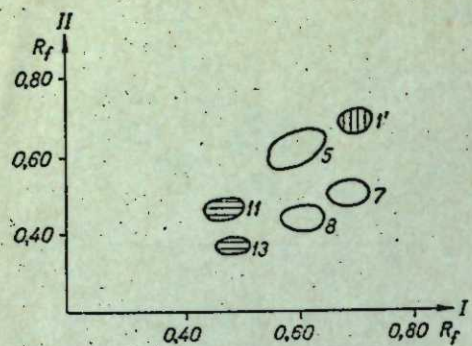


Рис. 14. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum sericeum* Pall.

Бурятская АССР, близ с. Подлопатки в долине р. Хилкок, песчаная степь. 15 июля 1965 г.

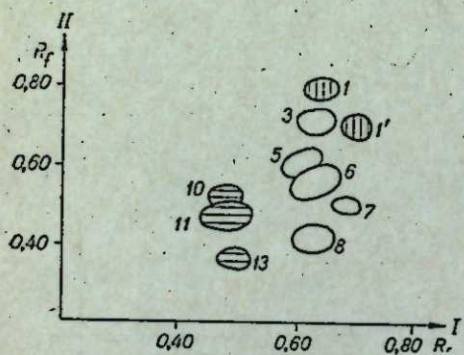


Рис. 15. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum divaricatum* L.

Бурятская АССР, близ с. Хоринск в долине р. Уда, остепненный луг на высоте 550 м над ур. м. 8 августа 1965 г.

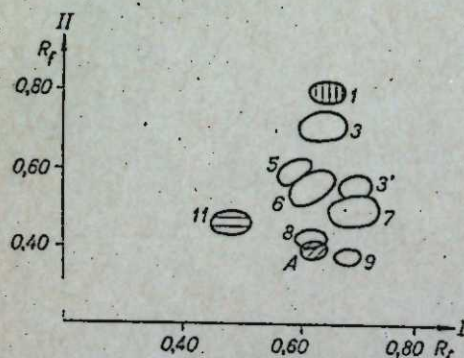


Рис. 16. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum angustifolium* Pall.

Бурятская АССР, окрестности г. Кяхта, степной склон. 1 июня 1965 г.

время *P. angustifolium* Pall. всегда можно отличить по характерному только для этого вида гликозиду кверцетина 3'. В цветущих растениях *P. angustifolium* Pall. присутствуют также гликозид кверцетина 9 и антоцианин А. В *P. divaricatum* L. найдено два гликозида кемпферола, пять кверцетина и три мирицетина, основными являются компоненты 6, 11 и 8; в *P. angustifolium* Pall. — один гликозид кемпферола, семь кверцетина и один мирицетина, преобладают компоненты 7, 6, 3. По качественному составу флавоноидов *P. divaricatum* L. близок к *P. ajanense* (Nakai) Grig. и *P. tripterocarpum* A. Gray. С. *P. ajanense* (Nakai) Grig. его сближают общие гликозиды 1, 3, 10 и 13; с *P. tripterocarpum* A. Gray. — 1', 10 и 13, а также большое количество гликозида мирицетина 11, присутствующее в обоих видах. Близкое родство этих видов подтверждается совмещением их ареалов на значительной территории и способностью их к гибридизации между собой.

Развитие видов среднеазиатского происхождения, связанных с горными системами Средней Азии, шло по линии психрофитизации. Нами исследовано четыре вида: *Polygonum coriarium* Grig., *P. bucharicum* Grig., *P. songoricum* Schrenk. и *P. hissaricum* M. Pop. Обращает на себя внимание значительная близость всех изученных видов. При этом два вида — *P. coriarium* Grig. и *P. bucharicum* Grig. — имеют совершенно одинаковый набор флавоноидов: восемь гликозидов флавонолового типа, из них один гликозид кемпферола, пять гликозидов кверцетина и два мирицетина. В *P. coriarium* Grig. (рис. 17) преобладают гликозиды 3, 6 и 5, в *P. bucharicum* Grig. (рис. 18) — 3, 6 и 1. Исходя из обнаруженного нами факта полного соответствия флавоноидного комплекса этих двух видов, мы поддерживаем взгляды В. С. Титова [15], А. Д. Ли [16] и А. П. Чукавиной [18, 17] о недостаточности оснований для выделения *P. bucharicum* Grig. в самостоятельный вид и вместе с ними принимаем более широ-

кий объем вида *P. coriarium* Grig. *Polygonum songoricum* Schrenk. отличается от *P. coriarium* Grig. (рис. 19) немногим: во-первых, наличием компонента 9, отсутствующего в *P. coriarium* Grig., и, во-вторых, набором преобладающих по количеству содержанию гликозидов — в *P. songoricum* Schrenk. это компоненты 6, 3 и 8. *Polygonum hissaricum* M. Pop. отличается от *P. coriarium* Grig. и *P. songoricum* Schrenk. компонентами 2 и 2' (рис. 20), а от последнего вида также отсутствием вещества, соответствующего пятну 9. Из среднеазиатских видов, изученных нами, *P. hissaricum* M. Pop. имеет самый большой набор гликозидов: два гликозида кемпферола, шесть гликозидов кверцетина и два мирицетина, основные компоненты — 6, 5 и 1. Биохимическая близость *P. coriarium* Grig. и *P. songoricum* Schrenk. соответствует делению среднеазиатских видов на ряды, предложенному С. Х. Чевренди [11].

Хроматограммы метанольных экстрактов листьев цветущих растений *Polygonum sibiricum* Laxm. и *P. pamiricum* Korsh. свидетельствуют об отдаленности этих видов от *P. alpinum* All., тогда как все описанные выше виды секции *Aconogonon* Meisn. могли так или иначе произойти от *P. alpinum* All. как экологические расы в различных участках его обширного ареала. Изолированность этих двух видов среди представителей секции *Aconogonon* Meisn. полностью согласуется с выводом А. П. Чукавиной [19] об образовании новой секции *Knorringia* Czuk, включающей их.

*Polygonum pamiricum* Korsh. приурочен к высокогорной области Средней Азии; он отделился от *P. sibiricum* Laxm. на западной границе ареала этого вида. Ю. С. Григорьев [5] отмечал, что *P. pamiricum* Korsh. близок к *P. sibiricum* Laxm. и плохо от него обособлен. *P. pamiricum* Korsh. и *P. sibiricum* Laxm. очень близки по качественному составу флавоноловых гликозидов, однако различия достаточны, чтобы считать *P. pamiricum* Korsh. само-

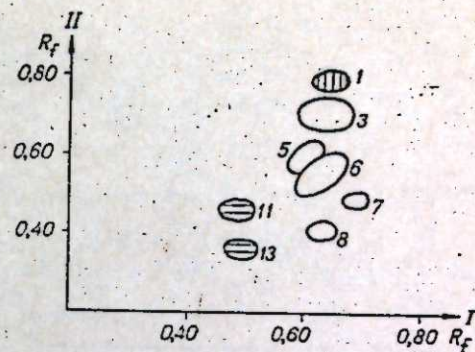


Рис. 17. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum coriarium* Grig.

Таджикская ССР, южный склон Каратегинского хребта близ урочища Казак в трещинах скал на высоте 3250 м над ур. м. 31 августа 1966 г.

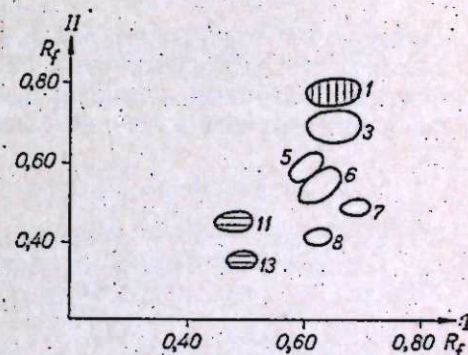


Рис. 18. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum bucharicum* Grig.

Казахская ССР, г. Алма-Ата, участок Ботанического сада АН КазССР, высота 800 м над ур. м. 3 июня 1968 г.

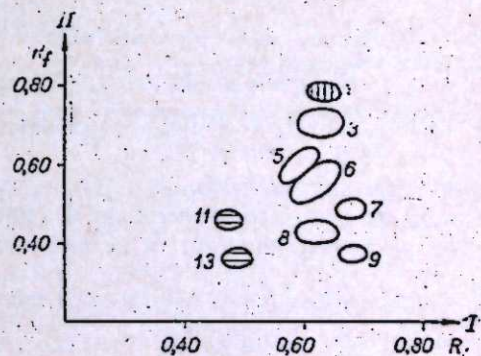


Рис. 19. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum songoricum* Schrenk.

Киргизская ССР, Иссык-Кульская обл., северный склон хребта Терской Алатау. Заросшая осыпь в цирке ледника. 28 июля 1965 г.



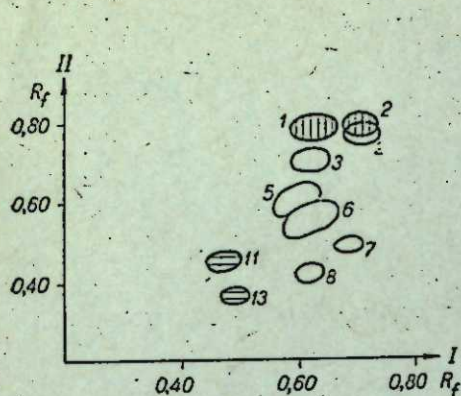


Рис. 20. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum hissaricum* M. Pop.

Таджикская ССР, северный склон Гиссарского хребта близ перевала Анзоб, на осypи. Высота 3400 м над ур. м. 29 июля 1955 г.

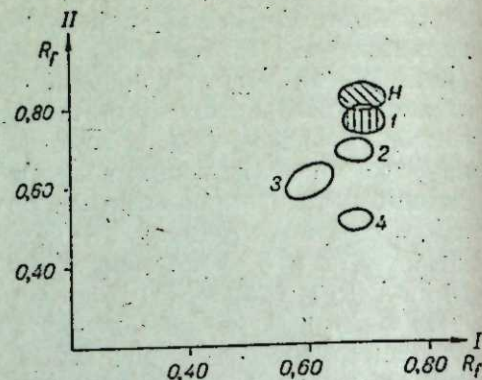


Рис. 21. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum sibiricum* Laxm.

Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский аймак, окрестности с. Кош-Агач, солонцы. 20 июля 1963 г.

стоятельным видом, тем более, что набор гликозидов в *P. sibiricum* Laxm. остается постоянным в растениях, собранных в различных местобитаниях. Общими компонентами являются гликозид «H» (соединение, флуоресцирующее в УФ-свете желтовато-оранжевым цветом, не найденное более ни в одном другом виде

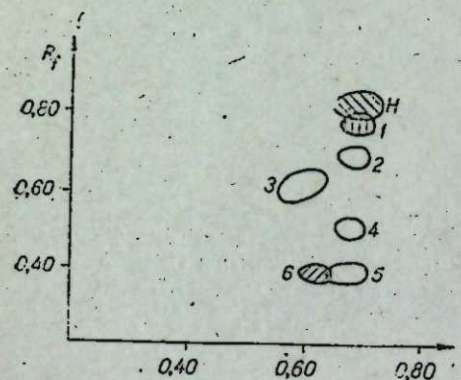


Рис. 22. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum pamiricum* Korsh.

Таджикская ССР, отроги Сарыкольского хребта, Рангульская долина, высота 4000 м над ур. м. 14 августа 1961 г.

На основании данных о качественном составе гликозидов *P. pamiricum* Korsh. легко отличить от произведшего его вида.

Таким образом, биохимические сведения, в частности знание качественного состава флавоноидов, необходимы в разработке систематики отдельных таксономических единиц. Вместе с эколого-географическим анализом они дают возможность

Центральный Сибирский ботанический сад  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
21/IX 1971

## ЛИТЕРАТУРА

1. R. E. Alston, B. L. Turner. Biochemical systematics. Prentice — Hall, Inc., 1963.
2. E. C. Bate-Smith. In "Chemical plant taxonomy". Acad. Press, 1963.
3. J. V. Harborne. In "Comparative phytochemistry". Acad. Press, 1967.
4. А. В. Благовещенский. Биохимическая эволюция цветковых растений. М., «Наука», 1966.
5. Ю. С. Григорьев. Секция *Aconogonon* Meisn. рода *Polygonum* L. — горец. Флора СССР, т. 5. Изд-во АН СССР, 1936.
6. А. В. Положий. Уч. зап. ТГУ им. В. В. Куйбышева, сер. «Биология и почвоведение», 1965, № 51.
7. М. Г. Попов. Флора Средней Сибири, вып. 2. Изд-во АН СССР, 1959.
8. К. А. Соболевская, Г. И. Высочина. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1970, № 15, вып. 3.
9. Г. И. Высочина. В сб. «Полезные растения природной флоры Сибири», «Наука», 1967.
10. В. М. Кузнецов. Горец забайкальский и перспективы его введения в культуру. М., Изд-во АН СССР, 1957.
11. С. Х. Чевренди. Дубильные растения Средней Азии. Ташкент, «Наука», 1965.
12. С. С. Харкевич. В сб. «Новости сист. высш. раст.» М.—Л., «Наука», 1966.
13. В. Н. Сипливинский. Там же.
14. В. В. Петровский. В кн. «Арктическая флора СССР», вып. 5. М.—Л., «Наука», 1966.
15. В. С. Титов. Дубильные растения Средней Азии. Вып. 1. Таран, его заготовка и разведение. Ташкент, 1947.
16. А. Д. Ли. В сб. «Таран дубильный — *P. coriarium* Grig.». Ташкент, 1959.
17. А. П. Чукавина. Изв. АН ТаджССР, отд. с.-х. и биол. наук, 1961, вып. 2.
18. А. П. Чукавина. Род *Polygonum* L. в Средней Азии (ботанико-географическое и систематическое исследование). Автореф. канд. дисс., Душанбе, 1967.
19. А. П. Чукавина. В сб. «Новости сист. высш. раст.» М.—Л., «Наука», 1966.

К. А. Sobolevskaya, G. I. Vysochina

### ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL ASPECTS AND SOME QUESTIONS OF THE CHEMOSYSTEMATICS OF SECTION *ACONOGONON* MEISN OF GENUS *POLYGONUM* L.

A clear correlation has been established between the peculiarities of distribution of the flavonoid compounds in 17 speci of genus *Polygonum* L. (section *Aconogonon* Meisn.) and their taxonomic position. Two-dimensional paper chromatography was used for the study of glycosidic types. Biochemical data have been considered in connection with materials of ecological and geographical analyses of the section *Aconogonon* Meisn.

Т. К. КУТАФЬЕВА

### К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В РАЙОНЕ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ ЕНИСЕЯ В ГОЛОЦЕНЕ

На основании палинологического исследования торфяников (правый берег р. Бахты и левый берег р. Енисей) выделены четыре фазы развития растительности в голоцене.

Опираясь на данные радиоуглеродной установки, можно констатировать, что торфообразование в исследуемом районе началось где-то около 7000 лет назад. По нашим данным, третья фаза развития растительности, отвечающая голоценовому оптимуму, согласно абсолютному датированию торфяных образцов по  $C^{14}$ , находится в интервале 2000—2100 лет назад.

На основании изучения спорово-пыльцевых спектров торфяников междуречья Енисей и Бахты выделены четыре фазы развития растительности в голоцене. Определение абсолютного возраста образцов тор-



фа с пограничного горизонта позволило установить, что предполагаемый климатический оптимум в голоцене был 2000—2100 лет тому назад. Вопросы истории развития растительности Средней Сибири в голоцене освещены в ряде работ [1—10].

Применение радиоуглеродного метода дает возможность более точно определить хронологию основных этапов развития растительного покрова в плейстоцене и голоцене. Целью нашей работы было установление истории развития растительности в голоцене в районе среднего течения Енисея по данным палинологического анализа, подкрепленного несколькими датировками абсолютного возраста торфа и древесины, определенным радиоуглеродным методом.

Объектом исследования послужили кассандровое и багульниково-осоковое верховые плоскобугристые сфагновые болота. Первое расположено на правом берегу р. Бахты — правого притока Енисея. Площадь торфяника более 20 га. Вечная мерзлота отсутствует.

Растительный фон бугров, которые чередуются с мочажинами, образуют *Cassandra calyculata*, *Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea*. По буграм встречаются одиночные деревья *Pinus silvestris*, *P. sibirica*, высота их 3—8 м, диаметр 6—12 см, возраст 60—80 лет. По краям бугров обычны *Rubus chamaemorus*, *Oxycoccus microcarpus*, *Carex globularis*. В неглубоких понижениях между буграми по сплошному ковру сфагновых мхов встречаются *Andromeda polyfolia* и *Carex limosa*. В мочажинах основной фон образуют *Eriophorum vaginatum*, *E. russoleum*. По краям мочажин обычны *Equisetum heleocharis*, *Drosera anglica* и *D. rotundifolia*.

Отбор проб для спорово-пыльцевого анализа проводился из шурфа глубиной 225 см, заложенного на одном из бугров. Верхний горизонт образует рыхлый очес сфагнумов (0—10 см). Далее до глубины 110 см идет горизонт плохоразложившегося торфа светло-бурого цвета. Ниже расположен горизонт сильноразложившегося торфа темно-бурого цвета (110—210 см). Торфяник подстилает плотный суглинок серого цвета (210—225 см). Для определения абсолютного возраста взяты образцы слабо-разложившегося (95—110 см), сильноразложившегося (125—135 см) торфа и на границе с минеральным горизонтом. Так как выход бензола, по которому ведется подсчет возраста, зависит непосредственно от степени разложения торфа (чем сильнее разложился торф, тем меньше бензола), то при отборе проб сильноразложившегося торфа брались в два раза больше, чем слабо-разложившегося. Абсолютный возраст торфяных образцов определялся на радиоуглеродной установке Института леса и древесины СО АН СССР [11].

Второе болото расположено в 35 км выше пос. Верхне-Имбатское в 5 км от левого берега Енисея. Находится оно на четвертой террасе, имеет сток в Енисей (ручей с хорошо разработанной долиной). От Енисея болото отделяется грядой невысоких пологосклонных холмов, покрытых смешанной темнохвойной тайгой и производными зеленомошными березняками и осинниками. Болото имеет вытянутую неправильную форму, пересекается рядом повышений на отдельные массивы. Бугры мелкие плоские, поросли *Pinus silvestris* высотой до 5—6 м, диаметром 10—16 см, возраст 80—120 лет. Нередко бугры образуют цепочки длиной 50—200 м с мелкими мочажинами и понижениями между ними. Основную растительность бугров составляют *Sphagnum fuscum*, *Ledum palustre*, *Carex globularis* и др. У основания стволов сосны встречаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea*, *Betula nana*, *Cassandra calyculata*. Между небольшими кочками обычны *Rubus chamaemorus*, *Drosera anglica*. Мочажины неглубокие, их фон образуют *Carex limosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum vaginatum*, *Andromeda polyfolia*, *Triglochin* sp.

Глубина разреза, выкопанного на краю мочажины, равна 212 см. Верхний горизонт представлен рыхлым очесом сфагнумов (0—10 см), далее до глубины 105 см идет слабо-разложившийся торф светло-бурого цвета. Остальную часть торфяной залежи составляет горизонт сильно-разложившегося торфа (105—190 см). Подстиляется торфяник серым суглинком. На абсолютный возраст взяты образцы торфа с глубины 95—105, 105—120 см и с основания торфяной залежи — 175—190 см. На спорово-пыльцевой анализ образцы брались в обоих торфяниках через 10—25 см.

Во всех пробах торфяников преобладает пыльца древесных пород, пыльца же трав и споровых растений содержится в небольших количествах. Спорово-пыльцевые спектры позволяют выделить четыре фазы развития растительности данного района в голоцене.

Первой фазе соответствуют спектры с максимальным содержанием пыльцы ели 65%, березы, в основном кустарниковой, 25%, лиственницы 16% (см. рисунок). Основное количество пыльцы березы в просмотренных образцах деформировано, по всей видимости, вследствие гибридизации. Так как гибридизация особенно характерна для берез из секции *Fruticosae* [12], всю деформированную пыльцу в образцах мы считаем кустарниковой. Очевидно, на этом этапе развития растительности основную роль играли еловые леса. Лиственничные леса и ерниковые заросли занимали небольшие площади. Зная значительную требовательность ели к почвенно-климатическим условиям и учитывая большое количество ее пыльцы в спектрах данной фазы, можно предположить, что климат на данном этапе не был суровым. Первой фазе соответствуют образцы с глубины 200—225 см.

Вторая фаза характеризуется резко увеличенным количеством пыльцы березы (кустарниковой) — до 92%, уменьшенным до 4% количеством пыльцы ели, резко падает процент пыльцы лиственницы. Однако при интерпретации всех пыльцевых диаграмм мы учитывали плохую сохранность пыльцы лиственницы в ископаемом состоянии, а также то, что содержание ее даже в поверхностных пробах не отражает действительного участия породы в современных лесах [6, 13, 14].

Редкостойные елово-лиственничные леса с ерниковыми зарослями отражают, по всей вероятности, новую смену климата — от относительного потепления к похолоданию. На такой вывод наводит повышение количества пыльцы кустарниковой березы и довольно значительное сокращение количества пыльцы ели. Второй фазе соответствуют спектры проб с глубины 200—150 см.

В третьей фазе появляется и резко возрастает количество пыльцы сосны — с 1 до 60%, кедра — до 10%, ели — до 15%. Процент пыльцы кустарниковой березы снижается до 22. Пыльца древовидной березы в конце фазы исчезает. Это фаза сосново-лиственничных лесов с примесью кедра и ели. Она отражает некоторое потепление климата, что подтверждается большим количеством пыльцы сосны и кедра — пород, являющихся показателями более благоприятных почвенно-климатических условий. Этой фазе соответствуют пробы, взятые с глубины 150—80 см.

Четвертая, современная, фаза характеризуется большим количеством пыльцы сосны и кедра. Процент пыльцы ели сокращается с 18 до 7. Пыльца древовидной березы присутствует в количестве 1%, кустарниковой березы — несколько увеличивается, лиственницы — отсутствует. Несмотря на то, что пыльцы кедра в этой фазе достаточно много, кривая ее содержания на диаграмме в верхней части начинает резко падать, в то же время кривая пыльцы кустарниковой березы повышается. По сравнению с предыдущим промежутком времени в четвертой фазе







Опираясь на данные радиоуглеродной установки, можно констатировать, что торфообразование в районе исследования началось где-то около 7000 лет тому назад (фаза елово-лиственничных лесов и ерниковых зарослей). Судя по процентному содержанию пыльцы ели, климат в этой фазе благоприятствовал торфонакоплению.

Датировки абсолютного возраста с пограничного горизонта отвечают третьей фазе развития растительности, выделенной на диаграммах двух разрезов. В этой фазе, по всей видимости, были оптимальные климатические условия, по сравнению с предыдущими фазами. Н. В. Кинд [15, 16] указывает для территории Средней Сибири наличие климатического оптимума в голоцене в интервале 8500—4500 лет. По нашим предварительным данным, третья фаза развития растительности, отвечающая голоценовому оптимуму, находится в интервале 2000—2100 лет тому назад.

Институт леса и древесины  
СО АН СССР,  
Красноярск

Поступила в редакцию  
28/VI 1971

#### ЛИТЕРАТУРА

1. М. И. Нейштадт. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., Изд-во АН СССР, 1957.
2. Р. Е. Гитерман. Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1960, вып. 31.
3. В. Д. Нащокин. Матер. по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока (труды конф.). Красноярск, 1963.
4. Р. Е. Гитерман, Л. В. Голубева. В кн. «Основные проблемы изучения четвертичного периода». М., «Наука», 1965.
5. Н. И. Пьявченко. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 1963, № 8, вып. 2.
6. Н. И. Пьявченко, Л. С. Толейко. В кн. «Тезисы докладов к Всесоюзному совещанию по изучению четвертичного периода». Новосибирск, 1964.
7. Н. И. Пьявченко. В кн. «Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики». М., «Наука», 1966.
8. Н. И. Пьявченко. Бот. ж., 1968, 53, № 7.
9. Н. И. Пьявченко, Л. С. Толейко. Лесоведение, 1969, № 1.
10. Ю. И. Мешкова. В кн. «Спорово-пыльцевой анализ при геоморфологических исследованиях». М., изд-во Московского ун-та, 1971.
11. Э. В. Стариков. Тр. Всесоюз. совещ. по проблеме «Астрофизические явления и радиоуглерод». Тбилиси, 1969.
12. Л. А. Куприянова. Палинология сережкоцветных. М.—Л., «Наука», 1965.
13. Н. И. Пьявченко, Л. С. Толейко. В кн. «Природа болот и методы их исследования». Л., «Наука», 1967.
14. Р. Е. Гитерман. Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1963, вып. 79.
15. Н. В. Кинд. Бюлл. комис. по изуч. четв. пер. 1967, № 34.
16. Н. В. Кинд. В кн. «Основные проблемы геологии антропогена Евразии». «Наука», 1969.

T. K. Kutaf'eva

#### ON THE HISTORY OF VEGETATION DEVELOPMENT OF THE MIDDLE COURSE OF THE YENISEI DURING HOLOCENE

On the grounds of palynological studies of the peatbogs (right bank of the Bakhta and left bank of the Yenisei) four stages have been distinguished for the vegetation development during holocene. According to radiocarbon data one can state that peat formation has begun in the region under investigation about 7000 years ago. According to absolute radiocarbon dating of peat samples third stage of the vegetation development is within a range 2000—2100 years ago.

Т. П. НЕКРАСОВА

#### РОСТ И ПЛОДОНОШЕНИЕ У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Изучалась взаимосвязь роста и плодоношения у сосны обыкновенной в возрасте 17—18 лет. Установлено, что наличие женских стробилов усиливает рост однолетних побегов. При формировании семян в следующем году возникают противоречия между ростовыми и генеративными процессами, которые разрешаются в пользу двухлетних шишек. Вследствие этого двухлетние шишки снижают почти на 1/3 рост побегов следующего года и обуславливают отмирание части стробилов. В этом одна из причин июньского опадания стробилов. В 1970 г. общий опад составил 80% от числа цветущих стробилов, из них 30% погибло в рецептивной фазе и опало в июне.

Взаимосвязь роста и плодоношения у хвойных лесных пород изучена слабо и односторонне. Внимание исследователей привлекало преимущественно отрицательное влияние урожая шишек и семян на рост [1—3]. Положительное влияние плодоношения на ростовые процессы и значение роста для плодоношения не исследованы. Соотношение роста и плодоношения — центральная проблема, на основе которой возможна разработка системы регулирования урожая.

Аналогичная проблема решалась для многих сельскохозяйственных и плодовых растений. Так, исследованиями И. И. Туманова и Э. З. Гареева [4] показано, что у яблони плодоношение ослабляет вегетативный рост и подавляет заложение цветочных почек, но, с другой стороны, реализация генеративных процессов возможна только при какой-то оптимальной интенсивности роста, не уклоняющейся ни в сторону ослабления, ни в сторону усиления. По-видимому, в общих чертах эти выводы справедливы и для хвойных лесных пород. Однако своеобразие их строения и внутренней организации, безусловно, определяет и особый характер связи ростовой и генеративной функций.

В настоящей статье приведены некоторые результаты исследования, полученные морфометрическим и статистическим методами, и сделана попытка установить: особенности роста, связанные с положением побега в кроне; влияние однолетних шишек (озими) на рост побегов; влияние двухлетних шишек на рост побега следующего года; влияние ростовых процессов на опад стробилов.

#### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа проводилась в 1970—1971 гг. на территории Бердского механизированного лесхоза (Новосибирская область) в культурах сосны в возрасте 17—18 лет, несколько лет назад начавших плодоносить. Средние показатели шести опытных деревьев: высота 2,76 м, диаметр 4,38 см, высота прикрепления кроны 0,28 м, средний прирост в высоту за 1966—1970 гг. 33,1 см, урожай шишек в 1970 г. — 21 шт. (0—52), урожай стробилов в 1970 г. — 20 шт. (3—72), в 1971 г. — 46 шт. (3—96). На этих деревьях в течение двух вегетационных сезонов еженедельно наблюдался прирост побегов на ветвях шести верхних мутовок и учитывалось число женских стробилов и шишек. Дополнительно учтен суммарный опад стробилов у 18 деревьев, отличающихся по урожайности (в баллах от 0 до 5).

Корреляция роста и плодоношения, роста и опадания устанавливалась путем промеров длины осей плодоносящих (женских) и ростовых побегов и определения величины опадания стробилов в зависимости от особенностей побегов в нижележащей мутовке. Определены некоторые физиологические показатели разных участков побегов (азот — по Кьельдалю, сахара — по Хагедорну). Влияние опыления на величину опадания стробилов выявлялось в эксперименте искусственного опыления (работа выполнена Н. П. Луцкевич). Для установления причин гибели опавших стробилов анализировались в распаренном виде.



## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Особенности роста побегов у сосны обыкновенной в зависимости от их положения в кроне показаны на рис. 1. Наибольшей энергией роста обладает центральный (нулевой) побег или ствол. Энергия роста падает последовательно от первой мутовки к расположенным ниже так же, как и в пределах одной ветви от периферии к стволу, т. е. с удалением от верхушечной почки и с увеличением порядкового номера мутовок. Разница в приросте одноименных побегов из разных мутовок достигает 17—22%, что и учитывалось в дальнейшем при отборе материала. Латеральные побеги во всех мутовках короче центральных, в этом проявляется некоторая противоречивость роста, связанная с порядком ветвления.

Своеобразие морфогенетического развития шишек у сосны приводит, как известно, к существованию на побегах одновременно двух генераций шишек: на однолетних побегах образуются женские стробилы, превраща-

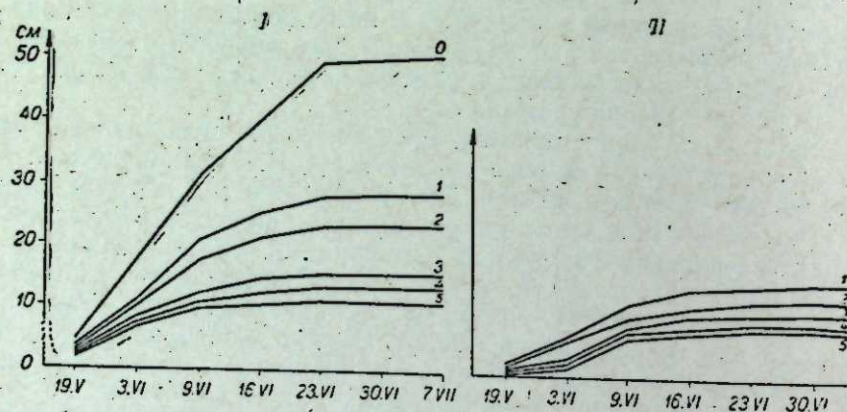


Рис. 1. Особенности роста побегов у сосны.

0 — рост ствола, I — центральных побегов, II — латеральных побегов, 1970.  
1—5 — порядковые номера мутовок.

ющиеся после цветения в однолетние шишки; после перезимовки, оказавшись уже на двухлетних побегах, шишки продолжают развитие, завершающееся созреванием семян. В связи с этим у сосны при ежегодном плодоношении побеги двух последовательных лет одновременно несут на себе шишки, находящиеся в разных фазах развития. Ниже приведены некоторые данные, показывающие, как влияет наличие шишек на рост побегов.

Было измерено более 800 побегов с однолетними шишками и ростовых, аналогичных по их положению в кроне. Женские побеги первого порядка в 1971 г. на 15% длиннее ростовых, во втором порядке ветвления разница достигла 32%. В 1964—1965 гг. и 1966 г. женские побеги оказались длиннее ростовых на 20%.

Это подтверждают и данные, собранные иным путем. У восьми срубленных деревьев сосны измеряли центральные и латеральные побеги текущего года из второй — четвертой мутовок и отмечали их пол. В наборе сочетаний центральных и латеральных побегов оказалось четыре варианта (табл. 1).

Наиболее часто встречается в кроне сочетание  $p-r$ , т. е. ростовые центральные с ростовыми латеральными побегами. Длину их можно принять за 100%. В этом случае средняя длина центральных ростовых побегов составляет 16,95, а латеральных 10,02 см. Если на латеральных побегах имеются стробилы (тип  $p-\varphi$ ), длина их увеличивается на 16% и на

рост центрального побега это не влияет. Но появление стробила на центральном побеге (тип  $\varphi-r$ ) имеет другие последствия; при таком сочетании рост латеральных побегов угнетается сильнее обычного, за счет стробила можно отнести потерю примерно 20% длины. Если же все побеги мутовки имеют стробилы ( $\varphi-\varphi$ ), они все активно растут и длина их оказывается наибольшей среди побегов других типов. Особенно реагируют на наличие стробил латеральные побеги, их длина увеличивается против ростовых на 35%.

Таким образом, успешный рост побегов коррелирует с наличием на них стробил. По-видимому, стробилы стимулируют рост, так как будучи активными физиологическими центрами, способствуют притоку питательных веществ в побег, а часть из них расходуют на собственный рост. При этом женские побеги успешно растут и в толщину, что было установлено ранее для кедра сибирского [5, 6]. С другой стороны, нельзя забы-

Таблица 1

Длина побегов разных типов, см			
Типы сочетаний центральных и латеральных побегов	Число случаев, %	Средняя длина	
		центральные, $M \pm m$	латеральные, $M \pm m^*$
Ростовые — ростовые ( $p-r$ )	42	$16,95 \pm 0,66$	$10,02 \pm 0,28$
Ростовые — женские ( $p-\varphi$ )	22	$16,78 \pm 0,57$	$11,73 \pm 0,32$
Женские — ростовые ( $\varphi-r$ )	25	$16,36 \pm 0,75$	$7,96 \pm 0,24$
Женские — женские ( $\varphi-\varphi$ )	11	$18,89 \pm 0,92$	$13,52 \pm 0,42$
Среднее		17,23	10,80

\* Различия достоверны при 1%-ном уровне значимости.

вать, что сама возможность появления стробила обусловлена определенной интенсивностью роста, которую необходимо определить точнее.

Приведенные данные указывают на подавление роста побегов старшего порядка более младшими, особенно если на них имеется стробил. Иными словами, однолетние шишки способствуют росту собственных побегов всех типов, но подавляют рост соседних побегов старшего порядка.

Влияние двухлетних шишек на рост иное. Прежде всего, оно не распространяется на собственный побег, так как его рост в длину был закончен в предыдущий сезон. Двухлетняя шишка может иметь значение только для роста побега следующего года, т. к. по времени их рост совпадает (июнь). По данным Н. П. Кобранова [1], двухлетние шишки уменьшают длину побега следующего года на 10%. По нашим данным, это влияние даже больше. Промеры показали, что побеги с двухлетней шишкой у основания были короче побегов без шишек в 1968 г. на 29%, в 1969 г. на 27% и в 1970 г. на 29%, а в среднем за три года на 28,3%. Как видно, связь роста и плодоношения противоречива — она положительна в первый год развития побега, но отрицательна во второй. Положительно влияя на рост собственного побега, шишки почти на 1/3 укорачивают длину побегов следующего года.

Рассмотрим некоторые данные о значении ростовых процессов в плодоношении, а именно влияние побегов на опад стробил. Наблюдения



показывают, что величина урожая шишек зависит не только от успешной закладки зачатков, но в значительной мере также и от их сохранности в процессе развития. На это обращал внимание еще Н. П. Кобранов [7]. В современной зарубежной литературе широко распространено мнение, что различия в урожаях шишек даже в большей мере определяются потерями в процессе развития генеративных зачатков, нежели недостатком их заложения [8—12].

Потери урожая могут иметь место на разных этапах: в эмбриональный период (абортивность зачатков), до и после цветения (опад стробилов), вскоре после смыкания чешуек (опад однолетних шишечек) и, наконец, имеются потери двухлетних шишек вследствие повреждения насекомыми, расхищения птицами и другими животными. Последняя категория потерь уже не может быть отнесена к опад.

Потери потенциального урожая в эмбриональный период очень трудно поддаются учету, тем не менее в ряде работ выяснено, что некоторые генеративные почки отмирают вскоре после закладки, другие приостанавливаются в развитии и переходят в латентное состояние [9]. По данным этих исследований, у дугласовой пихты в 1967 г. прекратили развитие 28% генеративных почек, а в 1968 г. — 59%.

Рассмотрим потери урожая у сосны. По нашим данным [16, 13], в лесостепных районах Западной Сибири у сосны обыкновенной они составляют 40—60%, у кедра сибирского около 30, иногда до 90%. В Новой Зеландии у сосны новозеландской опадает около половины образовавшихся женских стробилов [14]. Из приведенных данных видно, что опад стробилов и однолетних шишек широко распространенное явление, влияющее на колебание урожаев.

В табл. 2 приведены результаты двухлетних учетов опад стробилов и озимы на упомянутых шести деревьях. Данные сгруппированы по трем периодам опад: раннелетний (июньский), летне-осенний и зимний. Как оказалось, почти треть образовавшихся однолетних шишечек у сосны опадает в июне вскоре после цветения, затем число их относительно стабилизируется, но в конце лета и особенно будущей весной обнаруживаются новые крупные потери урожая. Дополнительный разовый учет на других деревьях, 10 июля 1971 г. показал, что среднее количество погибших в июне однолетних шишечек было примерно таким же (26,8%), но колебания у отдельных деревьев составляли от 1,7 до 100%. Летний опад в течение обоих лет был слабым (5,3—5,7%) и связан преимущественно с повреждением шишечек насекомыми. Зимний опад в 1970 г. составил более 51%, он включает и часть погибших летом, но опавших позднее. Суммарный опад за 1970 г. был равен 79,4%.

Анализ опавших в июне 1971 г. стробилов показал, что 85% из них погибли в рецептивной фазе и 15% — вскоре после смыкания чешуек. Поврежденных насекомыми среди них не было. Отмирающие стробилы опадают не сразу, поэтому явление отмечается с некоторым опозданием. Так, в 1970 г. максимум опад стробилов наблюдался между 16 и 23 июня, в 1971 г. — между 21 и 28 июня. В обоих случаях период наиболее интенсивного опад начинался через 10—12 дней после окончания рецептивной фазы.

Таблица 2

Динамика опад шишек (% от числа стробилов в период цветения)

№ деревь- цев	Цветение 1970 г.				Цветен. 1971 г.	
	1 пе- риод	2 пе- риод	3 пе- риод	сум- марные потери	1 пе- риод	2 пе- риод
1	0	0	100	100	33,3	5,5
2	0	0	25,0	25,0	33,3	0
3	14,3	0	85,7	100	4,3	19,5
4	60,0	5,0	35,0	100	39,4	5,2
5	26,3	12,5	48,6	87,5	30,7	0
6	35,7	14,2	14,2	64,1	33,3	4,2
Среднее	22,7	5,3	51,4	79,4	29,0	5,7

Причиной раннелетнего опад стробилов и молодых шишечек могут быть недоопыление и неблагоприятные последствия воздействия других растущих органов. По наблюдениям в Финляндии [15] недостаточное опыление составляет важнейшую причину опад. Неопыленные семяпочки разрушаются в течение первого сезона роста, причем достаточно 18—22 абортивных семяпочек в шишке, чтобы рост ее нарушился, вследствие чего слабо опыленные шишки отмирают. Дальнейшее экспериментальное изучение роли опыления уточнило эти результаты. Было выяснено, что неопыленные стробилы опадают лишь спустя 5—10 недель после окончания рецептивной фазы, в некоторых случаях даже через 16 недель [16]. Поэтому ранний опад стробилов, погибших в рецептивной фазе или сразу после ее окончания, нельзя отнести за счет недоопыления. Это отчасти подтверждает и наш опыт искусственного опыления сосны. Был учтен опад стробилов у 38 опытных деревьев в тех же культурах, где велись остальные наблюдения. Оказалось, что из 226 искусственно опыленных стробилов опало 118, или 52,2%, а при свободном опылении из 166 72, или 43%. Опад более половины стробилов при явном обеспечении пылью указывает на какую-то другую причину их гибели. Таким образом, из всех возможных причин опад стробилов в июне наиболее вероятной оказывается физиологическая. Это может быть неблагоприятное для стробилов перераспределение веществ в связи с конкуренцией метамерных органов побега и нарушение внутренней регуляции процессов.

Сопоставим данные о развитии органов у одного дерева. Схема развития органов дана на рис. 2. В 1970 г. верхушечная почка тронулась в рост 13 мая, имея к этому времени длину около 1,5 см. Интенсивный рост центральных побегов длился до 23 июня; латеральные побеги в той же мутовке росли медленнее и закончили рост уже 16 июня. Чешуйки, прикрывавшие хвою, опали 9 июня, после чего хвоя начала быстро расти и к концу июня длина ее достигла 3,0 см. Латеральные почки вокруг центральной стали заметны 9 июня, к концу месяца они достигли длины 1,0 см и покрылись смолой. Перезимовавшие шишки в конце мая имели длину около 1,0 см, но уже к 9 июня длина их удвоилась, а к 30 июня возросла в четыре раза. Женские стробилы 3 июня были в виде закрытых чешуями бутонов, чуть розовеющих на вершинке и прямостоячих; 4 июня отдельные из них раскрылись, но массовое раскрытие (начало рецептивной фазы) произошло 5 июня и продолжалось до 9 июня, после чего чешуйки сомкнулись и началось развитие однолетних шишечек. Следовательно, рост стробилов приходился преимущественно на первую декаду июня. Линейные размеры их изменялись незначительно, но сырой вес одного стробила за время с 5 по 11 июня увеличился втрое (с 0,041 до 0,129 г). Позднее за неделю сырой вес изменился всего на 0,01—0,02 г (см. рис. 2).

Одновременно со стробилами активный рост наблюдался и у других органов

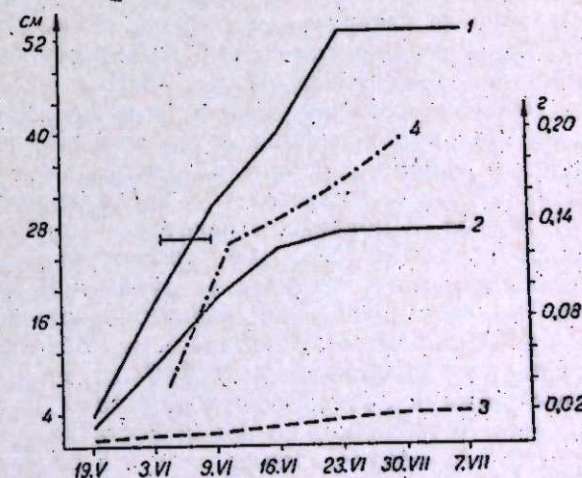


Рис. 2. Ход развития побегов и шишек в кроне одного дерева, см.

1 — центральные побеги, 2 — латеральные побеги мутовки текущего года, 3 — шишки второго года, 4 — вес стробилов; (2); 5—9 июня — рецептивная фаза стробилов.



Таблица 3

Некоторые физиологические показатели различных органов и участков в системе смежных побегов сосны (8 июля 1971 г.)

Участки и органы	Влажность, %	Азот общ., % к сух. ве-су	Растворимые сахара, % к сухому весу		
			общие	моносахара	дисахара
Почки и стробилы . . . . .	—	2,49	11,8	7,9	3,9
Однолетний центральный побег					
Участок оси под почками (ростовой побег)	74,0	2,35	11,1	9,7	1,4
Участок оси под стробилами (женский побег)	76,1	1,23	21,7	11,7	10,0
Основание женского побега	74,7	1,82	13,3	8,2	5,1
Хвоя под стробилами . . . . .	68,6	2,35	9,0	5,8	3,2
Хвоя в основании побега . . . . .	67,7	1,40	9,3	8,1	1,2
Двухлетний центральный побег					
Участок оси под мутовкой . . . . .	66,3	0,34	11,7	6,7	5,0
Хвоя под мутовкой . . . . .	48,2	0,94	12,0	6,4	5,6
Латеральные побеги однолетние					
Оси . . . . .	73,8	0,61	10,4	7,9	2,5
Хвоя . . . . .	67,8	1,15	7,9	4,6	3,3

Нам остается сказать несколько слов о роли двухлетних шишек. В июне они интенсивно растут, в них формируются семена. По расходу питательных веществ двухлетние шишки, по-видимому, сравнимы с латеральными побегами. Хотя зачатки шишек и закладываются ежегодно, сохраняются они и достигают полного развития лишь в наиболее благоприятные годы. При неблагоприятных условиях из двух конкурирующих поколений шишек преобладающее развитие имеют более сильные шишки второго года, а однолетние отмирают. Это можно проиллюстрировать следующими цифрами. Если в начале лета 50% растущих побегов имели стробилы без двухлетних шишек у основания, 42% имели только двухлетние шишки и 8% побегов были с шишками и стробилами, то осенью оказалось только 40% побегов первого типа и 60% второго. Сочетание стробил и шишек не сохранилось, стробилы опали, это увеличило долю побегов с одними шишками. При внешних условиях, благоприятствующих плодоношению, возможно формирование хороших урожаев шишек 2 года подряд. Интересно, что опад стробил связан с энергией женской сексуализации в кроне в целом. Так, при наличии в кроне до 20 стробил опад составил в 1971 г. 60%, от 20 до 100 — 15% и свыше 100 — 12%.

То обстоятельство, что роль латеральных побегов и двухлетних шишек в развитии стробил оказывается неодинаковой, хотя как потребители пищи они вполне сравнимы, свидетельствует о наличии более сложных отношений, чем конкуренция за питательные вещества. Июньский опад стробил, по-видимому, в большей мере связан с внутренней регулирующей процессом, с физиологической корреляцией в разнообразном проявлении: между генеративными и вегетативными процессами, между различными фазами генеративного процесса.

побега: его центральной оси, боковых побегов, латеральных почек и перезимовавших шишек. Только хвоя молодого побега начинает интенсивно расти несколько позже, в связи с этим в июне она сама является потребляющим органом. Рост молодых побегов осуществляется за счет запасов и фотосинтетической деятельности более старой хвои. Это создает предпосылки к возникновению напряженности в обеспечении растущих органов молодого побега питанием. В подобных ситуациях напряженность разрешается в пользу наиболее активных физиологических центров [4].

Как было показано выше, у сосны латеральные почки появились только 9 июня, т. е. в конце рецептивного периода. В период развития стробил они представляли микроскопические образования. По-видимому, нет оснований считать их в этот период серьезными конкурентами за пищу. На первый взгляд, этот вывод противоречит экспериментальным данным, полученным для сосны новозеландской [16], согласно которым удаление латеральных почек приводит к сохранности стробил и увеличению их размеров. Однако, по свидетельству самих авторов работы [16], сосна новозеландская отличается исключительной энергией роста, достигая в 20 лет высоты 30 м. Судя по рисунку в работе [16], у новозеландской сосны латеральные почки раза в три длиннее стробил в рецептивной фазе, т. е. они действительно могут быть конкурентами. Поэтому несовпадение нашего вывода с литературными данными, по-видимому, следует отнести за счет видовых отличий объектов исследования. Кроме того, не исключено, что отрицательное влияние латеральных почек на развитие стробил обуславливается не только на конкуренции за пищу, но связано также с влиянием эндогенных регуляторов роста.

Что касается осей побега, то об их конкурентной роли говорить не приходится, так как они составляют ту основу, на которой развиваются стробилы, и питание их взаимосвязано, благодаря чему их развитие взаимно коррелируется.

Иное дело — латеральные побеги мутовки. Они представляют собой очень мощные органы. Так, латеральные побеги первой мутовки вырастают за июнь в среднем почти до 30 см, во второй мутовке — до 13—15 см и т. д. При среднем числе ветвей в мутовке 4—5 общая масса материалов, расходуемых на их рост, составляет весьма значительную величину. По времени период развития стробил целиком накладывается на развитие латеральных побегов. Есть все основания допустить наличие конкурентных отношений между стробилами и латеральными побегами нижележащей мутовки за пищу.

Однако возникает вопрос, что же имеет преимущество — развитие стробил или латеральных побегов. Из приведенных данных следует, что при наличии стробила на центральном побеге рост латеральных угнетен. Это свидетельствует о превалировании генеративного развития.

В табл. 3 приведены некоторые показатели, подтверждающие этот вывод. Нетрудно убедиться, что участок оси и хвоя под стробилами обеспечены питанием значительно лучше, чем оси и хвоя латеральных побегов. Во всяком случае, нет никаких оснований предполагать конкуренцию между стробилами и латеральными побегами за углеводы [16], если под стробилами скапливается до 21% сахаров. Таким образом, если между стробилами и латеральными побегами и возникают конкурентные отношения (что возможно при недостатке питания), то они разрешаются в пользу стробил. Однако, как и в случае с латеральными почками, сущность взаимоотношений стробил с побегами, по-видимому, не исчерпывается их общей зависимостью от пищи, но регулируется более тонко аппаратом, от которого зависит внутренняя корреляция процессов. Это требует специального изучения.



## ВЫВОДЫ

1. Энергия роста побегов падает с удалением от верхушечной почки и с возрастанием порядка ветвления. Разница в приросте одноименных побегов из разных мутовок достигает 22%.

2. Однолетние шишки способствуют росту собственных побегов всех типов, но подавляют рост соседних вегетативных побегов старшего порядка.

3. Двухлетние шишки почти на 1/3 уменьшают длину побегов следующего года.

4. Опад стробиллов и однолетних шишек в значительной мере определяет колебания урожаев. У сосны обыкновенной в условиях исследования суммарный опад за 1970 г. составил 79,4% от числа цветущих стробиллов. Около 30% их опадает в репродуктивную фазу в июне, 5—6% — летом и около 50% ранней весной.

5. Июньский опад стробиллов не связан с недоопылением и не зависит от роста латеральных побегов нижележащей мутовки, но при недостатке питания может быть следствием первоочередного снабжения развивающихся двухлетних шишек.

6. Развитие метамерных органов однолетнего и двухлетнего побегов у сосны обыкновенной тесно взаимосвязано, но противоречиво. Рост однолетних побегов и развитие озики способствуют друг другу, тогда как развитие двухлетних шишек снижает рост однолетнего побега и вызывает опад озики. Противоречия между ростовыми и генеративными процессами возникают лишь на более поздних фазах развития шишки, при формировании семян.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
4/II 1972

## ЛИТЕРАТУРА

1. Н. П. Кобранов. Лесной ж., 37 год, 1907, вып. 2.
2. Д. Н. Данилов. Бот. ж., 1953, 38, № 3.
3. К. Н. Кузьмина. Матер. Всес. совещ. по вопросам дендрохронологии и дендроклиматологии. Вильнюс, 1968.
4. И. И. Туманов, Э. З. Гареев. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, т. VII, вып. 2, 1951.
5. Л. Ф. Правдин. Тр. Ин-та леса и древесины, 62, 1963.
6. Т. П. Некрасова. Биология семеношения кедра сибирского. Автореф. дисс. Красноярск, 1967.
7. Н. П. Кобранов. Лесной ж., 1911, вып. 9—10.
8. Roy R. Siler. J. Forestry, 1967, 65, № 12.
9. J. N. Owens. Can. J. Bot., 1969, 47, № 7.
10. L. F. Ebell. Sexual Reproduction of Forest Trees, 1. Proc. of the Meeting at Varparanta, Finland, 1970. Helsinki, 1970.
11. S. E. S. Can. J. Bot., 1970, 48, № 1.
12. L. Roche. Sexual Reproduction of Forest Trees, 1. Proc. of the Meeting at Varparanta, Finland, 1970. Helsinki, 1970.
13. Т. П. Некрасова. Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск, 1960.
14. G. B. Sweet, I. J. Thulin. NZ J. Forestry, 14, 1969.
15. R. Sarvas. Metsäntutkimuslaitoksen julkaisu, 1962, 53, № 4.
16. G. B. Sweet, M. P. Bollmann. Reproduction of Forest Trees, 1. Proc. of the Meeting at Varparanta, Finland, 1970. Helsinki, 1970.

T. P. Nekrasova

## GROWTH AND FRUITING OF THE SCOTCH PINE

Intercommunication between growth and fruiting of pine at the age of 17—18 was studied. It was revealed, that the presence of female strobiles increases the growth of annual shoots. Next year in forming seeds the contradictions between growth and generative processes occur, which are settled in favour of two-year cones. As a result, two-year cones reduce by 1/3 the growth of shoots of the next year and favour the dying of strobiles. This is one of reasons strobile fall in June. 1970 total fall made up 80% of flowering strobiles number 30%, of which died at receptive stage and fell in June.

Н. П. МИШУКОВ

## ПЛОДОНОШЕНИЕ КЕДРА СИБИРСКОГО В ПОДЗОНЕ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ

Кедровые леса вблизи северного предела произрастания характеризуются поздней половой возмужалостью, монотонностью динамики закладки генеративных органов, эпизодичностью урожаев семян.

Развиваемое Т. П. Некрасовой [1] положение о дифференциальном значении тепла и влаги для плодоношения лесных пород в зависимости от географических и экологических условий обуславливает повышенный интерес к изучению генеративных процессов на крайних пределах распространения, где эти факторы являются лимитирующими. Особенности плодоношения кедра сибирского на южном пределе подробно изучены, для северного же предела, где лимитирующим фактором служит тепло, сведений нет.

В данной статье приведены материалы по характеристике плодоношения кедровой подзоны редкостных слово-лиственничных лесов [2]. Исследования проведены в 1969—1971 гг. с использованием метода анализа следов от шишек [3, 4]. Объектами изучения служили кедровые леса в бассейнах Пура и Таза. По Пуру пробные площади были заложены в районах поселков Тарко-Сале и Уренгой, по Тазу — севернее пос. Красноселькуп до северного предела произрастания кедра.

В целом в растительности подзоны значительно преобладают сфагновые торфяники. Леса занимают лишь дренированные участки по рекам и повышенные элементы рельефа. Их современное состояние в существенной мере обусловлено влиянием пожаров. Господство лишайников в напочвенном покрове и низкоопущенность крон у деревьев способствуют появлению и быстрому распространению пожаров. На горячих в местах с относительно богатыми почвами развиваются производные березняки с различным участием кедра, ели и лиственницы, на бедных же почвах формируются редкостные хвойные древостой с преобладанием лиственницы и кедра. Нередко гари длительное время остаются лишенными растительности, при этом выражены процессы ветровой эрозии.

Кедровые леса приурочены в основном к речным долинам и приречным террасам. Экологическая амплитуда кедра сибирского на севере довольно широкая — он произрастает и на очень бедных песчаных почвах, свойственных в других подзонах сосне обыкновенной, и на сравнительно плодородных супесчаных и суглинистых дренированных почвах, и на заболоченных местообитаниях. К пределу распространения, однако, замечается отступление кедра с переувлажненных бессточных участков. Лучшие по продуктивности кедровые участки вблизи северного предела произрас-



тания характеризуются V классом бонитета, южнее на 150—200 км — IV классом. Типологическое разнообразие кедровников невелико. Это следствие суженности лесорастительного эффекта почвенных условий (различия в продуктивности древостоев не выходят из пределов трех классов бонитета, а большей частью составляют лишь один класс бонитета) и уменьшения числа древесных пород, способных формировать с кедром фитоценозы. Лесотипологическая бедность северных кедровых насаждений выражается в сокращении спектра типов в отдельных группах, прежде всего в мшистой, представляющей наибольшее хозяйственное значение.

Мшистые кедровые насаждения произрастают на супесчаных, супесчаных с глинистыми прослойками и непереувлажненных легких суглинках речных долин. Древостой V класса бонитета, к югу IV, с полнотой 0,4—0,6, в некоторых участках 0,8 и выше. В составе помимо кедра участвуют береза, ель, лиственница, а южнее Тарко-Сале — сосна. В напочвенном покрове доминируют зеленые мхи, местами брусника, много черники, осочки, встречаются хвощи, плаун, княженика, линнея, багульник и голубика. В местах, пройденных низовыми пожарами, брусника становится господствующей в напочвенном покрове. Ограниченность путей формирования и сравнительно однообразный физиономический облик позволяют выделить во всей этой группе лишь один тип леса — кедровый ягодно-мшистый.

Повышенные элементы рельефа с бедными песчаными почвами занимают лишайниковые кедровые насаждения Va класса бонитета. В составе их различное участие принимают лиственница и сосна, роль последней повышается к югу. Напочвенный покров в местах, не пройденных пожарами, состоит из пышно развитых лишайников, повсеместно встречается брусника, пятнами — багульник и карликовая береза.

В пониженных местоположениях с господством в напочвенном покрове сфагновых мхов расположены сфагновые кедровые насаждения Va класса бонитета. Полнота их не превышает 0,4, в составе много березы.

Известно, что репродуктивные особенности кедровых насаждений в существенной мере определяются историей их формирования [5].

Северные кедровые насаждения по происхождению относятся к категории «пирогенных» и «девственных» [6]. Если в более южных районах девственные кедровые насаждения характерны лишь для безопасных в пожарном отношении древостоев [7], то в северной подзоне они отмечены нами и для относительно сухих местообитаний, среди лишайниковых и мшистых кедровых насаждений.

Для кедровых насаждений северной подзоны тайги характерно также проявление эдификаторной роли кедра при сингенетических и восстановительных сменах в ряде случаев уже в стадии формирования молодняка. В первую очередь это относится к формированию кедровых насаждений на бедных песчаными почвами и на молодых наносах в поймах рек. При условии сохранения предварительного возобновления или одновременного поселения кедра с другими породами, он нередко не уступает последним эдификаторной роли и на более богатых почвах.

Онтогенез кедра и его древостоев на севере характеризуется меньшей продолжительностью, расширением сроков прохождения начальных стадий развития и существенным сокращением продолжительности стадий зрелости и старения. Максимальная длительность жизни кедра на севере не превышает 450 лет. Для большинства деревьев усыхание начинается в плохих условиях местопроизрастания в возрасте 200—250, в лучших в возрасте около 320 лет.

Древостой, формирующийся с молодости как кедровый, обычно низкополнотный, начинают плодоносить на севере в возрасте около 70 лет, а кедровые насаждения, сформированные через производные березовые леса, вступающие в плодоношение лишь в 110—150 лет.

Молодые поколения, развивающиеся под пологом старых кедровых насаждений в лишайниковых кедровых насаждениях, не имеют существенных отличий в сроках наступления плодоношения от отмеченных выше в связи с отсутствием из-за редкостности серьезных конкурентных влияний со стороны старшего поколения. В ягодно-мшистых кедровых насаждениях половое возмужание отдельных деревьев новых поколений колеблется в значительно больших пределах — от 70 до 200 лет.

С момента вступления в плодоношение происходит интенсивное наращивание кроны и количества плодоносящих побегов, и спустя 30—50 лет древостой вступает в период максимальных урожаев. В среднем такой период у северных кедровых насаждений, развившихся без смены пород, наступает к 120—150 годам, со сменой пород — к 160—180 годам. Период максимального плодоношения у северных кедровых насаждений сравнительно невелик, особенно мал он у кедровых насаждений, произрастающих в худших условиях, — лишайниковых и сфагновых. Так, в лишайниковых кедровых насаждениях снижение числа побегов, способных образовывать женские генеративные зачатки, наблюдается уже в возрасте 170 лет. Вместе с этим происходит изреживание кроны в верхней части и поднятие вверх мужского генеративного яруса. В возрасте 200—220 лет деревья в таких древостоях суховершинят и усыхают.

В лучших условиях, в кедровых насаждениях мшистых, снижение числа плодоносящих побегов в кронах проявляется в возрасте около 230 лет при продолжительности жизни деревьев в 320—350 лет.

Для генеративного развития кедра на пределе его распространения нередко характерно совместное размещение мужских и женских зачатков на одних побегах, что в южных районах наблюдается редко.

Количественные материалы о плодоношении кедра получены на пробных площадях, заложенных в наиболее важных в хозяйственном отношении лишайниковых и мшистых кедровых насаждениях. На каждой пробной площадке отбиралось по 6—10 моделей, близких к среднему дереву плодоносящей части древостоя. Учет числа следов проводился на всех побегах кроны. По таксационным показателям древостоев пробных площадей (табл. 1) относятся к лучшим. Урожай кедра сибирского определяются

Таблица 1

Краткая таксационная характеристика объектов исследования

№ пробной площади	Тип леса	Состав	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см	Полнота	Запас, м³/га
Район пос. Урегой							
1	Кедровый лишайниковый	6 КЗЛБ	170	12	20	0,3	50
2	Кедровый ягодно-мшистый	7 КЗБ	190	14,5	24	0,4	75
3	Кедровый ягодно-мшистый	10К+ Ед. Б,Л	200	17	26	0,6	150
Район пос. Тарко-Сале							
4	Кедровый ягодно-мшистый	10К+ Ед. Л,Б	170	17	26	0,7	175
5	Кедровый ягодно-мшистый	10 К+ Лед. Е,Б	180	17	27	0,6	150
Район пос. Красноселькуп							
6	Кедровый лишайниковый	4К6ЛедБ	130+210	9,5	18	0,3	40
7	Кедровый лишайниковый	7К2Л1Б	200+130	12	24	0,4	70
8	Кедровый ягодно-мшистый	7КЗБ+Е	170	17	28	0,7	165



Таблица 2

№ пробной площадки	Показатели закладки <sup>1</sup> в годы													средний за период
	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	
Район пос. Уренгой														
1			1,41	1,44	1,52	1,26	1,44	1,00	0,84	1,15	1,17	1,15	1,44	1,26
			112	114	121	100	114	79	67	91	93	91	114	100
2			1,27	1,42	1,36	1,35	1,41	1,12	0,91	1,53	1,46	1,10	1,24	1,29
			98	110	105	105	109	87	71	118	113	85	96	100
3			1,35	2,28	1,66	1,97	2,20	1,35	1,50	1,63	1,85	1,55	1,43	1,71
			79	133	97	115	129	79	88	95	108	91	84	100
Район пос. Тарко-Сале														
4	2,38	1,55	1,58	1,88	1,72	1,91	1,51	1,75	1,85	1,87	2,14			1,83
	130	85	86	103	94	104	83	96	101	102	116			100
5	2,17	1,56	1,46	1,65	1,52	1,65	1,71	1,54	1,58	1,62	1,93			1,65
	132	95	89	100	92	100	104	93	96	98	117			100
Район пос. Красноселькуп														
6			1,31	2,00	1,65	2,14	1,39	1,22	1,53	1,40	2,20	1,89	2,63	1,70
			74	114	94	121	79	69	87	80	125	107	149	100
7			1,84	2,05	1,68	1,89	1,86	1,61	1,58	1,21	2,07	1,55	1,59	1,70
			107	119	98	110	108	94	92	70	120	90	93	100
8			1,50	2,26	1,21	1,15	1,47	0,60	1,80	1,05	1,85	1,73	1,69	1,48
			101	153	82	78	99	41	122	71	125	117	114	100

<sup>1</sup> Показатель (коэффициент) закладки — среднее число женских зачатков, приходящихся на один плодоносящий побег; второй ряд цифр — в процентах от среднего многолетнего показателя.

уровнем заложения генеративных женских зачатков и их сохранностью на последующих этапах развития. Для кедров на крайнем пределе произрастания, так же, как и для южных, свойственна неравномерность в закладке зачатков по годам (табл. 2). Однако пределы колебаний значительно уже. Если в южной тайге на равнине показатель закладки урожая в отдельные годы опускается до нуля, то на севере он не снижается ниже 40% от среднего многолетнего уровня урожая. Таким образом, для крайних северных условий произрастания кедров сибирского можно говорить о монотонности в закладке женских зачатков. Отмечается и ежегодное обильное формирование мужских генеративных органов, что заметно даже по большей протяженности мужского яруса кроны — он распространяется почти до самой вершины.

Монотонный характер динамики закладки женских зачатков усложняет выявление отдельных годов и периодов с повышенными или пониженными уровнями закладки урожая. Максимальные показатели закладки в разных участках, как правило, не совпадают. Например, 1961 год в целом можно считать лучшим за рассматриваемый период, но для отдельных участков он не был таковым. Аналогично положение и с минимальными показателями, особенно заметны различия по участкам в годы средней закладки. Следовательно, тенденции к асинхронности в закладке

женских зачатков по участкам на северном пределе произрастания значительно определеннее, чем на юге.

Закладка женских зачатков — первооснова формирования будущего урожая. Как показали исследования плодоношения кедров в других районах произрастания [1, 5, 8], она в существенной мере определяет его уровень. Фактическая величина урожая корректируется опадом женских зачатков на последующих этапах развития. Для Западной Сибири Т. П. Некрасова [1] установила возрастание значения опад в динамике урожая в направлении к северу. Подобное явление отметил А. И. Ирошников [5] при поднятии в верхние пояса гор, где опад достигает иногда 100%.

Анализ материалов табл. 2—4 свидетельствует о том, что в северных условиях опад имеет решающее значение в определении уровня урожая. В отдельные годы опад приводит к почти полному неурожаю. Таким годом был, например, 1969, когда на большей территории опад составил свыше 90% от заложившегося количества женских зачатков. Даже в лучшие по урожайности годы на различных стадиях развития шишек опадает, как правило, свыше половины всех зачатков. Судя по величине следов от шишек и сохранившимся на ветвях усохшим шишкам, основная гибель шишек на севере падает на период до начала интенсивного их роста.

Таблица 3:

№ пробной площадки	Показатели урожайности <sup>1</sup> в годы													средний за период
	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971		
Район пос. Уренгой														
1			0,35	0,38	0,37	0,07	0,19	0,10	0,13	0,10	0,63	0	0,23	
			152	164	161	32	83	43	57	43	274	0	100	
2			0,37	0,51	0,23	0,06	0,20	0,06	0,15	0,10	0,68	0,25	0,26	
			142	296	82	23	77	23	58	38	261	96	100	
3			0,26	1,17	0,13	0,20	0,19	0,43	0,63	0,09	0,85	0,03	0,40	
			65	293	32	50	47	107	158	22	215	8	100	
Район пос. Тарко-Сале														
4	1,40	0,48	0,98	1,00	0,60	0,64	0,41	0,49	0,70	0,01			0,67	
	209	72	146	149	90	96	61	73	104	1			100	
5	1,32	0,37	0,40	0,40	0,29	0,25	0,19	0,27	0,61	0,12			0,42	
	314	88	95	95	69	60	45	64	145	24			100	
Район пос. Красноселькуп														
6			0,46	0,93	0,21	0,71	0,13	0,04	0,63	0,05	0,85	0,46	0,45	
			102	206	47	158	29	9	140	11	189	102	100	
7			0,55	0,83	0,11	0,16	0,11	0,08	0,45	0,04	0,99	0,09	0,34	
			162	244	32	47	32	24	123	12	291	26	100	

<sup>1</sup> Показатель (коэффициент) урожайности — среднее число развившихся шишек на одном плодоносящем побеге; второй ряд цифр — в процентах от среднего за период.



Таблица 4

## Динамика опада зачатков

№ пробной площади	Процент неразвившихся зачатков от общего количества закладки в годы											Средний процент опада за период
	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	

## Район пос. Уренгой

1		75	74	76	94	87	90	85	91	46	100	82
2		71	64	83	96	86	95	84	93	53	77	80
3		81	49	92	90	91	68	58	94	56	98	77

## Район пос. Тарко-Сале

4	41	69	38	47	65	67	73	72	62	99		63
5	39	76	73	76	81	85	89	82	61	93		75

## Район пос. Красноселькуп

6		65	54	87	67	88	97	59	96	61	75	74
7		70	59	93	92	94	95	71	97	52	94	80
8		63	79	89	93	97	97	86	99	54	89	82

Высокое значение опада и неравномерность его по годам и участкам приводят к низкой урожайности кедров на севере и к неравномерности в динамике урожаев (см. табл. 3). Показатель урожайности очень редко бывает выше 0,5, что свидетельствует об очень низком урожае. При таком показателе урожай ореха даже по шкале, составленной для южных кедров [1], в которых больше плодоносящих деревьев на 1 га и плодоносящих побегов в кроне отдельных деревьев, определяется плохим — до 50 кг/га. Хозяйственное использование урожаев при таких уровнях невозможно, так как практически они полностью используются животными до созревания шишек. Лишь в отдельные очень редкие годы урожай достигают уровня, представляющего хозяйственный интерес. По-видимому, эти урожаи и дают семенной материал для воспроизводства кедровой формации на севере. В изученный период к таким годам следует отнести 1970, когда на всех обследованных площадях показатели урожайности были выше среднего многолетнего в полтора раза и более. Сравнительные представления о величине урожаев можно

Таблица 5  
Абсолютный биологический урожай

№ пробной площади	Урожай, кг/га в воздушно-сухом состоянии	
	средний за 10 лет	в наиболее урожайный 1970 г.
1	6,7	18,3
2	16,9	44,3
3	44,0	93,6
6	10,2	19,3
7	13,8	40,1
8	31,6	103,2

Учитывая ограниченность изученного периода и высокую изменчивость показателей урожайности по годам, вполне вероятно предположить, что за пределами данного периода были отдельные годы с более высокой урожайностью.

В противоположность годам с повсеместно повышенными урожаями большинство других лет характеризовалось значительными колебаниями в уровне урожаев в зависимости от условий произрастания — отдельные древостой на общем низком уровне показывают близкие к средним урожаи и, наоборот, при близкой к средней урожайности дают повышенные или крайне низкие уро-

жаи. Семенная продуктивность кедров тесно связана с таксационной характеристикой древостоев — чем лучше древостой, тем лучше они и плодоносят. Зеленомошные кедровы дают основную массу семян как для воспроизводства кедровых лесов, так и для заготовки на лесокультурные цели.

## ВЫВОДЫ

Кедровые леса вблизи крайнего северного предела произрастания характеризуются медленным прохождением начальных этапов онтогенеза. Половая возмужалость наступает у свободно растущих деревьев в возрасте около 70 лет, а в древостоях, сформировавшихся под пологом березовых лесов, в 110—130 лет. Максимальную семенную продуктивность кедров, развившиеся без смены пород, достигают к 120—150 годам, со сменой — к 160—180 годам. Снижение орехопродуктивности начинается у первых древостоев со 170 лет, у вторых — с 230.

Закладка генеративных зачатков на севере отличается определенной монотонностью. При сравнительно высоком уровне закладки урожаи носят эпизодический характер из-за гибели шишек на различных этапах до созревания семян.

В динамике плодоношения лишь отдельные годы выделяются повсеместно повышенными урожаями, для большинства же годов характерны существенные различия в показателях урожаев между древостоями.

Годы с повсеместно повышенными урожаями играют основную роль в воспроизводстве северных кедровых лесов, на них только и следует ориентироваться при заготовке семян для местных лесокультурных целей.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
22/V 1972

## ЛИТЕРАТУРА

1. Т. П. Некрасова. Плодоношение кедров в Западной Сибири. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1961.
2. Г. В. Крылов. Тр. по лесн. хоз-ву, вып. 2. Новосибирск, 1955.
3. Н. С. Нестеров. Лесопромышленный вестник, 1914, № 26.
4. Т. П. Некрасова. Методы оценки и прогноза урожая семян кедров сибирского. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1960.
5. А. И. Ирошников. Тр. Ин-та леса и древесины, т. LXII. М., 1963.
6. Б. П. Колесников, Е. П. Смолоногов. Тр. по лесному хоз-ву Сибири. Вып. 6. «Проблемы кедров». Новосибирск, 1960.
7. Н. П. Мишуков. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1968, № 10, вып. 2.
8. В. Н. Воробьев. Экологические особенности семеношения кедров сибирского в горных условиях. Автореф. канд. дисс. Красноярск, 1967.

N. P. Mishukov

FRUITING OF CEDAR PINE  
IN THE NORTHERN TAIGA SUBZONE

Cedar pine forests near the northern border are characterized by late maturing, small fluctuations of the formation of generative organs and irregular seed crops.



ГРЯДОВО-МОЧАЖИННЫЕ КОМПЛЕКСЫ  
ХОТХУРСКОГО БОЛОТНОГО МАССИВА

В статье приводится характеристика грядово-мочажинных комплексных фитоценозов одного из болотных массивов Иркутской области, объединенных в три комплексные формации: кедрово-сфагновую и гипновую, кедрово-сфагновую и осоково-сфагновую, кедрово-лишайниковую и сфагновую. Сравнение их растительности, торфяных отложений, микрорельефа указывает на эволюцию грядово-мочажинных болот в сторону понижения трофности и развития здесь прогрессивного грядообразования.

Хотхурский болотный массив ценен в хозяйственном отношении.

Болота и заболоченные земли Иркутской области изучены слабо [1]. Специальные же исследования растительности и стратиграфии торфяников комплексных грядово-мочажинных болот на данной территории вообще не проводились.

В настоящей статье приводится ботанико-стратиграфическая характеристика Хотхурского болотного массива, занимающего площадь свыше 10 км<sup>2</sup>. Комплекс болотных ценозов характеризуется чередованием сравнительно сухих вытнутых на юго-восток гряд, занятых древостоем из кедра, сосны, лиственницы и березы со сфагново-лишайниковым покровом, и широких мочажин, преимущественно с гигрофильно-моховой растительностью.

Изучение растительности гряд и мочажин в сочетании с их гидрологическим режимом, рельефом и особенностями стратиграфического строения торфяных залежей позволило нам выделить на Хотхурском массиве три варианта болотных комплексов: 1) комплекс с кедрово-сфагновой растительностью на грядах и гипновой на мочажинах; 2) комплекс с кедрово-сфагновой растительностью на грядах и осоково-сфагновой на мочажинах; 3) комплекс с кедрово-лишайниковой растительностью на грядах и сфагновой на мочажинах.

Комплекс с кедрово-сфагновой растительностью на грядах и гипновой на мочажинах располагается в центральных частях болотного массива и характеризуется чрезмерной насыщенностью торфяных залежей водой. Поверхность болот при ходьбе по ним сильно прогибается. В сторону местоположения данного комплекса наблюдается заметный уклон поверхности. Гряды имеют протяженность 10—100 м, при ширине 2—7 м и высоте над мочажинами 30—60 см. Микрорельеф их бугристо-западинный. Высота бугров 30—50 см, диаметр — 2 м. Расстояние между грядами варьирует от 30 до 200 м.

Торфяные отложения гряд характеризуются следующими чертами. Мощность их равна 250—265 см, подстилающими грунтами служат илы, в торфянике выделяются горизонты:

0—30 см — очёс из гипновых мхов;

30—70 см — торф, состоящий из остатков сосны и вересковых кустарничков, степень разложения 45%;

70—140 см — торф гипново-древесный (*Drepanocladus*, *Thuidium*, ель, ольха), степень разложения 40%;

140—180 см — торф осоково-гипновый (осока топяная, о. волосистоплодная, *Drepanocladus*, *Paludella*), степень разложения 35%;

180—265 см — торф гипново-травяной (*Calliergon*, вахта, камыш озерный), степень разложения 60%.

В формировании древостоя гряд главную роль играет кедр сибирский. Примесь к нему образуют сосна обыкновенная и береза пушистая.

Сомкнутость крон древесного яруса колеблется от 0,2 до 0,5. Жизненность кедра неудовлетворительная. Высота его 10—12 м, диаметр 15—25 см. Часты кедровые сухостой и валежник. На живых стволах много сухих веток, покрытых густым слоем бородача и грибами. Корневая система кедра поверхностная. Подрост разрежен и представлен теми же породами, из которых формируется древесный ярус. Хорошо развит подлесок из березы приземистой и ивы сибирской. Травяно-кустарничковый покров состоит из немногих видов: багульника, хамедафне, бруслики, клюквы, подмаренника цепкого, камнеломки болотной, овсяницы красной, осоки волосистоплодной и др. Все кустарнички приурочены к моховым повышениям, образованным *Sphagnum squarrosum*; *S. wulfianum*.

Для торфяников мочажин характерно следующее. Мощность торфяных отложений 255—265 см, минеральным грунтом служит песок, торфяник слагают слои:

0—20 см — очёс из гипновых мхов;

20—40 см — торф осоково-гипновый (осока топяная, о. двутичниковая, *Drepanocladus*, *Calliergon*), степень разложения 10%;

40—60 (80) см — торф осоково-гипновый, степень разложения 30%;

60 (80) — 120 см — торф вахтово-осоковый (иногда гипновый), степень разложения 20%;

120—180 см — торф вахтово-гипновый (иногда камышево-гипновый или осоково-гипновый), степень разложения 25%;

180—265 см — торф гипново-травяной (*Drepanocladus*, белокрыльник, вахта, хвощ, топяной, камыш озерный), степень разложения 50%.

Роль эдификаторов на мочажинах выполняют мхи: *Drepanocladus vernicosus*, *D. aduncus*, *Tomenthypnum nitens*. Осоки (топяная, двутичниковая и сероватая) формируют основную массу травостоя высотой 20—40 см. Помимо них в сложеннии травостоя принимают участие хвощ болотный, триостренник болотный, наумбургия кистецветная, кипрей болотный, вахта.

Комплекс с кедрово-сфагновой растительностью на грядах и осоково-сфагновой на мочажинах занимает территориально промежуточное положение между описанным выше и следующим вариантом. Местоположение его характеризуется средними для данных ценозов условиями увлажнения. Грунтовые воды залегают под грядами на глубине 25—30 см. Растительный покров образует плотную, с трудом прорываемую дернину. Длина гряд 7—20 м, ширина 2—5 м, высота 40—70 см. Расстояние между грядами от 25 до 50 м. Микрорельеф бугристо-западинный. Высота бугров 90—120 см, диаметр 1,5—3,0 м. Бугры занимают до 80% площади гряд.

Торфяные отложения гряд имеют следующие особенности. Мощность их равна 2,9—3,2 м, подстилающим грунтом служит ил, в торфянике выделяются слои:

0—20 см — очёс сфагновый;

20—80 см — торф древесно-сфагновый (сосна, береза, *Sphagnum dusenii*, *S. fuscum*, *S. warnstorffianum*), степень разложения 35%;

80—100 см — торф древесно-гипновый (сосна, *Drepanocladus*, *Aulacomnium palustre*), степень разложения 40%;

100—160 см — торф древесно-травяной (береза, ель, багульник, белокрыльник, осоки), степень разложения 45—60%;

160—250 см — торф травяно-гипновый (осоки, шейхцерия, рогоз, камыш, тростник, *Bryum ventricosum*, *Thuidium lanatum*, *Aulacomnium palustre*), степень разложения 50—70%;



250—320 см — торф гипново-травяной (*Drepanocladus aduncus*, манник, хвощ, вахта, белокрыльник, камыш, тростник), степень разложения 70%.

Растительность гряд представлена разреженным древостоем из кедра и березы с багульниково-сфагновым покровом. Высота кедра 8—10 м, диаметр 13 см. Высота березы 8 м, диаметр 5—7 см. Деревья имеют много засыхающих сучьев и фауны. Наблюдается редкое возобновление березы высотой до 1,5 м. Местообитанием древесных пород служат бугры, образованные *Sphagnum fuscum*. Вершины бугров заняты багульником и хамедафне. В западинах гряд произрастают *Sphagnum wulfianum*, *S. magellanicum*. Здесь же встречаются единичные экземпляры смилацины и осоки двудомной.

Мочажинны описываемого комплекса дифференцированы на плоские бугорки и понижения, имеющие поперечное простираание относительно гряд. Высота бугров 10—20 см, диаметр 150 см. В понижениях наблюдается слой воды в 3—5 см.

Торфяные отложения мочажин характеризуются следующими особенностями. Мощность 220—255 см, подстилающим минеральным грунтом является песок, в торфянике выделяются слои:

0—50 см — торф вахтово-осоковый, степень разложения 20%;

50—200 см — торф осоково-гипновый (осока топяная, о. вздутая, *Meesia triquetra*, *Drepanocladus vernicosus*); в торфяниках некоторых гряд с глубины 140 см наблюдается примесь камыша, хвоща и рогоза; степень разложения меняется сверху вниз от 15 до 60%;

200—255 см — торф хвощево-тростниковый (хвощ топяной, тростник обыкновенный), степень разложения 60—80%.

Растительный покров мочажин представлен осокой топяной, сабельником, вахтой, шейхцерией и другими травянистыми видами. Моховая синюзия состоит из следующих видов: *Aulacomnium palustre*, *Drepanocladus vernicosus*, *Sphagnum warnstorffianum*. Последний преобладает.

Комплекс с кедрово-лишайниковой растительностью на грядах и сфагновой на мочажинах занимает сравнительно повышенные участки на террасах р. Зима. Поверхность болот сухая; лишь при нажиме из мочажин выдавливается вода. Гряды имеют эллиптическую форму, длина их 7—20 м, ширина 2—5 м, высота достигает 1—1,5 м. Микрорельеф гряд бугристо-западинный. Высота бугров 30—40 см, диаметр 0,5—1,5 м. Бугры занимают 70% площади.

В торфяных отложениях на глубине 45 см в конце августа нами была обнаружена мерзлота. Большая часть торфяного слоя (190 см от поверхности) образована верховым фускум-торфом, и лишь в нижних 50 см торфа к остаткам мха *Sphagnum fuscum* примешиваются остатки коры деревьев и трав. Подстилающим слоем служит глина.

Древостой гряд преимущественно из кедра высотой 12—16 м, диаметром 20—25 см. Верхушки деревьев загнуты, стволы наклонены в связи с отмиранием стержневого корня под действием мерзлоты. На понижениях гряд обилён подростом из сосны высотой 50—60 см. Хорошо выражен приуроченный к буграм кустарниковый ярус из голубики, багульника, хамедафне, брусники, вершины которых сплошь покрыты лишайниками *Cladonia rangiferina*, *Cetraria islandica*. В западинах встречаются лесные и болотные мхи: *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum scorarium*, *Tomenthypnum nitens*, а также хвощ топяной, смилацина и грушанка круглолистная.

Мочажинны относительно ровные. Торфяные отложения их имеют мощность от 80 до 230 см. Верхние слои (до 150 см) сложены древесно-сфагновым торфом, ниже следует осоково-гипновый торф.

Растительный покров мочажин представлен сфагновым ковром из *Sphagnum fuscum* и *S. warnstorffianum*, по которому произрастают мезотрофные и олиготрофные виды: осока двудомная, шейхцерия болотная, клюква мелкоплодная, хамедафне и подбел. Некоторую примесь к ним дают растения-эвтрофы: осока двутичинковая, хвощ топяной, калужница болотная и немногие другие.

Анализ растительности и торфяных отложений Хотхурского болотного массива показывает, что формирование грядово-мочажинных комплексов здесь идет на фоне низинного болота. По мнению И. Д. Богдановской-Гиенэф [2], это явление соответствует прогрессивному грядовому образованию.

Судя по ботаническому составу торфов, процесс дифференциации растительности на болотном массиве начался сравнительно давно. При средней мощности торфяников в 250 см нижние 100—140 см торфяных напластований имеют одинаковый ботанический состав, в них преобладают остатки водно-болотных травянистых растений и гипновых мхов. Выше по профилю в ботаническом составе торфяников гряд и мочажин намечается различие. В торфах гряд значительную роль играют остатки древесных пород: сначала ели, ольхи, ивы, затем сосны, кедра. К ним примешиваются вначале остатки болотных трав и гипновых мхов, а затем, уже в верхних слоях, преобладают остатки сфагновых мхов. В торфах верхних частей мочажин продолжают доминировать остатки болотных трав и гипновых мхов. И лишь на некоторых участках, в самых верхних частях торфяников, преобладает сфагнум.

Сравнивая растительность, торфяные отложения, характер микрорельефа, условия увлажнения трех рассмотренных вариантов болотных комплексов, мы отмечаем эволюцию грядово-мочажинных болот в сторону понижения трофности и связанное с этим усиление дифференциации микрорельефа гряд и мочажин.

Хотхурский болотный массив ценен в хозяйственном отношении: после осушения верхние слои сфагнового слабо разложившегося торфа могут использоваться на подстилку для скота, нижние, сложенные низинными торфами, — в качестве удобрения.

Биолого-географический  
научно-исследовательский институт  
при Иркутском государственном  
университете

Поступила в редакцию  
19/1 1972

#### ЛИТЕРАТУРА

1. И. Г. Ляхова. Освоение Иркутских болот. Земля Сибирская, Дальневосточная, 1969, № 8.
2. И. Д. Богдановская-Гиенэф. Советская ботаника, 1936, № 6.

I. G. Lyakhova

#### RIDGE-POOL COMPLEX FORMATION OF KNOTKHURSKY BOG MASS

This article is devoted to the character of ridge-pool complex phytocoenoses of Irkutsk region.

1. *Pineto sibiricae* — *Sphagneta squarrosi* × *mixto* — *Hypneta*.
2. *Pineto sibiricae* — *mixto* — *Sphagneta* × *Cariceto limosae* — *mixto* — *Sphagneta*.



3. *Pineto sibiricae* — *Cladineta* × *Sphagneta fuscii*.  
The comparison of their vegetation, peat deposit, microrelief indicates the evolution of ridge-pool complex the reduction of trophic plants and the development of progressive ridge formation.  
Khotkhursky bog complex has economic importance. The author recommends to use the upper layers of Sphagnum peat for cattle's litter but lower layers (fen peat) for manuring.

И. М. ПАНЬКОВА, М. С. РЕРБЕРГ, А. В. ГАСПАРЯН, И. Н. ТРУБАЧЕВ

## К ХАРАКТЕРИСТИКЕ АЛЬГО-БАКТЕРИАЛЬНОГО ЦЕНОЗА, МИКРООРГАНИЗМЫ, УЧАСТВУЮЩИЕ В ПРЕВРАЩЕНИИ АЗОТСОДЕРЖАЩИХ ВЕЩЕСТВ

Изучались микроорганизмы, участвующие в превращении азотсодержащих веществ. Установлено, что основная масса бактерий, выделенных из водорослевого культиватора, обладает аммонифицирующей способностью. Многие из них одновременно являются и денитрификаторами. Определен видовой состав этих микробов. В биоценозе водорослевого культиватора не обнаружено автотрофных нитрификаторов и азотобактера. Способность окислять аммиак в нитриты и нитраты в нитраты, а также фиксировать в какой-то степени свободный азот обладают некоторые гетеротрофные бактерии.

При нестерильном выращивании хлореллы в водорослевом культиваторе (ВК), представляющем собой основное звено регенерации газа и воды в замкнутой экологической системе жизнеобеспечения [1, 2], большое значение приобретают вопросы, связанные с круговоротом веществ.

Важным органометным элементом, от количества и характера соединений которого часто зависит продуктивность водорослей, является азот. Основным источником азота для хлореллы служит мочевины — синтетическая и содержащаяся в жидких выделениях человека. С мочой в ВК вносится незначительное количество других органических азотистых веществ: мочевины и гиппуровой кислот, креатинина и аминокислот, минерального азота в виде солей аммония. При водообмене между звеньями системы в ВК поступают нитраты, нитриты, аммиачный азот, а также органические азотсодержащие вещества: аминокислоты, полипептиды, белки [3]. Значительное количество органического азота поступает в питательный раствор из отмерших клеток водорослей и бактерий. Таким образом, в ВК имеются в различных количествах разнообразные формы азота как органические, так и минеральные.

Хлорелла предпочитает всем другим формам азота соли аммония. Химическими анализами установлено, что в среде не накапливается каких-либо соединений этого элемента. Так, мочевины кислоты на выходе из ВК не обнаруживалась, а креатинин находился в следовых количествах [3]. Установлена также потеря азота в размере 5—10% от общего его количества.

К потерям азота ведет единственный биохимический процесс — процесс денитрификации. При наличии нитратов в среде интенсивность процесса денитрификации зависит от аэрации среды (процесс протекает более интенсивно при ограниченном доступе воздуха), активной кислотности (рН=7—8) и от содержания в окружающей среде органических

веществ. При избытке последних в легкоусвояемой форме денитрификация активно протекает и при полном доступе воздуха [4]. В питательном растворе ВК, активная реакция (рН) которого около 7, содержится азот в форме нитратов и значительное количество органических веществ (около 2 г/л). Таким образом, в ВК имеются условия, при которых может идти процесс денитрификации.

Задачей наших исследований было определение в ВК наличия возбудителей различных процессов превращения азотсодержащих веществ. Изучался видовой состав группы аммонификаторов, уробактерий, нитрификаторов, денитрификаторов и азотфиксаторов.

Определение численности бактерий производили методом титров. Уробактерии выделяли на среде Зенгена. Аммонификаторы белковых веществ исследовали на 1%-ной пептонной воде [5]. Выделение аммиака уробактериями и аммонификаторами определяли с помощью реактива Несслера.

Для истинных нитрификаторов I фазы использовали среду Энгеля и Александера, а для II фазы — среду Виноградского. Кроме определения наличия истинных нитрификаторов исследовали способность гетеротрофных бактерий окислять соли аммония в нитриты, а нитриты в нитраты, для которых эти процессы не являются энергетическими, а свидетельствует лишь о физиологических возможностях выделенных микробов [6—8]. Для этой цели использовали среду, приготовленную на пептонной воде с добавлением по 0,2 г/л  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  или  $\text{NaNNO}_2$  соответственно.

Выделение денитрификаторов из ВК производили на жидкой среде Гильтая. О денитрифицирующей активности судили по появлению восстановленных форм азота, определяемых колориметрическим методом, и уменьшению количества нитратов в среде.

Молекулярный азот определяли расчетно по формуле  $N_{\text{мол}} = N_{\text{общ}} \cdot \frac{\text{нитраты}}{\text{аммиак}}$

Учет азотфиксаторов производили на безазотистой среде Эшби. Систематическое положение выделенных микробов устанавливали на основе общих морфолого-культуральных и биохимических свойств, используя определители Красилюкова [9] и Берджи [10].

Исследованиями установлено, что почти все микроорганизмы, выделенные из ВК, обладают аммонифицирующей способностью в большей или меньшей степени. Это наиболее многочисленны и часто встречающиеся виды *Pseudomonas desmolyticum*, *Ps. dacunhae*, *Ps. sinuosa*, *Ps. fluorescens*, *Ps. aeruginosa*, *Ps. liquida*, *Bact. nitrificans*, *Bact. candicans*, *Flavobact. fucatum*, *Flavobacterium breve*, бактерии кишечной группы, а также микроорганизмы из родов *Micrococcus*, *Arthrobacter*, *Proactinomyces*, *Vibrio* и некоторые другие, встречающиеся менее регулярно. Общая численность аммонификаторов около  $1 \cdot 10^9$  кл/мл.

Многие из выделенных микробов способны разлагать также мочевины с образованием аммиака. Этим свойством обладают *Ps. liquefaciens*, *Ps. desmolyticum*, *Ps. dacunhae*, *Ps. caudatus*, *Flavobact. fucatum*, *Bact. candicans*, *Bact. album*, *Micrococcus oligonitrophillus*, *Arthrobacter* sp. Численность их на протяжении опыта составляла около  $0,250 \cdot 10^9$  кл/мл.

В водорослевом культиваторе не обнаружено истинных нитрификаторов. Из суспензии ВК выделена группа гетеротрофных бактерий (*Bact. album*, *Ps. cerevisia*, *Arthrobacter* sp., *Pseudobacterium* sp.), которые способны окислять соли аммония в нитриты. Численность их колеблется около  $0,025 \cdot 10^6$  кл/мл.

Группа гетеротрофов, обладающих способностью окислять нитриты в нитраты, составляет  $7,5 \cdot 10^5$  —  $200 \cdot 10^6$  кл/мл. Сюда относятся *Ps. furcosum*, *Ps. liquida*, *Flavobact. breve*, *Ps. caudatus*, *Vibrio percolans*, *Hyphomycrobium* sp., *Micrococcus aquatilis*, *Proactinomyces* sp., *Arthrobacter* sp.

Из биоценоза водорослевого культиватора выделены денитрифицирующие микроорганизмы. Численность этой группы микробов увеличивается при многократной рециркуляции среды, что, вероятно, связано



Таблица 1.  
Численность истинных денитрификаторов в суспензии водорослевого культиватора в опыте с многократной рециркуляцией среды

Сутки опыта	Численность денитрификаторов		Количество органических веществ в среде, г/л
	в млн/мл	в % от общей численности бактерий	
1-е	25	2,5	1,30
16-е	150	12,5	1,62
30-е	450	25,2	2,20

с накоплением органических веществ в процессе длительного культивирования хлореллы (табл. 1). В группу бактерий, восстанавливающих нитраты до свободного азота, входят *Ps. fluorescens*, *Ps. aeruginosa*, *Ps. denitrificans*, а также некоторые штаммы *Ps. desmolyticum*, *Ps. dacunhae* (превалирующие виды бактерий в альго-бактериальном ценозе водорослевого культиватора, *Ps. radiobacter*, *Pseudobacterium* sp., *Arthrobacter* sp.). При определении денитрифицирующей активности чистых культур денитрификаторов, выделенных из биоценоза ВК на среде Гильтая (табл. 2), установлено, что наибольшей денитрифицирующей способностью обладают бактерии *Ps. fluorescens*, а наименьшей — *Bact. nitrificans*.

Способностью восстанавливать нитраты до нитритов или аммиака обладает большинство выделенных из водорослевого культиватора штаммов. Это представители родов *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Micrococcus*, *Pseudobacterium*, *Arthrobacter*. Помимо потерь азота при прямой денитрификации, возможны потери азота в результате косвенной денитрификации, возникающей при взаимодействии нитритов с имеющимися в культуральной среде аминокислотами и солями аммония [11].

Таблица 2  
Денитрифицирующая активность чистых культур бактерий из альго-бактериального ценоза ВК (через двое суток выращивания)

	Нитраты		Нитриты		Аммиак		Молекулярный азот	
	г/л	%	г/л	%	г/л	%	г/л	%
Ср. Гильтая	0,200	100,0	—	—	—	—	—	—
<i>Ps. fluorescens</i>	0,070	35,0	0,008	4,0	0,052	26,0	0,070	35,0
<i>Ps. aeruginosa</i>	0,076	38,0	0,002	1,0	0,058	29,0	0,064	32,0
<i>Ps. dacunhae</i>	0,095	47,5	Сл.	Сл.	0,070	35,0	0,035	17,5
<i>Bact. nitrificans</i>	0,016	8,0	0,110	55,0	0,065	32,0	0,009	4,5

Из водорослевого культиватора не выделено истинных азотфиксаторов из рода *Azotobacter*. Около половины всех микробов из биоценоза ВК являются олигонитрофилами, т. е. способны расти на безазотистой среде Эшби. Этой способностью обладают бактерии из родов *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Pseudobacterium*, *Arthrobacter*, *Proactinomyces*, *Vibrio*.

Итак, у большинства микроорганизмов из альго-бактериального ценоза ВК наблюдается совмещение физиологических функций — аммонификации, денитрификации, олигонитрификации. Эти микроорганизмы способны использовать как органические, так и минеральные формы азота, что является одной из причин их постоянной встречаемости в ВК. Совмещение физиологических функций для некоторых штаммов сапрофитных бактерий отмечено рядом авторов [8, 12, 13].

Таким образом, исследования показали, что в водорослевом культиваторе в основном происходят два процесса превращения азотистых

веществ: процесс аммонификации и процесс денитрификации. Развитие аммонификаторов обусловлено в первую очередь составом среды, содержащей в большом количестве различные органические азотистые вещества. Почти все эти микробы обладают денитрифицирующей способностью. Хотя олигонитрофилия свойственна примерно 50% всех микроорганизмов, содержащихся в биоценозе, в ВК наблюдается потеря азота в результате денитрификации. Это свидетельствует о том, что процессы связывания молекулярного азота в водорослевом культиваторе выражены слабо.

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

Поступила в редакцию  
5/VII 1971

#### ЛИТЕРАТУРА

- Л. В. Киренский, И. А. Терсков, И. И. Гительзон и др. В сб. «Космическая биология и медицина», № 4. М.—Л., «Наука», 1967.
- Л. В. Киренский, И. А. Терсков, И. И. Гительзон и др. XIX-th International Astronautical Congress. Vol. 4. Bioastronautics. Pergamon press PWN — polish scientific publishers, 1970.
- И. Н. Трубочев, Р. И. Андреева, З. В. Мин. В кн. «Управляемый биосинтез и биофизика популяций». Тезисы докладов II Всес. совещания, 1969.
- М. П. Корсакова. Микробиология, 1941, X, вып. 2.
- А. Г. Родина. Методы водной микробиологии. Практическое руководство. М.—Л., «Наука», 1965.
- Е. Л. Рубан. Физиология и биохимия нитрифицирующих микроорганизмов. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- С. И. Кузнецов. Тр. лаб. сапропел. отложений. 1950, вып. 4, 5.
- В. О. Калининко. Почвоведение, 1948, № 6.
- Н. А. Красильников. Определитель бактерий и актиномицетов. Изд-во АН СССР, 1949.
- Bergey's Manual of Determinative Bacteriology. Baltimore, 1957.
- Г. С. Русакова, В. С. Буткевич. Микробиология, 1941, X, вып. 2.
- Ю. М. Возняковская. Микрофлора растений и урожай. «Колос», 1969.
- С. И. Кузнецов. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., «Наука», 1970.

I. M. Pankova, M. S. Rerberg,  
A. V. Gasparyan, I. N. Trubachev

#### TO THE CHARACTERISTICS OF ALGO-BACTERIAL CENOSIS OF ALGAL CULTIVATOR. MICROORGANISMS WHICH TAKE PART IN TRANSFORMATION OF NITROGEN-CONTAINING SUBSTANCES

Microorganisms which take part in transformation of nitrogen-containing substances have been studied. It is stated that most of the bacteria of alga-bacterial cenosis possess ammonification capacity. Many of them are denitrifiers at the same time. Specific composition of these microbes have been defined. Autotrophic nitrifying bacteria and *Azotobacter* have not been determined in the biocenosis of algal cultivator. Some heterotrophic bacteria possess the properties to oxidize ammonia to nitrite and nitrite to nitrate as well as to fix, to some extent, free nitrogen.



## МИКРОФЛОРА ПИТАТЕЛЬНОГО РАСТВОРА ПРИ ГИДРОПОННОМ ВЫРАЩИВАНИИ ОВОЩНЫХ ПОЛИКУЛЬТУР

В статье представлены результаты исследования качественного и количественного состава микрофлоры питательного раствора при непрерывном культивировании совместно выращиваемых разновозрастных и разновидовых овощных культур на керамзите.

Микрофлора питательного раствора представлена главным образом бактериями родов *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Mycobacterium*, *Chromobacterium*. Доминируют бактерии рода *Pseudomonas*. Численность микроорганизмов увеличивается с течением времени использования раствора. Видовой состав микрофлоры питательного раствора при выращивании поликультур более разнообразен, чем при выращивании монокультур.

Роль микроорганизмов в жизни растений многообразна. Их влияние может быть положительным или отрицательным в зависимости от вида и свойств микроорганизмов и условий культивирования растений. Усиливая обмен ионами между клетками корня и средой и синтезируя различные физиологически активные вещества, микроорганизмы влияют на процессы поступления питательных веществ в растение, на обмен веществ во всем растительном организме [1—5].

Литературные данные о микрофлоре гидропонных культур несколько разноречивы. Одни авторы [6, 7] сообщают, что в водной и гравийной культурах развивается такая же обильная микрофлора, как и в почве. Другие [8, 9] указывают, что в питательном растворе в сотни раз меньше микроорганизмов, чем в почве вне ризосферы и что микрофлора водных культур отличается от типичной почвенной микрофлоры [10]. По данным Р. М. Уляшовой [11—13], видовой состав микрофлоры почвенной культуры более разнообразен, чем микрофлоры питательного раствора и щебня.

Нами исследован количественный и качественный состав микрофлоры питательного раствора для разных видов овощных растений. Непрерывное культивирование совместно выращиваемых разновозрастных и разновидовых овощных растений (поликультур) сочеталось с субирригационным орошением, т. е. с принудительной подачей питательного раствора (4 раза в сутки) для увлажнения субстрата, в «фитотроне» — герметизируемой установке с автоматическим регулированием температуры. В качестве субстрата использовался керамзит.

Необходимость проведения микробиологических анализов вызвана, во-первых, неизученностью состава микрофлоры питательного раствора при совместном выращивании различных видов овощных культур; во-вторых, возможностью передачи инфекции (если таковая появится) всем растениям с током питательного раствора; в-третьих, специфическими условиями непрерывного процесса культивирования.

Объектом культивирования служили совместно произрастающие овощные растения: морковь, свекла, томаты, редис, капуста, лук, огурцы, укроп, репа. Каждый вид растений был представлен одновременно многими возрастными — от проростков до взрослых растений.

Питательный раствор (Кюпа) меняли через каждые семь дней и ежедневно корректировали с учетом потребности в том или ином элементе. Пробу питательного раствора брали из питательного бака стерильным шприцем, и после соответствующих разведений полученную суспензию в количестве 0,1 мл высевали на чашки Петри с различными питательными средами в трех повторностях.

1-я проба взята после полуторамесячного культивирования растений, когда в фитотроне имелись все разновозрастные культуры.

Для общего счета и выделения чистых культур бактерий использовали агаризованную спецсреду (раствор Кюпа после семи суток использования овощными растениями с добавлением 1% пептона) и капустную среду № 19 [4], рекомендуемую как наиболее оптимальную для выращивания эпифитной микрофлоры растений; для бактерий кишечной группы — среду Эндо; для спорных — сусло+МПА; для актиномицетов — крахмало-аммиачный агар; для грибов — сусло-агар.

Чашки инкубировали в термостате при температуре 28° С в течение двух дней, затем оставляли при комнатной температуре на три дня для лучшей обрисовки внешнего вида колоний. Чашки со средой Эндо инкубировали при 43° одни сутки, после чего проводили подсчет выросших колоний.

Численность микроорганизмов отдельных физиологических групп определяли методом предельных разведений на жидких селективных средах в четырех повторностях. Количественный учет проводили по таблице Мак-Креди. Бактерии идентифицировали до вида по определителю Н. А. Красильникова [14].

Средние данные о количественном и качественном составе микрофлоры питательных растворов, последовательно сменяемых через каждые семь суток, приведены в табл. 1. Общее количество бактерий учтено на спецсреде, так как на капустной среде № 19 во всех анализах выросло в 1,5—4 раза меньше колоний.

Таблица 1

Количество микроорганизмов в последовательно сменяемых питательных растворах для овощных поликультур (тыс/мл)

Микроорганизмы	Сменяемые питательные растворы							
	1—2		3—4		5—6		7—8	
	сутки							
	1-е	7-е	1-е	7-е	1-е	7-е	1-е	7-е
Всего	49,3	1089,9	144,4	943,9	141,7	629,2	60,6	543,5
В том числе:								
бактерий на спецсреде	47,7	1085,0	144,2	943,0	141,0	623,0	60,0	536,0
актиномицетов	1,4	4,3	0,1	0,6	0,3	1,8	0,2	4,3
грибов	0,2	0,6	0,1	0,3	0,4	4,4	0,4	3,2

Как видно из табл. 1, численность микрофлоры увеличивается к концу семисуточного использования питательного раствора, но наблюдается тенденция к ее снижению с течением времени культивирования растений.

Микрофлора питательного раствора представлена главным образом бактериями родов *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Mycobacterium*, *Chromobacterium*. Доминируют грамотрицательные бактерии из рода *Pseudomonas*, среди них преобладают виды *Ps. liquida*, *Ps. desmolyticum*, *Ps. glycines*, *Ps. fluorescens*, *Ps. xanthae*, *Ps. herbicola*. В меньшем количестве, но во всех анализах присутствуют бактерии *Ps. sinuosa*. Спорадически выделяются *Ps. aeruginosa*, *Ps. aurantiaca*, *Ps. cerevisiae*, *Ps. denitrificans*, *Ps. mycophaga*. Из рода *Bacterium* преобладают виды *Bact. coli aerogenes* и *Bact. album*; из рода *Mycobacterium* — *Mycob. phlei*, *Mycob. flavum*; из рода *Chromobacterium* — *Chr. aquatile*. Бактерии родов *Pseudobacterium*, *Sarcina*, *Vibrio*, *Bacillus* присутствуют в незначительных количествах, численность их варьирует от 0 до 5% в разных растворах.

В табл. 2 представлены данные количественного учета отдельных физиологических групп. Меньшее содержание их (как и общей численности микроорганизмов) в начале использования среды можно объяснить выносом легкодоступных белковых веществ корневых выделений и корневых остатков растений за счет смены питательного раствора. Накопление органических соединений приводит к увеличению количества микроорганизмов.



Таблица 2

Численность микроорганизмов в 1 мл питательного раствора, учтенная методом титров

Группы микроорганизмов	Сменяемые питательные растворы							
	1—2		3—4		5—6		7—8	
	сутки							
	1-е	7-е	1-е	7-е	1-е	7-е	1-е	7-е
Аммонификаторы на пептонной воде, в тыс.	8,6	600	19,2	550	62,0	775	160	180
Уробактерии на пептонной воде с 10% мочевины, в абс. цифрах	1,5	16,0	4,5	11,0	10,0	65,5	11,0	113
Денитрификаторы в том числе истинные, среда Гилл-тая, в тыс.	0,9	110	18,0	110	30,1	73	25	25,5
<i>Clostridium pasteurianum</i> , среда Виноградского, в тыс.	0,1	0,2	0,06	0,1	0,03	0,1	0,06	0,07
Маслянокислые, картофельная среда, в тыс.	0,03	2,5	1,8	6,0	1,8	9,0	0,6	5,7
Олигонитрофилы, среда Эшби, в тыс.	0,1	2,5	—	—	0,02	0,2	0,1	0,2
Аэробные клетчаткоразрушающие, среда Гетчинсона, в тыс.	3,5	250	3,5	250	3,1	147	60	135
	0,01	0,25	0,9	3,5	3,1	7,3	2,0	18,0

Среди микроорганизмов, участвующих в превращении азотистых веществ, наиболее многочисленна группа аммонификаторов, количество которых увеличивается на 1—2 порядка к седьмому дню использования питательного раствора. Доминируют бактерии из рода *Pseudomonas* (*Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas desmolyticum*, *Pseudomonas aeruginosa*), встречаются и другие грамотрицательные бактерии (*Bacterium album* и др.). Кроме того, аммонифицирующей способностью обладают почти все виды споровых бактерий, идентифицированные нами, некоторые грибы и актиномицеты, что согласуется с данными ряда авторов [15, 16].

Количество уробактерий невелико, их численность возрастает по мере увеличения срока использования раствора и субстрата.

Группа нитрификаторов незначительна. Надо полагать, что нитрификация в питательном растворе происходит в результате деятельности гетеротрофных микроорганизмов, некоторые из выделенных сапрофитных бактерий обладают этой способностью.

Количество косвенных денитрификаторов, восстанавливающих нитраты до нитритов или аммиака, достигает  $1,1 \cdot 10^5$  клеток в 1 мл, но это еще не говорит о высокой энергии восстановительного процесса. Численность истинных денитрификаторов, восстанавливающих нитраты до молекулярного азота, невелика. Следовательно, потери азота незначительны. Денитрификаторы представлены в основном бактериями родов *Pseudomonas* (*Ps. fluorescens*, *Ps. aeruginosa*, *Ps. denitrificans*, *Ps. desmolyticum*) и *Bacterium* (*Bact. agile* и др.).

Азотобактер в наших исследованиях не выявлен. Численность олигонитрофилов довольно велика. По всей вероятности, олигонитрофилы могут играть некоторую роль в круговороте азотистых веществ. Надо полагать, что процесс фиксации азота осуществляется в основном ими, в меньшей степени анаэробными азотфиксирующими бактериями типа *Clostridium pasteurianum*, которые обнаружены в питательном растворе. Так как количество возбудителей масляно-кислого брожения невелико, они не играют большой роли. Существенная разница между количеством анаэробных бактерий в почве и гидропонике объясняется лучшими условиями аэрации в гидропонных установках [17].

Аэробные клетчаткоразрушающие бактерии и грибы составляют десятые и сотые доли процента, их численность неуклонно растет, видимо, за счет накопления корневых остатков в субстрате.

Данные микробиологических анализов питательного раствора позволяют отметить особенности численности и состава микроорганизмов.

Численность микрофлоры увеличивается с течением времени использования питательного раствора за счет накопления органических веществ, что согласуется с данными ряда авторов [10—13].

Видовой состав микрофлоры питательного раствора, определяемый условиями культивирования растений и их видом, при выращивании поликультур более разнообразен, чем при выращивании монокультур [11, 18]. По данным Р. М. Уляшовой, в питательном растворе гидропонной культуры помидоров преобладают виды бактерий *Ps. radiobacter*, *Ps. fluorescens*, *Ps. gracilis*. В питательном растворе при выращивании поликультур преобладает не менее 10—11 видов бактерий из родов *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Mycobacterium*, *Chromobacterium*. Доминируют и в том и другом случае грамотрицательные бактерии рода *Pseudomonas*.

Исследования динамики некоторых групп, участвующих в процессах превращения азотистых веществ, показали, что наиболее многочисленны группы аммонификаторов, денитрификаторов и олигонитрофилов. Наличие их в больших количествах указывает на энергичные процессы превращения азотистых веществ.

В питательном растворе при выращивании монокультур в течение вегетационного периода установлено увеличение общего количества микроорганизмов и отдельных функциональных групп за счет сапрофитных неспоровых, денитрифицирующих и маслянокислых бактерий к периоду плодоношения. К концу плодоношения оно снижается [13].

В отличие от литературных данных по гидропонному выращиванию монокультур, в проведенном опыте наблюдалось уменьшение общего количества микроорганизмов и отдельных функциональных групп в питательном растворе с течением времени культивирования разновидовых и разновозрастных растений. Причины уменьшения пока не выяснены. Можно сделать лишь некоторые предположения: 1) эти уменьшения, которые идут в основном за счет бактерий рода *Pseudomonas*, связаны с накоплением трудноокисляемых веществ корневых остатков и корневых выделений растений в субстрате; 2) изменения возрастного соотношения различных видов овощных культур приводят к уменьшению или увеличению количества микроорганизмов. Для выяснения причин изменений количества микроорганизмов в питательном растворе требуются дальнейшие исследования. Не наблюдалось заболеваний растений — своеобразный путь биологической защиты, так как растения выделяют в окружающую среду фитонциды и другие вещества, подавляющие развитие вредителей и возбудителей болезней.

Урожай всех овощных культур при выращивании в фитотроне превышал урожай, указываемые в литературе для полевых условий.

## ВЫВОДЫ

1. Проведенные микробиологические анализы показали, что в питательном растворе гидропонных культур численность микрофлоры увеличивается с течением времени использования раствора.
2. Микрофлора питательного раствора представлена главным образом бактериями родов *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Mycobacterium*, *Chromobacterium*. Преобладают виды *Ps. liquida*, *Ps. desmolyticum*, *Ps. glyci-*



nes, *Ps. fluorescens*, *Ps. xanthe*, *Bact. coli aerogenes*, *Bact. album*, *Mycob. phlei*, *Mycob. flavum*, *Chr. aquaticum*. Доминируют бактерии рода *Pseudomonas*.

3. Видовой состав микрофлоры питательного раствора при выращивании поликультур более разнообразен, чем при выращивании монокультур.

4. Из функциональных групп наиболее многочисленны аммонификаторы, денитрификаторы и олигонитрофилы.

5. Заболеваний растений при непрерывном выращивании поликультур в условиях субиригационного орошения не наблюдалось.

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

Поступила в редакцию  
7/IV 1971

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Е. И. Ратнер. Питание растений и жизнедеятельность их корневых систем. XVI Тимирязевское чтение. М., Изд-во АН СССР, 1958.
2. А. В. Винтер. В сб. «Механизмы биологической конкуренции». «Мир», 1964.
3. В. П. Иванов, Г. А. Якобсон, Р. И. Смирнов. Физиология растений, 1967, 14, вып. 4.
4. Ю. М. Возняковская. Микрофлора растений и урожай. Л., «Колос», 1969.
5. Е. Н. Мишустин. В тез. докл. «Методы микробиологического стимулирования роста и развития растений». Рига, «Зинатне», 1969.
6. М. В. Федоров, Д. И. Пантош. Микробиология, 1958, 27, вып. 6.
7. Н. А. Холодков, И. И. Ярчук, 1960. (Цит. по работе: Ю. С. Оследкин. В сб. «Материалы научно-технического совета», вып. 23, М., 1967).
8. М. Г. Зименко, И. В. Кобайлова. Бюлл. Ин-та биологии АН БССР, 1960, вып. 6.
9. А. Н. Смирнов. В сб. «Гидропоника в сельском хозяйстве». «Колос», 1965.
10. Д. Банфи. Гидропоника (сб. переводов). М., 1966.
11. Р. М. Уляшова. Микробиология, 1966, 35, вып. 5.
12. Р. М. Уляшова. Землеробство, вып. II. Киев, «Урожай», 1967.
13. Р. М. Уляшова. Микрофлора гидропонной культуры помидоров. Канд. дисс. Киев, 1968.
14. Н. А. Красильников. Определитель бактерий и актиномицетов. М., Изд-во АН СССР, 1949.
15. С. И. Кузнецов. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., «Наука», 1970.
16. Е. Н. Мишустин. Микробиология. М., «Колос», 1970.
17. Е. И. Ермаков, Р. И. Штрейс. Выращивание овощей без почвы. Л., 1968.
18. М. С. Рерберг, Л. С. Тирранен. Информ. бюлл., вып. 7. Иркутск, 1970.

#### L. S. Tirranen, M. S. Rerberg MICROFLORA OF NUTRIENT SOLUTION IN SOILLESS GROWING OF VEGETABLE POLYCROPS

The article deals with the investigation data of qualitative and quantitative composition of microflora of nutrient solution under conditions of continuous cultivation of vegetable crops of different species and different age on ceramsite. Microflora of nutrient solution consists mainly, of *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Mycobacterium*, *Chromobacterium*. *Pseudomonas* was a predominant genus. The number of microorganisms increases in time of using the solution.

Specific composition of microflora of nutrient solution is more diverse if growing polycrops than monocrops.

П. Е. ПОЛЯКОВА, Н. П. ГЛУЩЕНКО

#### К ФАУНЕ КРОВСОСУЩИХ КОМАРОВ ПРЕДБАЙКАЛЯ И СЕВЕРНОГО ЗАБАЙКАЛЯ

Выявлено 28 видов кровососущих комаров, относящихся к четырем родам: *Aopheles*, *Culiseta*, *Aedes*, *Culex*. Наиболее многочислен р. *Aedes*, насчитывающий 22 вида. Самым злостным кровососом является *A. communis*.

Кровососущие комары районов, прилегающих к озеру Байкал, изучены слабо. К настоящему времени исследования проведены в северо-западной части Предбайкалья — в бассейне р. Чуна [1]\*, в юго-восточной части Забайкалья — в Читинской области [2—5] и Бурятской АССР [2, 3].

В 1965—1966 гг. сотрудниками Биологического института СО АН СССР Н. П. Глущенко и З. С. Дарийчук в Предбайкалье, в верховье Лены, обследованы Киренский, Усть-Кутский и Качугский районы Иркутской области. В 1969 г. Н. П. Глущенко проведены наблюдения в Забайкалье — в Северо-Байкальском районе Бурятской АССР. В настоящей работе использованы сборы Н. П. Глущенко.

В Предбайкалье стационарные исследования проводились с мая по октябрь 1965 г. в д. Козлово Качугского района, с мая по сентябрь 1966 г. в д. Тарасово Усть-Кутского района, маршрутные в окрестностях ряда населенных пунктов, расположенных вдоль Лены от с. Качуг до с. Киренск, а также в окрестностях пос. Байкал и пос. Лиственничное, в районе мысов Черемшаного, Елохинского и Котельниковского, находящихся на северо-западном побережье Байкала. В Забайкалье с начала июня по сентябрь 1969 г. систематические наблюдения велись в окрестностях пос. Давша (Баргузинский заповедник) Северо-Байкальского района, маршрутные исследования — в окрестностях пос. Уоян, в пойме р. Верхняя Ангара и в окрестностях пос. Усть-Баргузин Усть-Баргузинского района.

Территория, обследованная нами и С. Г. Гребельским с соавт. [1], относится к таежной зоне.

Верховье Лены отличается суровым климатом. Средняя годовая температура составляет  $-4,4^\circ$ , средняя температура января  $-25^\circ$  в пониженных местах и  $-20^\circ$  в горных районах. Средняя температура воздуха в июле  $+17,4$ — $+18,8^\circ$  (табл. 1). Продолжительность безморозного периода 79—99 дней. Годовое количество осадков 280—450 мм, около 70% из них выпадает в теплый период года (апрель — октябрь). Основная растительность на территории — кедр, ель, пихта, лиственница и сосна.

Таблица 1

Климатические особенности обследованных районов (по многолетним данным)

Пункт	Средняя темп., °С		Сумма температур выше $10^\circ$ С	Колич. осадков за год, мм
	января	июля		
Октябрьский (бассейн р. Чуны)	-19	18,8	1450—1500	350—400
Киренск	-26,9	18,8	1350—1450	370—450
Тарасово	-25,2	17,7	1350—1450	350—450
Качуг	-28,1	17,4	1450—1500	280—360
Давша	-20,8	10,3	1100—1500	450—500

\* По бассейну р. Чуна в тексте приводятся данные С. Г. Гребельского с соавт. [1].



В пойме Лены и ее притоков распространены смешанные древесно-кустарниковые заросли. Всюду многочисленны глубокие старицы.

Баргузинский заповедник занимает прибрежную полосу шириной 45—80 км, длиной около 100 км. Климат суровый. Большое влияние на климат оказывает Байкал. От его термического воздействия лето на побережье прохладное. Средняя годовая температура составляет —4—6°, средняя января около —21°, средняя июля более +10° [6]. Продолжительность безморозного периода 77 дней, годовое количество осадков 450—500 мм. В растительном покрове низменностей преобладают лиственница и сосна, горно-лесного пояса — кедр и пихта.

Для выяснения видового состава, суточной активности и сезонной динамики численности комаров применялся колокол Мончадского (с 5-минутной экспозицией) и 20-минутные сборы эксгаустером. Учеты колоколом и эксгаустером в контрольных пунктах проводились одновременно один раз в 5 дней, в вечерние часы. Круглосуточные учеты (с интервалом через час) велись этими же методами два раза в месяц. Личинки и куколки в водоемах учитывались по принятой методике [7].

Согласно нашим и литературным данным, на обследованной территории обитает 25 видов кровососущих комаров, относящихся к четырем родам (табл. 2).

Род *Anopheles* представлен одним видом — *Anopheles maculipennis* Meig. Взрослые особи этого вида отловлены в помещениях для скота

Таблица 2  
Видовой состав кровососущих комаров в районах Предбайкалья и северного Забайкалья

Наименование видов	Бассейн р. Чуны	Районы верхнего течения Лены			Северо-Байкальский район
		Киренский	Усть-Кутский	Качугский	
<i>Anopheles maculipennis</i> Meig.	+		+		+
<i>Culiseta alaskaensis</i> Ludl.	+		+		+
<i>C. bergrothi</i> Edw.			+		
<i>Aedes caspius dorsalis</i> Meig.	+				+
<i>A. cantans</i> Meig.		+	+	+	+
<i>A. riparius</i> D. K.	+				
<i>A. excrucians</i> Walk.	+	+	+	+	+
<i>A. flavescens</i> Müll.	+		+	+	
<i>A. cyprius</i> Ludl.	+		+	+	+
<i>A. communis</i> Deg.	+	+	+	+	+
<i>A. pionips</i> Dyar	+				
<i>A. punctor</i> Kirby	+	+	+	+	+
<i>A. hexodontus</i> Dyar	+	+	+		+
<i>A. sticticus</i> Meig.	+				
<i>A. nigrinus</i> Eck.	+				
<i>A. dianiaeus</i> H. D. K.	+	+	+	+	+
<i>A. intrudens</i> Dyar	+	+	+	+	+
<i>A. pullatus</i> Coq.	+	+	+	+	+
<i>A. nigripes</i> Zell.	+				
<i>A. impiger</i> Walk.	+	+	+	+	+
<i>A. cataphylla</i> Dyar	+	+	+	+	+
<i>A. leucomelas</i> Meig.	+		+	+	+
<i>A. vexans</i> Meig.	+		+	+	+
<i>A. cinereus</i> Meig.	+		+	+	+
<i>Culex modestus</i> Fic.	+	+	+	+	+
<i>C. territans</i> Walk.	+				+
<i>C. pipiens</i> L.	+				
Всего . . . . .	25	11	18	13	17

д. Тарасово Усть-Кутского района, поселках Уоян, Нижне-Ангарск и Давша Северо-Байкальского района. Численность комаров в помещении довольно низкая — 1—2 экз. Личинки найдены в июле в постоянном водоеме близ пос. Давша. Плотность личинок IV стадии составляла 1—3 экз. на 1 м<sup>2</sup>. Количество анофелогенных водоемов и их общая площадь в верховье Лены и Северо-Байкальском районе весьма ограничены. Очевидно, поэтому повсеместно наблюдалась небольшая численность крылатых комаров.

Из рода *Culiseta* найдены *C. alaskaensis* Ludl. и *C. bergrothi* Edw. *C. alaskaensis* встречается повсеместно. Малочислен. Личинки его обнаружены во второй декаде июля в окрестностях Нижне-Ангарска. Места выплода — небольшие и неглубокие полузатененные и открытые водоемы. Численность личинок составляла 6—12 экз. на 1 м<sup>2</sup>. *C. bergrothi* — редкий вид. Несколько самок поймано в 1966 г. в верховье Лены, в окрестностях д. Тарасово.

Род *Culex* представлен тремя видами: *C. modestus* Fic., *C. territans* Walk. и *C. pipiens* L. Два последних найдены С. Г. Гребельским с соавт. [1] в бассейне р. Чуна (табл. 2). *C. modestus* обнаружен в бассейне Чуны и в Северо-Байкальском районе. В Северо-Байкальском районе встречается единично.

Превалирующее положение среди комаров занимает род *Aedes*, насчитывающий 22 вида. Большая часть видов установлена по личинкам, самкам и самцам. Самым распространенным и массовым из комаров оказался *A. communis*. Так, в Усть-Кутском районе в 1966 г. он составил около 58%, в Качугском в 1965 г. и Северо-Байкальском в 1969 г. — более 42% от общего числа нападающих особей (табл. 3).

Количественное соотношение видов

Таблица 3

Вид	Бассейн р. Чуны, % [1]	Усть-Кутский р-н		Качугский р-н		Северо-Байкальский р-н	
		абс.	%	абс.	%	абс.	%
<i>Culiseta alaskaensis</i> . . . . .		1	0,1	2	0,3	5	0,3
<i>C. bergrothi</i> . . . . .		3	0,3			9	0,5
<i>Aedes caspius dorsalis</i> . . . . .		41	5,1	42	6,0	5	0,3
<i>A. cantans</i> . . . . .	8,56					15	0,8
<i>A. riparius</i> . . . . .	23,3	1	0,1	2	0,3		
<i>A. excrucians</i> . . . . .	0,33	1	0,1	9	1,3		
<i>A. flavescens</i> . . . . .	0,4	1	0,1	10	1,4	1	
<i>A. cyprius</i> . . . . .	7,18	471	57,5	301	42,5	805	42,1
<i>A. communis</i> . . . . .	1,09			95	13,3	641	33,5
<i>A. pionips</i> . . . . .	29,03	32	4,0			10	0,5
<i>A. punctor</i> . . . . .	8,16	2	0,2				
<i>A. hexodontus</i> . . . . .	2,56						
<i>A. sticticus</i> . . . . .	0,69						
<i>A. nigrinus</i> . . . . .	2,56	47	5,7	26	3,7	30	1,6
<i>A. dianiaeus</i> . . . . .	0,11	145	17,8	8	1,1	172	9,0
<i>A. intrudens</i> . . . . .	0,89	40	4,9	24	3,4	12	0,6
<i>A. pullatus</i> . . . . .	0,1					7	0,4
<i>A. nigripes</i> . . . . .	0,3	2	0,2	3	0,4		
<i>A. impiger</i> . . . . .	0,69	23	2,8	106	14,9	1	
<i>A. cataphylla</i> . . . . .	0,4	4	0,5	52	7,4		
<i>A. leucomelas</i> . . . . .	2,46	1	0,1	10	1,4	143	7,5
<i>A. vexans</i> . . . . .	9,83	4	0,5	18	2,6	58	2,9
<i>A. cinereus</i> . . . . .						1	
<i>Culex modestus</i> . . . . .							
Итого . . . . .		819		708		1915	



В бассейне Чуны (окрестности пос. Октябрьского) в 1959—1960 гг. на долю *A. communis* пришлось 7,2%. Однако в начале лета численность его была значительно выше — 27%. Более высокая численность *A. communis* в начальный период лета наблюдалась также в Усть-Кутском, Качугском, Северо-Байкальском районах: соответственно 82, 64, 58%. Местами выплода комаров в верховье Лены и в северной и северо-восточной частях Байкала служат временные, преимущественно лесные водоемы — мелкие небольшие лужи, копанки, кочкарные болота и пр. В бассейне Чуны и в верховье Лены насекомые летают с конца мая и до конца августа, в Баргузинском заповеднике — с начала июня до середины августа. В жаркие солнечные дни комары прячутся преимущественно в тени деревьев, в травяном покрове лесных полян, опушек леса.

Второе место по численности занимает *A. punctor*. В бассейне Чуны на его долю приходится 29% от общего числа нападающих особей, в период наибольшей численности — до 45%. В Северо-Байкальском районе он соответственно составлял 35,5 и 41%. Менее значительную роль среди кровососов *A. punctor* играл в 1966 г. в Усть-Кутском районе, но и там в период массового лета составлял около 12%. В бассейне Чуны *A. punctor* появляется в конце мая, в верховье Лены — в начале и Баргузинском заповеднике — в конце первой декады июня. Лёт заканчивается соответственно в середине сентября и конце августа. Выплаживается совместно с *A. communis*, *A. diantaeus*, *A. intrudens*, *A. cataphylla*, *A. cinereus*.

В бассейне Чуны к массовым видам относится также *A. excrucians* (см. табл. 3), составивший там в 1959—1960 гг. 23% от общего числа нападающих особей. В верховье Лены и в Северо-Байкальском районе на долю этого вида приходится менее одного процента. Низкая численность *A. excrucians* в двух последних регионах объясняется, по-видимому, особенностями рельефа: верховье Лены и реки Северо-Байкальского района — горного ландшафта и имеют довольно ограниченное количество пойменных водоемов — излюбленных мест выплода *A. excrucians*.

На всей обследованной территории кроме указанных выше видов повсеместно найдены *A. intrudens*, *A. cataphylla*, *A. diantaeus*, *A. cantans*, *A. pullatus*, *A. cinereus*, *A. impiger*, *A. intrudens* довольно многочислен в Усть-Кутском (17,8%) и Северо-Байкальском (9,0%) районах, *A. cataphylla* — в Качугском (14,9%). Повсюду найден *A. impiger*, но в небольшом количестве. Этот северный вид в районы южной тайги проник, по-видимому, единично. Лёт *A. intrudens* в Усть-Кутском районе наблюдался с конца третьей декады мая до начала сентября, в Северо-Байкальском — соответственно с начала второй декады июня до середины августа. *A. cataphylla* вылетает одним из первых. В Качугском районе нападение его на человека отмечено в конце мая, последние самки отловлены в середине августа. *A. intrudens* и *A. cataphylla* встречаются в лесу, на лугах, лесных полянах, в кустарнике. *A. cataphylla* чаще заселяет открытые места.

*Aedes flavescens* и *A. cypricus* малочисленны и найдены не повсеместно (см. табл. 2). Возможно, в Киренском районе эти виды и встречаются, но район обследован в маршрутном порядке и собраны только крылатые особи.

*Aedes hexodontus*, по нашим данным, малочислен (см. табл. 3). Однако в сборах С. Г. Гребельского с соавт. [1] по бассейну Чуны он составил более 8%. Самки этого вида очень похожи на самок *A. punctor* и при определении их легко спутать. С достоверностью *A. hexodontus* определяется лишь по личинкам. Очевидно, в данном случае часть

комаров *A. punctor* ошибочно определена как *A. hexodontus*. Об этом свидетельствует и тот факт, что *A. hexodontus* приурочен к Северу, чаще и многочисленней, чем *A. punctor*, встречается в лесотундре и тундре, тогда как район обследования С. Г. Гребельского значительно южнее и там меньше возможностей нахождения вида.

Довольно редко в обследованных регионах встречаются *A. c. dorsalis*, *A. pionips*, *A. sticticus*, *A. nigrinus*, *A. nigripes*, *A. riparius*, из рода *Culex* — *C. pipiens*, *C. territans* и *C. modestus*. На некоторых из них следует остановиться особо.

Виды *A. riparius*, *A. nigrinus*, *A. nigripes* и *A. pionips* для бассейна Чуны приводятся только С. Г. Гребельским с соавторами. Самки *A. riparius*, по данным этих авторов, составляют более 8% от общего числа нападающих особей. В то же время *A. cantans*, взрослые насекомые которого близки по морфологическим признакам к *A. riparius*, в их сводке отсутствует. В верховье же Лены и в прилегающих к бассейну Чуны районах — среднем течении Енисея [8] и нижнем течении р. Маны [9] — этот вид обычен. По-видимому, при определении комаров группы «cantans» С. Г. Гребельским с соавторами была допущена неточность. В 8%, вероятно, входят как комары *A. riparius*, так и *A. cantans*. Надо полагать, что часть комаров, определенных С. Г. Гребельским как *A. nigrinus*, к этому виду отнесена ошибочно. *A. nigrinus* приурочен к более мягким климатическим условиям и у нас встречается в европейской части Союза. *A. nigripes* — арктический вид и возможности нахождения его в средней и южной тайге сомнительны. По внешним признакам самки *A. nigripes* мало отличаются от самок *A. punctor* и *A. hexodontus*, поэтому легко могли быть приняты за один из последних видов.

Комары рода *Culex* в районах обследования малочисленны и возможности их нахождения там ограничены.

Численность комаров родов *Anopheles*, *Culiseta* и *Culex* в обследованных районах довольно низкая, и поэтому графически выразить ее динамику не представляется возможным. В работе приводится сезонный ход численности комаров только рода *Aedes* (см. рисунок) как наиболее богатого в видовом и количественном отношении.

Начало лета насекомых в верхнем течении р. Лены (Качугский и Усть-Кутский районы) отмечается во второй — третьей декадах мая; в бассейне Чуны (окрестности пос. Октябрьского), по данным С. Г. Гребельского с соавт. [1], — в третьей декаде мая. В Северо-Байкальском районе (окрестности пос. Давша) май обычно холодный (табл. 4). В третьей декаде месяца отлавливаются личинки и куколки, взрослые особи появляются в первой декаде июня. Повсюду лёт комаров заканчивается в конце августа — первой половине сентября. Периоды массового лета в различных районах не совпадают и зависят от метеорологических условий года и сроков лета отдельных видов комаров. Так, в окрестностях дер. Козлово Качугского района в 1965 г. массовый лёт комаров продолжался около двух месяцев (см. рисунок, 2). Фоновыми видами на протяжении сезона являлись *A. communis*, *A. cataphylla* и *A. punctor* (см. табл. 3). В конце июня — начале июля

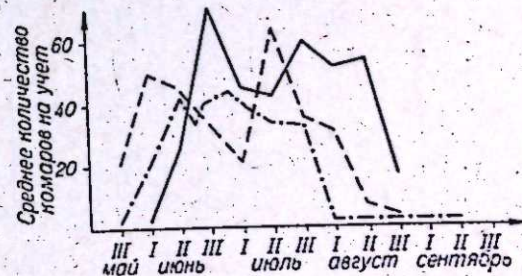


Рис. Сезонный ход численности комаров рода *Aedes* в окрестностях пос. Октябрьского, с. Козлово и пос. Давша.

— пос. Октябрьский, 1959—1960 гг., по данным [1]; — д. Козлово, 1965 г., — пос. Давша, 1969 г.



Таблица 4

Показатели температуры и количества осадков в обследованных районах

Населенный пункт	Показатель	Год	Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь							
			I	II	III	за м-ц	I	II	III	за м-ц	I	II	III	за м-ц	I	II	III	за м-ц				
																			за м-ц	за м-ц	за м-ц	за м-ц
Киренск	Температура	1965	3,8	6,8	11,4	7,5	13,8	14,1	16,0	14,6	14,2	17,4	18,2	16,6	18,2	15,3	12,1	15,1	8,5	5,0	5,0	6,2
	Количество осадков	1965	15,7	5,8	14,2	35,7	14,5	9,1	5,3	28,9	92,6	15,1	161,7	169,4	56,9	18,9	25,9	101,7	7,0	16,8	4,9	28,7
	Температура	1966	4,8	5,2	6,2	5,4	12,9	15,9	12,7	13,9	14,1	14,9	18,5	15,9	18,5	13,5	11,0	14,2	7,2	10,3	10,9	9,5
Тарасово	Количество осадков	1966	27,1	5,9	19,0	52,0	15,3	18,2	26,1	59,6	19,8	0,5	17,2	37,5	23,0	40,8	28,5	92,3	42,9	11,6	2,9	57,4
	Температура	1965	6,2	8,8	13,0	9,5	14,5	15,1	17,5	15,7	14,6	16,6	18,1	16,5	18,0	13,7	11,6	14,3	8,3	5,1	5,6	6,4
	Количество осадков	1965	11,6	2,4	0,6	14,6	24,2	19,5	5,7	49,4	40,2	19,9	21,6	81,7	23,6	93,0	13,4	130,0	2,1	8,9	7,0	10,0
Давша	Температура	1969	0,1	0,1	3,2	1,1	5,9	7,6	8,3	7,3	9,8	11,0	12,2	11,0	12,5	10,8	12,0	11,8	9,8	7,0	10,0	8,9
	Количество осадков	1969	13,0	5,2	11,3	29,7	2,6	24,2	13,6	40,4	44,0	0,9	13,2	58,1	30,4	21,6	4,3	56,3	6,9	16,6	13,3	36,8

наблюдалось максимальное нападение комаров на человека — до 50 особей под колоколом Мончадского. В окрестностях пос. Октябрьского в 1959—1960 гг. массовый лёт насекомых продолжался более двух месяцев. В конце мая доминировали *A. cataphylla*, *A. punctor* и *A. communis*, в июне — *A. punctor*, *A. communis*, *A. cinereus* и *A. excrucians*, в июле — *A. punctor*, *A. excrucians*, *A. riparius* и *A. hexodontus*. В окрестностях пос. Давша, несмотря на поздний вылет комаров, массовый лёт их в 1969 г. продолжался более двух месяцев (см. рисунок, 3). Наиболее многочисленными были *A. communis*, *A. punctor* и *A. intrudens*. Максимальное количество комаров наблюдалось в третьей декаде июня. За 5 мин. под колоколом на человека нападало около 270 особей.

Кривая сезонного хода численности комаров в обследованных нами районах имеет один подъем (рис., 2). Один подъем наблюдался также в районе строительства Красноярской ГЭС Н. К. Шипициной с соавт. [10]. Однако влияние неблагоприятных факторов на лёт насекомых нередко в течение сезона приводит к снижению активности нападения и, следовательно, к образованию пиков. Так, в 1969 г. в окрестностях пос. Давша в первой половине июня прошли сильные дожди с ветром (см. табл. 4) и численность комаров заметно уменьшилась (см. рисунок, 3). В третьей декаде июля при установившихся благоприятных внешних условиях количество нападающих насекомых почти полностью восстановилось. Два подъема численности кровососущих комаров (см. рисунок, 1) отмечает и С. Г. Гребельский для с. Октябрьского. В работе [1] авторы указывают лишь на наличие двухвершинной кривой, но не объясняют образования двух пиков. По-видимому, необходимо, как и в случае пос. Давша, говорить не о подъеме численности комаров (имеется в виду пик в середине июля), а о снижении активности их в конце июня — начале июля за счет неблагоприятных внешних факторов. Необходимо отметить, что при обычных условиях естественного снижения численности комаров в это время в бассейне Чуны не должно быть. Наоборот, может быть незначительный подъем за счет появления комаров второй генерации, либо за счет запоздавшего выплода комаров первой генерации. Таким образом, два пика, отмеченных в окрестностях пос. Давша и с. Октябрьского, на наш взгляд, говорят не о наличии двух генераций, а о временном снижении активности нападения комаров при неблагоприятных условиях, приводящем к образованию пиков.

Суточная активность нападения комаров в верховье Лены и Северо-Байкальском районе характеризуется двухвершинной кривой. Наибольшее количество насекомых в верховье Лены нападает в утренние (с 7 до 10) и вечерние (с 18 до 22) часы. В дневное время нападение сводится к минимуму (0—3 экз. на учет колоколом). В Северо-Байкальском районе из-за сильных частых туманов максимальное нападение комаров утром отмечается с 9 до 11 ч.

## ВЫВОДЫ

1. В западных и северо-восточных районах Прибайкалья обнаружено 25 видов кровососущих комаров, относящихся к четырем родам: *Anopheles*, *Culiseta*, *Aedes*, *Culex*. Наиболее многочислен род *Aedes*, насчитывающий 22 вида. Повсеместно найден *A. communis*.
2. Сезонный ход численности комаров характеризуется одновершинной кривой. Период активности наблюдается с середины мая — начала июня до конца августа — первой половины сентября.

Биологический институт СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
10/1 1972



## ЛИТЕРАТУРА

1. С. Г. Гребельский, Н. И. Офтина, В. Н. Быченкова, Т. Т. Васюкова. В сб. «Борьба с гнусом в среднем Приангарье». Иркутск, 1963.
2. А. В. Гуцевич. Тр. ВМА РККА, 1939, 19.
3. А. В. Гуцевич, при участии П. Е. Грачева, А. Н. Скрынник и Г. С. Первоймайского. Тр. ВМА РККА, 1939, 19.
4. К. В. Бондарчук, А. В. Гольдин. Изв. Забайкальск. фил. географ. об-ва СССР, 1968, IV, вып. 6.
5. Л. И. Артишина. Вопросы мед. географии и курортологии, 1969, вып. 2.
6. А. Г. Банников. По заповедникам Советского Союза. М., «Мысль», 1966.
7. А. С. Мончадский. Летающие кровососущие двукрылые — гнус (способы защиты и методы исследования). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1952.
8. К. Н. Бельтюкова, И. Г. Бей-Биенко, О. Ф. Буянова, Т. С. Детниова, М. С. Рерберг, М. Ф. Шленова. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1958, № 1.
9. Ю. П. Коршунов, Л. П. Кухарчук. В сб. «Вопросы энтомологии». Тр. Гос. заповедника «Столбы», 1969, вып. VII.
10. Н. К. Шипицина, П. С. Детниова, М. Ф. Шленова, К. Н. Бельтюкова, О. Ф. Буянова, И. Г. Бей-Биенко. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1959, 28, № 4.

### P. E. Polyakova, N. P. Glushchenko ON THE FAUNA OF BLOOD-SUCKING MOSQUITOES FROM PRIBAIKALIA AND TRANSBAIKALIA

28 species of blood-sucking mosquitoes bearing on 4 genera: *Anopheles*, *Culiseta*, *Aedes*, *Culex* have been revealed. The genus *Aedes* numbering 22 species is the most numerous one. *A. communis* is the most malicious blood-sucker.

УДК 591.4612

Л. И. БАТЕНКО

### НЕКОТОРЫЕ МОРФОГИСТОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЧЕК ЖЕЛТОЙ И СТЕПНОЙ ПЕСТРУШЕК

Проведено сравнительное исследование почек мышевидных грызунов, обитающих в сухих степях и полупустынях. Найдено, что соотношение зон кора: внешняя зона мозгового вещества: сосочек составляет у степной пеструшки примерно 1:1,5:3, у желтой 1:1:3. У обоих видов пеструшек обнаружено два типа нефронов: длиннопетлистые, начинающиеся от юкстамедуллярных, более крупных клубочков, и короткопетлистые, отходящие от субкапсулярных, более мелких клубочков. В сосочке преобладают тонкие сегменты петель Генле и кровеносные сосуды системы «прямых» сосудов, тесно контактирующие с собирательными трубками. В собирательных трубках на апикальной поверхности выстилающего эпителия выявляются значительные отложения кислых мукополисахаридов, в состав которых входит сиаловая кислота. У желтой пеструшки в тончайших соединительнотканых прослойках внешней зоны мозгового вещества обнаружены скопления кислых мукопротеинов. Количество их значительно возрастает в основании сосочка. В почках степной пеструшки подобные мукопротеины обнаружены лишь в соединительнотканых прослойках основания сосочка. Отмеченные особенности строения почек связываются с экологической адаптацией видов.

Гистологические особенности почек у грызунов различной экологической специализации изучены далеко недостаточно. В доступной нам литературе не удалось найти данных о структуре почек у таких грызу-

нов, как степная и желтая пеструшки. Вместе с тем сравнение морфогистохимических особенностей почек этих животных со структурой почек водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.), с одной стороны, и песчанки (*Meriones*) — с другой, позволило бы уточнить имеющиеся представления об адаптивной перестройке почек в связи с условиями обитания и о структурной организации концентрирующего аппарата почки.

Степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pall, 1773) живет в редкотравных и сухих степях, где защитная роль растительного покрова невелика. Желтая пеструшка (*Lagurus luteus* Everm, 1840) обитает в песчаных пустынях и полупустынях. Оба вида пеструшек роют сложные и глубокие норы, питаются солянками, ковылем, полынью, караганой [1].

В настоящей работе исследовались почки четырех степных и четырех желтых пеструшек, содержавшихся до забоя в условиях вивария. Материал фиксировался 12%-ным формалином, жидкостями Шаффера и Карнуа. Заливка в парафин. Срезы окрашивались методами Маллори, Ван-Гизон, Гомори, азур-эозинном, толудиновым синим (при pH=4,0—6,0), анилиновым синим (на 3%-ной уксусной кислоте), коллоидальной гидроокисью железа по методу Хэйла, метиловым зеленым — пиронином по Браше, ставились PAS-реакция и реакция Фельгена. Для уточнения природы выявляемых соединений использовались текстикулярная гиалуронидаза (10—25 мг% на 0,8%-ном растворе хлористого натрия, 4 ч инкубации при 37°С) и диастаза (1%-ный водный раствор, 1 ч инкубации при 37°С).

Почки желтой пеструшки по величине в три раза больше почек степной пеструшки. Соотношение кора: внешняя зона: внутренняя зона мозгового вещества составляет 1:1,5:3 у желтой пеструшки и 1:1,5:3 у степной пеструшки. Таким образом, внутренняя зона мозгового вещества (сосочек) по своей протяженности в 2—3 раза больше внешней зоны (рис. 1), что значительно отличает почки этих животных от исследованных нами ранее почек ондатры и водяной крысы [2].

В коре обоих видов животных можно выделить юкстамедуллярную полосу, которая отличается от остальной коры формой и морфологией канальцев, а также величиной и плотностью распределения клубочков. У желтой пеструшки диаметр большинства клубочков колеблется от 60 до 80 м, при этом на 0,1 мм<sup>2</sup> коры приходится в среднем 2,7 клубоч-

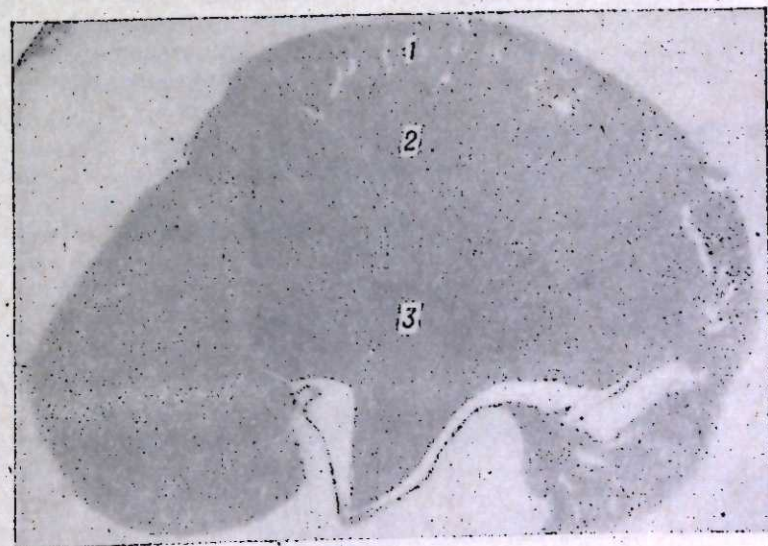


Рис. 1. Продольный срез почек желтой пеструшки. Ув. 10 X.  
1 — кора; 2 — внешняя зона мозгового вещества; 3 — сосочек.



ка. В юкстамедуллярной полосе коры диаметр клубочков составляет 80—110  $\mu$ , на 0,1 мм<sup>2</sup> коры приходится около 1,2 клубочков. У степной пеструшки клубочки более мелкие, что, возможно, связано с меньшими размерами ее почек. Диаметр клубочков колеблется от 30 до 45  $\mu$ , на 0,1 мм<sup>2</sup> коры приходится около 2,8 клубочков. В юкстамедуллярной полосе коры диаметр клубочков равен 45—60  $\mu$ , на то же поле зрения приходится в среднем около 1,8 клубочков. У животных обоих видов среди более мелких клубочков встречаются клубочки со спавшимися сосудистыми петлями. В большинстве своем клубочки отличаются обильным кровенаполнением: широко раскрытые сосуды субкапсулярные щели и форменными элементами крови, отчетливо видны при PAS-реакции, по методу Хэйла, умеренно алциановым синим, при окрашивании толундиновым синим (pH=6,0) дает метакромазию, усиливающуюся при обработке 1%-ной уксусной кислотой. При постановке гиалуронидазного и диастазного контролей результаты окрасок остаются неизменными. Сопоставляя результаты гистохимического анализа, можно предположить в сосудистом клубочке наличие сналоукопротеинов. В наружном листке капсулы выявляются пучки аргирофильных волокон и умеренное количество нейтральных мукопротеинов. В клубочках юкстамедуллярной полосы коры наружный листок капсулы выглядит более толстым.

В проксимальных канальцах отчетливо выделяются извитая и нисходящая (прямая) части, различающиеся по своим морфологическим характеристикам. Прямые проксимальные канальцы встречаются в основном в юкстамедуллярной полосе коры. Клетки канальцев характеризуются крупными ядрами с округлыми ядрышками. У желтой пеструшки ядрышки крупнее, несмотря на то, что размеры ядер у обоих видов примерно одинаковы (рис. 2). Апикальная щеточная кайма клеток составляет 1/4—1/5 их высоты. Апикальные отделы цитоплазмы значительно выбухают в просвет канальцев, тем не менее щеточная кайма сохраняется на всем их протяжении, за исключением случаев отторжения апикальных отделов клеток, которые отличались выраженной базофильней. У степной пеструшки апикальные отделы выбухают слабее, реже наблюдаются процессы отторжения клеток. Базальные отделы клеток у обоих видов имеют характерную палочковидную исчерченность, обусловленную упорядоченным расположением митохондрий.

В нисходящих отделах проксимальных канальцев выстилающий эпителий становится ниже. Чаше видны картины отторжения клеток

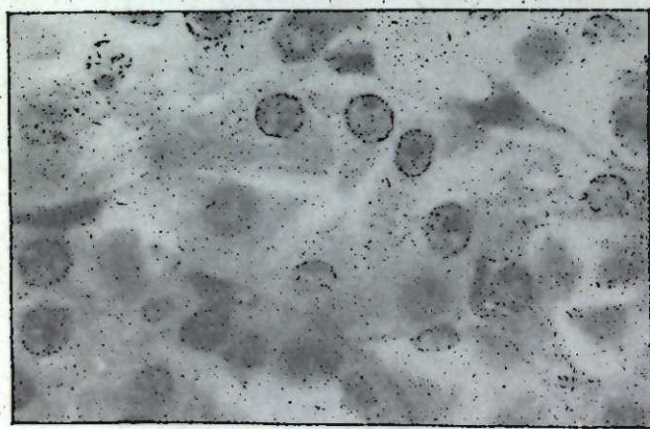


Рис. 2. Проксимальный каналец почки желтой пеструшки. Окраска по методу Ван-Гизон. Ув. 90 $\times$ 4.

или их апикальных отделов. Базальная исчерченность цитоплазмы становится менее отчетливой. Чаше встречается митотическое и amitotическое деление ядер. Щеточная кайма интенсивно окрашивается при PAS-реакции, очень слабо по Хейлу и алциановым синим. Окраска не изменяется при гиалуронидазном и диастазном контролях. В цитоплазме клеток обнаружены мелкие гранулы гликогена и

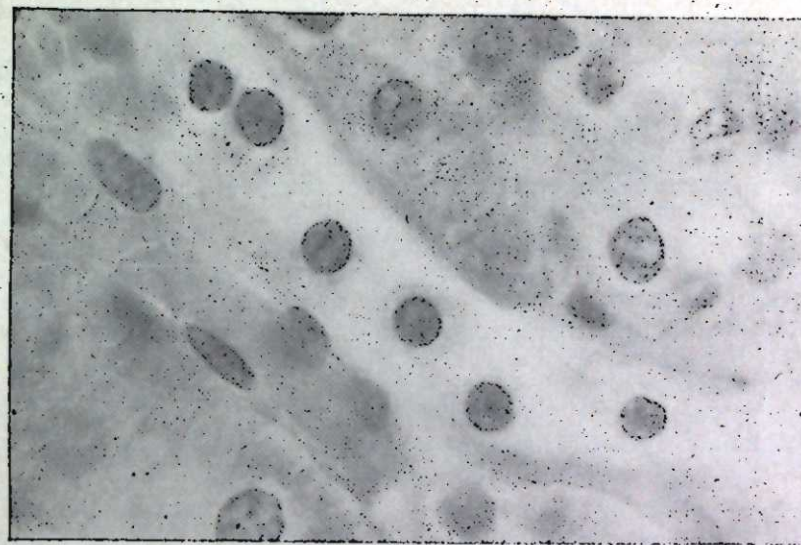


Рис. 3. Восходящий тонкий сегмент петли Генле в почке желтой пеструшки. Окраска по методу Ван-Гизон. Ув. 90 $\times$ 4.

красновато-рыжеватые при PAS-реакции гранулы, которые по своим гистохимическим и тинкториальным свойствам могут быть отнесены к лизосомам. В базальных мембранах канальцев выявляются пучки аргирофильных волокон и умеренное количество PAS-позитивных мукопротеинов, дающих метакромазию при окрашивании толундиновым синим (при pH=6,0).

Тонкие сегменты петель Генле, лежащие во внешней зоне мозгового вещества, выстланы плоскими клетками с круглыми или овальными ядрами, содержащими мелкие глыбки хроматина. Светлая цитоплазма клеток сравнительно бедна органоидами: отмечаются лишь немногочисленные лизосомальные и митохондриальные гранулы. В сосочке, наряду с описанными канальцами, выявляются тонкие сегменты, выстланные значительно более крупными клетками. Прослеживаются постепенные переходы тонких сегментов в толстые участки петли (рис. 3). Уровень перехода тонкого участка петли в толстый у разных нефронов неодинаков. В большинстве нефронов толстые сегменты начинаются в восходящем колене тонкого отдела петли на границе внешней зоны с сосочком. Меньшее число нефронов имеет толстые сегменты, начинающиеся уже на уровне нисходящих отделов петли, лежащих вблизи границы внешней зоны с сосочком. Толстые сегменты выстланы кубическим эпителием с крупными ядрами, хроматин которых собран в рыхлые глыбки. Апикальные отделы цитоплазмы клеток сильно вакуолизированы. В базальных отделах клеток выявляется характерная палочковидная исчерченность. Базальные мембраны петель Генле более тонкие, чем в проксимальных канальцах, и содержат аргирофильные волокна и нейтральные мукопротеины.

В интерстициальной ткани внешней зоны мозгового вещества выявляются значительные количества хэйл-позитивного, алцианофильного материала, количество которого возрастает в участках, прилежащих к сосочку. Метакромазия этого вещества не исчезает после обработки гиалуронидазой. Можно предположить, что в состав мукопротеинового комплекса интерстициальной ткани входят не только гиалуроновая



кислота и хондритинсульфат С, но и соединения типа хондритинсульфата Б или гепарина.

Толстые участки петли Генле переходят в дистальные каналцы на уровне перехода коры во внешнюю зону мозгового вещества. Дистальные каналцы выстланы кубическим эпителием с неразличимыми клеточными границами. Нередко наблюдаются картины митотического и амитотического деления ядер. В начальных отделах каналцев клетки отличаются светлой цитоплазмой, ее апикальные части еще вакуолизированы, но к средней трети наблюдается уменьшение вакуолизации и толщины апикальной цитоплазмы, палочковидная исчерченность цитоплазмы становится более высокой и достигает поверхности клеток. В дистальной части каналцев цитоплазма клеток темнее, в ней выявляются многочисленные базофильные гранулы, более крупные у степной петрушки, и мелкие светлые вакуоли. Апикальные части цитоплазмы клеток узкими языками выступают в просвет каналцев. Базальная исчерченность клеток становится менее отчетливой, что, по-видимому, связано с уменьшением количества митохондрий и их дезориентацией.

У желтых пеструшек в цитоплазме клеток есть мелкие гранулы гликогена. В некоторых клетках дистальных каналцев ядерный хроматин дает позитивное окрашивание при PAS-реакции, при постановке диастазного контроля это окрашивание ядер сохраняется неизменным. При переходе дистальных каналцев в собирательные трубки клетки становятся более темными и узкими, чем в дистальных каналцах, содержат круглые или овальные ядра с плотным ядрышком и мелкими глыбками хроматина. Нередко встречаются митозы. Цитоплазма клеток выглядит гомогенной, ее более светлая апикальная часть сильно выбухает, а в некоторых клетках отшнуровывается в просвет каналца. В участках собирательных трубок, расположенных ближе к границе коры с внешней зоной мозгового вещества, выстилающий эпителий уплощается, картины апокриновой секреции не наблюдаются. Во внешней зоне мозгового вещества собирательные трубки выстланы более крупными, но уплощенными клетками, их ядросодержащие части слегка выбухают в просвет каналцев, четко различимы клеточные границы. В светлой цитоплазме клеток выявляются редкие базофильные гранулы, а на апикальной поверхности клеток видна низкая бахромка из микроворсинок.

На границе с сосочком собирательные трубки выстланы еще более крупными уплощенными клетками со светлой цитоплазмой. Лишь в некоторых ядрах есть ядрышко. Апикальная бахромка более высокая и плотная. В сосочке собирательные трубки становятся шире, выстланы крупными клетками. Их ядра окружены ободком оптически пустого перинуклеарного пространства. В части клеток ядра деформированы. На вершине сосочка эпителий собирательных трубок переходит в цилиндрический эпителий бертиниевых протоков. У степной петрушки бертиниевые протоки выстланы крупными широкими клетками со слегка деформированными ядрами. Цитоплазма их светлая, оптически пустая в околоядерном пространстве. На апикальной поверхности клеток есть высокая плотная бахромка из микроворсинок. У желтой петрушки бертиниевые протоки выстилают узкие цилиндрические клетки, содержащие круглые ядра с ядрышком и мелкими глыбками хроматина. Цитоплазма клеток светлая гомогенная; на их апикальной поверхности выявляется невысокая бахромка из микроворсинок.

На всем протяжении собирательных трубок обнаруживаются внутриканальцевые отложения хэйл-позитивного материала (рис. 4), количество его резко возрастает в зоне сосочка. При гистохимическом анализе этот материал умеренно окрашивается при PAS-реакции, алциановым синим, выявляется на препаратах, окрашенных толуидиновым синим



Рис. 4. Кислые мукополисахариды во внешней зоне мозгового вещества почки желтой пеструшки. Окраска по методу Хэйла. Ув. 20X4.

(при pH=6,0), после обработки их раствором молибденовокислого аммония, дает «скрытую метахромазию», при постановке диастазного и гиалуронидазного контролей материал сохраняется полностью. Можно предположить, что выявляемое на поверхности эпителия вещество представляет мукопротеиновый комплекс, содержащий сиаловую кислоту. В цитоплазме клеток собирательных трубок обнаруживаются гранулы гликогена и лизосомы, у степной петрушки количество гликогена резко нарастает в эпителии собирательных трубок сосочка, особенно много гликогена содержит эпителий бертиниевых протоков. У желтой петрушки в эпителии собирательных трубок гликогена значительно меньше, но в эпителии бертиниевых протоков гликогена так же много, как и у степной петрушки.

Что касается структуры сосочка, то в нем можно выделить три зоны: зону основания, среднюю треть и вершину. В основании сосочка располагаются широкие собирательные трубки с уплощенным эпителием, многочисленные тонкие сегменты петель Генле и густая сеть «прямых сосудов». В межканальцевых промежутках выявляются тонкие прослойки соединительной ткани, в которой обнаруживаются группы специализированных интерстициальных клеток, содержащих светлые веретеновидные ядра, ориентированные перпендикулярно продольной оси сосочка. При гистохимическом анализе в интерстициальной ткани сосочка обнаруживаются значительные скопления мукопротеинов, в состав которых входит гиалуроновая кислота, хондритинсульфат С и соединения типа хондритинсульфата Б или гепарина (рис. 5). В средней трети сосочка просветы собирательных трубок становятся шире, эпителий их слегка уплощен. Тонкие сегменты петель Генле и сосуды встречаются несколько реже. В тонких прослойках соединительной ткани значительно меньше специализированных интерстициальных клеток. Кислые мукопротеины гистохимически не выявляются. В зоне вершины сосочка лежат бертиниевые протоки, тонкие сегменты петель Генле и кровеносные сосуды сравнительно немногочисленны. В тонких соединительнотканых прослойках обнаруживаются редкие интерстициальные клетки, кислые мукопротеины гистохимически не выявляются.

Таким образом, обнаружены особенности в строении почек степной и желтой пеструшек: наличие двух типов нефронов (короткопетли-





Рис. 5. Кислые мукополисахариды в основании сосочка почки степной пеструшки. Окраска по методу Хэйла. Ув. 10×4.

стых, начинающихся от мелких субкапсулярных клубочков, и длиннопет-  
листых, отходящих от более крупных юкстамедуллярных клубочков);  
тонкая полоса внешней зоны мозгового вещества; наличие длинного  
сосочка и длинных петель Генле; наличие в интерстициальной ткани  
мозгового вещества кислых мукопротеинов, содержащих гиалуроновую  
кислоту; значительное число специализированных интерстициальных  
клеток в соединительнотканых прослойках сосочка — могут рассматри-  
ваться как проявление адаптации этих видов грызунов к условиям обита-  
ния, близким к условиям аридной зоны.

Институт физиологии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
5/VII 1971

#### ЛИТЕРАТУРА

1. А. Г. Банников. Определитель млекопитающих Монгольской Народной Респуб-  
лики. 1953.
2. Л. И. Батенко. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1972, № 5, вып. 1.

L. I. Batenko

#### ON SOME MORPHOHISTOCHEMICAL PECULIARITIES OF THE KIDNEYS OF LAGURUS LAGURUS PALL. AND LAGURUS LUTEUS EVERS

A comparative study was carried out of the kidneys of the mouse-like rodents, which inhabit in the dry steppes and semideserts. It was found that the ratio cortex: outer medulla: papilla amounts approximately to 1:1,5:3 for *Lagurus lagurus* and 1:1:3 for *L. luteus*. Two nephron types have been determined in both species of *Lagurus*: long-loop nephrons which begin from the larger juxtamedullary glomerules, and short-loop nephrons which start from the smaller subcapsular glomerules. Thin Henle's loops and blood vessels of the «vasa recta» system closely contacted with the collecting ductules prevail in the papilla. Considerable deposits of acid mucopolysaccharides containing sialic acid are determined

on the apical surface of the collecting ductules epithelium. Acid mucoproteins are observed in the interstitial tissue of the outer medulla of the outer medulla of the *Lagurus luteus*. Their content is greatly increased in the base of the papilla. As for *L. lagurus*, similar mucoproteins have only been determined in the interstitial tissue of the papilla base. The mentioned structural features of the kidneys are associated with the ecological specialization of these two species.

Г. Б. ЛИВЧАК

#### МАТЕРИАЛЫ К СРАВНИТЕЛЬНОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ДЫХАНИЯ ТКАНЕЙ И ОРГАНОВ ГРЫЗУНОВ

Исследовано тканевое дыхание гомогенатов тканей печени, почек, сердца, головного мозга и скелетной мускулатуры 9 видов грызунов по методу Варбурга. Обнаружены различия в интенсивности тканевого дыхания, относительном весе и удельном дыхании органов разных видов грызунов. Мелкие по размерам тела виды отличаются от более крупных высокой интенсивностью тканевого дыхания печени, почек, сердца и скелетной мускулатуры, высоким относительным весом и удельным дыханием органов на 1 г веса животных. Удельное дыхание печени, почек и сердца в расчете на 1 см<sup>2</sup> поверхности тела не зависит от веса животных. Обнаруживается связь между уровнем тканевого и удельного дыхания органов грызунов и экологическими особенностями видов. Интенсивность тканевого дыхания мозга разных видов грызунов характеризуется близкими цифрами и не зависит от веса тела и экологических особенностей видов.

Вопрос о специфике тканевого дыхания разных видов животных в настоящее время остается дискуссионным. Значительное количество работ свидетельствует о существовании различий в интенсивности дыхания тканей *in vitro* у мелких и крупных животных [1—8], о зависимости интенсивности тканевого дыхания от систематического положения [3—6] и экологической специализации [9—11] видов. Однако имеющиеся сведения носят отрывочный характер и нуждаются в уточнении.

Объектом настоящего исследования послужили белая крыса — *Rattus norvegicus* Berk., большая песчанка — *Rhombomys opimus* Licht., монгольская песчанка — *Meriones unguiculatus* Milne-Edw., золотистый хомячок — *Mesocricetus auratus* Wath., джунгарский хомячок — *Phodopus sungorus* Pall., желтая пеструшка — *Lagurus luteus* Eversm., степная пеструшка — *Lagurus lagurus* Pall., общественная полевка — *Microtus socialis* Pall. и узкочерепная полевка — *Microtus gregalis* Pall., представленная двумя подвидами: *M. g. gregalis* Pall и *M. g. dolguschini* Afan.

Хомячки, песчанки и полевки относятся к семейству *Cricetidae* отряда грызунов и представляют собой экологически резко различные группы животных [12]. Все они, за исключением золотистого хомячка, были отловлены из природных популяций и разводились в виварии в течение нескольких поколений.

Все исследования проводились в течение одного сезона (зима). Температура содержания животных 17—19°. Хомячки в этих условиях были активны на протяжении всего зимнего периода. Рацион полевок и песчанок — хлеб, овес, сено и морковь; хомячки дополнительно получали творог, а крысы — кашу, мясо и молоко. Исследовались половозрелые животные, всего 69 грызунов.

Животных забивали в гильотине при температуре их содержания, без предварительного лишения пищи. Потребление кислорода определяли по методу Варбурга в гомогенатах печени, почек, сердца, головного мозга и мышц (трапециевидная мышца и прямая мышца бедра), выделявшихся в растворе 0,25 M сахарозы и 0,1 M NaF. Температура инкубации 37°, газовая фаза — воздух. Инкубационная жидкость, добавлявшаяся в количестве 2 мл на 1 мл гомогената (100 мг ткани), содержала 40 мкM K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>, 200 мкM KCl, 10 мкM MgCl<sub>2</sub>, 35 мкM глюкозы и 40 мкM янтарной кислоты, pH=7,4 [9]. Помимо интенсивности тканевого дыхания органов (в мкл O<sub>2</sub> на 100 мг сырой ткани в час), учитывали вес органов и на основе этого рассчитывали удельное дыхание органов:

$$\frac{Q_{O_2} \text{ органа (мкл O}_2 \cdot \text{ч)}}{\text{вес тела (г)}} \quad \text{и} \quad \frac{Q_{O_2} \text{ органа (мкл O}_2 \cdot \text{ч)}}{\text{поверхность тела (см}^2\text{)}}$$



Поверхность рассчитывали по формуле Мэя:  $S = K \cdot W^{2/3}$ . Коэффициент  $K$  для полевок и хомячков принимали равным 9, для крыс и песчанок 9,1 [13]. Критерий достоверности 0,05.

Результаты исследований представлены в табл. 1, 2. Как видно из табл. 1, у сравниваемых видов грызунов обнаруживаются значительные различия в интенсивности тканевого дыхания печени, почек, сердца и скелетной мускулатуры, но при этом они характеризуются сходной интенсивностью тканевого дыхания головного мозга.

В наибольшей степени различия между видами обнаруживаются в скелетной мускулатуре и печени ( $C_v = 35,3$  и  $18,8$ ). В сердце и почках различия выражены менее значительно ( $C_v = 10,0$  и  $8,4$ ), хотя также статистически достоверны.

Различия в интенсивности тканевого дыхания обнаруживаются при сравнении как далеких, так и близких в систематическом отношении видов. Песчанки резко отличаются от остальных грызунов пониженной интенсивностью тканевого дыхания печени. При этом оба вида песчанок характеризуются сходным уровнем тканевого дыхания всех внутренних органов и скелетной мускулатуры, и различия между ними выявляются лишь в интенсивности тканевого дыхания мозга.

Среди полевок сходный уровень тканевого дыхания обнаруживается в группе мелких полевок (степная пеструшка, общественная и узкочерепная полевка), характеризующихся высокой интенсивностью дыхания внутренних органов. Более крупная по весу желтая пеструшка отличается от них низкой интенсивностью дыхания внутренних органов. Такого же рода различия обнаруживаются между значительно отличающимися по весу джунгарским и золотистым хомячками.

Как видно из табл. 2, сравниваемые виды грызунов характеризуются значительными различиями в относительном весе органов. В печени эти различия выражены примерно в той же степени, что и по интенсивности тканевого дыхания, в почках, сердце и мозге значительно превышают последние. В ряде случаев обнаруживается определенное соответ-

ствие между относительными размерами органов и интенсивностью их тканевого дыхания. Так оба вида песчанок отличаются низким относительным весом печени и пониженной интенсивностью ее тканевого дыхания, а мелкие по размерам виды (джунгарский хомячок, степная пеструшка, общественная и узкочерепная полевки) — высоким относительным весом всех внутренних органов и повышенной интенсивностью тканевого дыхания печени, почек и сердца. Однако такого рода соответствия наблюдается далеко не во всех случаях.

Результаты расчета удельного дыхания органов (табл. 3, 4) показали, что сравниваемые виды грызунов значительно различаются по удельному дыханию органов в расчете на единицу массы тела животного. Вариации в удельном дыхании печени, почек и сердца у разных видов выражены более значительно, чем в интенсивности их тканевого дыхания и относительном весе, а в мозге — соответственно изменчивости его относительного веса. Наиболее низкий уровень удельного дыхания органов из всех сравниваемых видов обнаружен у большой песчанки, наиболее высокий — у мелких хомячков и полевок.

В табл. 4 показано удельное дыхание органов грызунов в расчете на единицу поверхности тела животного. Все сравниваемые виды полевок и хомячки характеризуются близким уровнем удельного дыхания органов на  $1 \text{ см}^2$  поверхности тела. Песчанки отличаются от них более низким, а крысы — более высоким удельным дыханием органов. Различия между мелкими и крупными полевками и хомячками в печени, почках и сердце не выявляются.

Из приведенных материалов следует, что сравниваемые виды грызунов в сходных условиях содержания характеризуются рядом особенностей тканевого и органного метаболизма. Различия обнаруживаются как между систематически далекими, так и между систематически близкими, но отличающимися по размерам тела видами. При этом выявляется вполне определенная зависимость между размерами тела животных

Интенсивность тканевого дыхания

Вид	Вес, г	Пол	n	Печень		Почки			
				M ± m	P	M ± m	P		
Крыса белая	180	♂♂	5	266,0 ± 11,1	0,001	349,0 ± 13,4	0,05		
Песчанки	196 230	♂♂♀	9	176,4 ± 7,7	—	315,1 ± 8,7	—		
				68,2	♂♂♀	6	176,2 ± 26,9	—	302,8 ± 8,2
Хомячки	131 33,4	♂♂	8	200,0 ± 4,6	0,001	275,6 ± 3,8	0,001		
				6		258,3 ± 4,9		323,2 ± 4,9	0,001
Полевки	83,3 21,8	♀♀	4	246,7 ± 5,9	0,001	290,7 ± 5,6	0,001		
				8		308,0 ± 8,0		352,1 ± 5,1	—
Полевки	25,7 32,5 23,2	♂♂	6	277,0 ± 13,2	—	349,0 ± 16,3	—		
				4		278,9 ± 15,3		337,8 ± 15,3	—
				13		314,1 ± 8,3		325,6 ± 5,8	—
M				250,1		322,2			
C <sub>v</sub> , %				18,8		8,4			

Примечание. Во всех таблицах прочерк (—) означает, что различия не достоверны.

Таблица 1

органы грызунов (мкл O<sub>2</sub>/100 мг·ч)

Сердце	Мышца бедра		Мышца шеи		Мозг	
	M ± m	P	M ± m	P	M ± m	P
—	—	—	81,3 ± 10,4	—	—	—
—	—	—	82,2 ± 3,0	—	147,3 ± 6,7	0,05
326,7 ± 19,4	—	—	91,2 ± 3,5	—	166,7 ± 3,3	
311,5 ± 5,3	0,001	0,001	—	0,05	—	—
267,4 ± 4,9	0,001	0,001	108,8 ± 5,8	0,001	162,4 ± 2,7	—
350,7 ± 10,3	0,01	0,05	173,7 ± 2,9	0,05	168,5 ± 4,5	—
—	—	—	138,5 ± 13,8	0,001	165,0 ± 5,7	—
314,0 ± 9,4	0,001	0,05	206,6 ± 4,5	—	160,0 ± 1,8	—
366,6 ± 7,5	—	0,001	—	—	—	—
—	—	—	—	—	150,9 ± 12,1	—
366,4 ± 12,6	—	—	138,3 ± 6,1	—	153,9 ± 7,9	—
354,1 ± 13,6	—	—	137,7 ± 7,3	—	—	—
—	—	—	—	0,001	—	—
364,2 ± 11,5	—	—	157,1 ± 7,6	—	170,4 ± 7,9	—
—	—	—	—	—	—	—
335,8	—	—	145,2	—	132,7	—
10,0	—	—	27,2	—	35,3	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	159,6	—
—	—	—	—	—	4,6	—



Относительный вес органов (мг/г веса тела)

Вид	Вес, г	Пол	n	Печень		Почки		Сердце		Мозг	
				M±m	P	M±m	P	M±m	P	M±m	P
Крыса белая	180	♂♂	5	43,2±3,0	0,05	6,6±0,39	0,01	—	—	—	—
Песчанки	196 230	♂♂♀♀	6 3	33,3±3,2	—	4,7±0,31	0,05	2,23±0,17	0,01	6,4±0,88	0,001
Хомячки	131	♂♂	8	37,8±1,0	0,01	6,8±0,25	0,001	3,7±0,07	0,01	7,3±0,55	0,001
Полевки	33,4	♂♂	6	44,6±1,9	0,05	10,6±0,67	—	4,4±0,22	—	18,3±0,93	0,01
Пеструшки	83,3	♀♀	4	36,9±2,4	0,05	8,4±1,69	—	3,62±0,3	0,001	14,5±0,75	0,01
Хомячки	21,8	♂♂	8	45,6±2,8	—	11,3±0,43	—	6,16±0,21	0,001	18,3±0,93	0,01
Полевки	25,7	♂♂	6	47,1±5,1	—	12,3±0,8	—	4,48±0,13	—	18,3±0,93	0,01
Полевки	32,5	♂♂	4	50,9±6,2	—	11,7±0,4	—	4,67±0,36	—	14,9±0,75	0,01
Полевки	23,2	♂♂	13	38,7±2,0	—	10,6±0,42	—	4,8±0,22	—	15,3±0,82	—
M				41,0		9,85		4,18		12,6	
C <sub>v</sub> , %				15,3		31,2		25,9		32,9	

C<sub>v</sub>, %Удельное дыхание органов (мкл O<sub>2</sub>/г веса тела·ч)

Вид	Вес, г	n	Печень		Почки		Сердце		Мозг	
			M±m	P	M±m	P	M±m	P	M±m	P
Крыса белая	180	5	114, ±12,01	0,01	23,1±1,64	0,001	—	—	—	—
Песчанки	196 230	6 3	64,5±4,81	—	14,7±0,82	—	6,8±1,05	0,01	9,4±1,6	0,001
Хомячки	131	8	75,3±2,52	0,001	18,8±0,81	0,001	10,0±0,29	0,001	11,9±0,99	0,001
Полевки	33,4	6	115,7±7,5	0,01	34,3±2,65	—	17,5±1,25	0,05	23,3±1,31	0,001
Полевки	83,3	4	90,7±4,14	0,001	38,6±1,61	—	16,4±0,66	0,001	27,9±3,26	—
Полевки	21,8	6	139,5±5,48	—	42,7±2,81	—	17,5±1,25	0,001	25,6±1,37	—
Полевки	25,7	6	129,2±7,77	—	42,7±2,81	—	14,1	0,001	20,2	—
Полевки	32,5	4	149,7±15,16	—	39,5±4,32	—	33,0	—	32,7	—
M			106,0		29,2		14,1		20,2	
C <sub>v</sub> , %			30,6		30,5		33,0		32,7	

C<sub>v</sub>, %



Удельное дыхание органов (мкл O<sub>2</sub>/см<sup>2</sup> поверхности тела·ч)

Вид	Вес, г	n	Печень		Почки		Сердце		Мозг	
			M±m	P	M±m	P	M±m	P	M±m	P
Крыса белая	180	5	70,7±1,09	0,001	14,3±0,73	0,001	—	—	—	—
	196	6	40,5±3,8	0,05	9,4±0,5	0,05	4,9±0,61	—	6,4±0,99	0,01
	230 68,2	3 6	27,2±3,93	0,01	7,8±0,45	—	5,1±0,44	—	10,8±0,68	0,001
Песчанки	131	8	42,4±1,6	—	10,5±1,43	—	5,6±0,22	—	6,6±0,43	0,05
	33,4	6	41,3±2,75	—	12,3±0,92	—	5,6±0,29	—	8,3±0,4	—
Хомячки	83	4	43,8±1,96	—	12,0±2,59	—	5,5±0,59	—	6,8±0,53	—
	21,8	6	43,6±1,89	—	12,0±0,48	0,05	6,8±0,35	0,01	7,2±0,37	—
Полевки	25,7	6	42,4±2,97	—	13,9±0,73	—	5,4±0,21	—	9,0±0,95	—
	32,5	4	53,1±6,14	0,05	14,1±2,01	—	5,6±0,34	—	7,9±0,76	—
серы по- левки	23,2	13	38,2±2,22	—	10,9±0,54	—	5,5±0,41	—	7,9±0,33	—
M			44,3		11,69		5,58		7,86	
C <sub>v</sub> , %			26,8		19,0		10,7		20,4	

и их тканевыми характеристиками. Интенсивность тканевого дыхания печени, почек, сердца и скелетной мускулатуры, относительные размеры органов и удельное дыхание органов на 1 г веса тела у мелких видов выше, чем у крупных.

В группе хомячков и полевок эта зависимость нарушается лишь в отношении мышц бедра. У песчанок зависимость между весом тела и тканевыми характеристиками выражена слабее. Оба вида характеризуются низкой интенсивностью тканевого дыхания скелетной мускулатуры, низким уровнем удельного дыхания внутренних органов, а в условиях *in vivo* пониженным уровнем основного обмена. По мнению А. Д. Слонима, низкий уровень основного обмена песчанок является одним из механизмов их адаптации к условиям жаркого климата пустынь [13]. Как видно из материалов настоящей работы, в основе этих адаптаций лежат изменения тканевого и органического метаболизма песчанок. Эти изменения обнаруживаются в условиях разведения животных в виварии и свидетельствуют о стойкой наследственной закреплённости физиологической характеристики видов.

Очевидно, что давление факторов среды в определении физиологических свойств песчанок перекрывает значение весовых различий. В результате этого втрое меньшая по размерам монгольская песчанка характеризуется столь же низкой интенсивностью тканевого дыхания печени и скелетной мускулатуры, как и большая. Такая унификация, вероятно, является следствием сходного образа жизни этих видов, и, очевидно, необходима для достижения определенного оптимума их жизнедеятельности. Отклонения удельного дыхания органов у других видов, вероятно, также являются адаптивными. Что касается белой крысы, то она скорее может рассматриваться как животное, утратившее свои адаптивные свойства в результате длительного разведения в лабораторных условиях.

Адаптивные особенности метаболизма органов грызунов обнаруживаются по всем исследованным признакам. Однако наиболее ярко они выступают при рассмотрении удельного дыхания органов в расчете на 1 см<sup>2</sup> поверхности тела животных. В этом случае сглаживаются определяемые весом различия и в силу этого более четко выступают иного рода отклонения.

В разных органах адаптивные изменения тканевого метаболизма выражены в различной степени: они хорошо обнаруживаются в печени, почках, сердце и скелетной мускулатуре и не выражены в мозге. Отсутствие изменчивости тканевого дыхания мозга у разных видов грызунов на фоне значительного его изменения в других органах свидетельствует о важности сохранения определенного уровня тканевого метаболизма мозга в узких границах оптимальных условий его работоспособности.

#### ВЫВОДЫ

1. Обнаружены значительные различия в интенсивности тканевого дыхания, относительном весе и удельном дыхании органов разных видов грызунов. Мелкие по размерам тела виды отличаются от более крупных высокой интенсивностью тканевого дыхания печени, почек, сердца и скелетной мускулатуры, высоким относительным весом и удельным дыханием органов на 1 г веса тела животных.

Удельное дыхание печени, почек и сердца в расчете на 1 см<sup>2</sup> поверхности тела у разных видов грызунов характеризуется близкими цифрами и не зависит от веса тела животных.



2. Обнаруживается связь между уровнем тканевого и удельного дыхания органов грызунов и экологическими особенностями видов.

3. Интенсивность тканевого дыхания мозга разных видов грызунов характеризуется близкими цифрами и не зависит от веса тела и экологических особенностей видов.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск.

Поступила в редакцию  
8/X 1971

#### ЛИТЕРАТУРА

1. M. Kleiber. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., 1941, 48, п. 2.
2. F. M. Weymouth, J. Field, M. Kleiber. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., 1942, 49, п. 3.
3. H. A. Krebs. Biochim. Biophys. Acta, 1950, 4.
4. H. Aebi, P. Ebnöter. Biochem. Z., 1956, 328.
5. A. Locker. Pflüg. Arch. Ges. Physiol., 1959, 268.
6. A. Locker. Naturwiss., 1961, 48, п. 2.
7. R. Jusiak. Acta Theriol., 1969, 14.
8. Г. Б. Ливчак. Матер. XI съезда Всес. физ. об-ва, т. 2. Л., 1970.
9. Л. А. Исаакян, А. Р. Макарова, А. И. Щеглова. В сб. «Сравнительная и возрастная физиология». Л., «Наука», 1968.
10. Г. Б. Ливчак. В сб. «Теплообразование и терморегуляция организма». Киев, 1971.
11. Г. Б. Ливчак. В сб. «Физиологические механизмы адаптации животных к условиям засушливой и аридной зон». Новосибирск, «Наука», 1959.
12. И. М. Громов, А. А. Гуреев, Г. А. Новиков, И. И. Соколов, П. П. Стрелков, К. К. Чапский. Млекопитающие фауны СССР, т. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
13. А. Д. Слоним. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.

G. B. Livchak

#### ON THE COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF TISSUE AND ORGAN RESPIRATION IN RODENTS

The tissue respiration of the homogenates of the liver, kidneys, heart, brain and skeletal musculature tissues has been studied by the method of Warburg in 9 speci of rodents.

Some differences were observed in tissue respiration rate, relative weight and specific respiration of the organs of different speci. Small rodents have a higher tissue respiration rate in the liver, kidneys, hear and skeletal muscles, higher relative weight and specific respiration of the organs per 1 g of animal weight as compared with the larger rodents. The specific respiration of the liver, kidneys and heart per 1 cm<sup>2</sup> of body surface does not depend on animal weight. The tissue respiration rate of the brain of different speci of rodents is characterized by close values and does not depend on body weight and ecological features of speci.

М. А. НЕСТОРОВИЧ, Н. И. ПОПОВА

#### СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И ГИСТОХИМИЯ ОБОНЯТЕЛЬНОЙ ВЫСТИЛКИ НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ РЫБ

Показано, что строение собственно обонятельного эпителия морских рыб такое же, как и у пресноводных рыб.

У некоторых видов морских рыб обнаружены не известные ранее секреторные элементы, которые отнесены к секреторным клеткам третьего типа. Распределение белка, липидов и полисахаридов в обонятельной выстилке морских и пресноводных рыб имеет общие закономерности.

Изучение органа обоняния у позвоночных привлекает внимание исследователей в связи с решением вопроса о механизме восприятия запаха. Некоторые стороны этой проблемы до сих пор остаются спорными. Не ясны причины адаптации обонятельного анализатора к длительному раздражению. Остается загадочной способность рецепторов реагировать на ничтожные концентрации пахучих веществ в окружающей среде. Это может быть связано с недостаточной изученностью морфологии и гистофизиологии периферического отдела обонятельного анализатора, где происходят все тонкие сдвиги в структурах, ответственных за избирательность и чувствительность рецептора.

В результате сделанных ранее гистологических, гистохимических и электронно-микроскопических работ [1—10] показано, что обонятельный эпителий позвоночных (млекопитающих, амфибий и пресноводных рыб) имеет общий план строения. Эпителий обонятельной выстилки образован обонятельными, опорными и базальными клетками. Обонятельные клетки представляют собой биполярные нейроны с короткими дендритами, выходящими на поверхность эпителия, и длинными аксонами, идущими в обонятельную луковицу. Дендриты оканчиваются булавами с обонятельными волосками на конце. Опорные клетки отделяют рецепторные друг от друга. Базальные клетки подстилают опорные и ольфакторные клетки и лежат на базальной мембране.

При гистологическом, гистохимическом и электронно-микроскопическом исследовании [4, 11—13] в обонятельном эпителии пресноводных рыб были обнаружены секреторные клетки двух типов, которые вместе с опорными участвуют в образовании слоя слизи, покрывающей поверхность выстилки и служащей защитой эпителия от мацерации и средой для растворения пахучих веществ.

В ряде работ описано распределение отдельных ферментов и белково-полисахаридных комплексов в обонятельном эпителии рыб, обитающих в реках и пресных озерах [9, 12, 14—17]. Морфология и гистохимия обонятельной выстилки морских рыб в доступных источниках не описаны.

В задачу настоящего исследования входило изучение морфогистохимических особенностей клеточных элементов периферического отдела обонятельного рецептора 11 видов морских рыб в сравнительном аспекте.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В настоящей работе изучалось морфологическое строение и гистохимия обонятельного эпителия представителей четырех отрядов морских рыб: окунеобразных, трескообразных, камбалообразных и сельдеобразных, выловленных в заливе Петра Великого в Японском море.



Из окунеобразных были взяты представители трех семейств — терпуг и морской ленок (сем. *Hexagrammidae*), морской бычок (сем. *Myoxocephalus*) и морская собачка (сем. *Blennidae*); из трескообразных — треска, навага и минтай (сем. *Gadidae*); из камбалообразных — камбала желтополосая, японская и палтусовидная (сем. *Pleuronectidae*); из сельдеобразных — тихоокеанская сельдь (сем. *Clupeidae*).

Обонятельная розетка забиралась от взрослых свежееотловленных особей. Кусочки фиксировались в 10%-ном нейтральном формалине и в формалин-кобальт-кальциевой смеси по Мак-Манусу. После парафиновой проводки готовились срезы толщиной 5–6 м. Для морфологического исследования они окрашивались эозин-гематоксилином Эрлиха по обычной прописи.

Для оценки химического состава секретирующих клеточных элементов обонятельной выстилки использовались следующие гистохимические методы. Общий белок выявлялся с помощью реакции тетразониевого сочетания, для определения липидов применялась окраска суданом черным «В» по Мак-Манусу. Идентификация полисахаридов проводилась с помощью окраски реактивом Шифф — периодная кислота, метода Хейла, окраски толундиновым синим при pH=4,6 и альциановым синим. PAS-реакция, реакция по методу Хейла и окраска толундиновым синим сопровождалась соответствующими ферментативными контролями. Результаты оценивались под микроскопом визуально.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анатомическое строение периферической части органа обоняния морских рыб такое же, как и у пресноводных. Орган обоняния лежит в парных углублениях головы впереди глаз и представлен складчатыми соединительнотканными розетками. Складки розетки покрыты многослойным эпителием, образующим собственно обонятельную выстилку. Снаружи орган обоняния прикрыт эпидермальной крышкой с вводным передним и выводным задним отверстиями.

В общем плане микроскопической организации обонятельной выстилки значительной разницы между морскими и пресноводными рыбами, земноводными и наземными животными не обнаружено. Отличия, которые нам удалось заметить, касаются исключительно строения обонятельной розетки (величина и количество первичных складок) у отдельных видов, а также количества и качества секреторных клеток.

Среди секреторных элементов обонятельной выстилки пресноводных рыб, как было показано ранее [12, 17], выявляются клетки двух типов, которые обнаружены и у большинства изученных нами морских рыб — трескообразных, камбалообразных, а также морского ленка, минтая и морского налима (морской собачки). Секреторные клетки, обнаруженные на вершинах и боковых поверхностях первичных складок, при окраске эозин-гематоксилином Эрлиха обнаруживают базофильное смещенное в дистальный отдел ядро и крупнозернистую светлую цитоплазму (рис. 1, а), эти клетки чрезвычайно богаты нейтральными и кислыми полисахаридами (рис. 2), а при окраске суданом черным «В» и в реакции тетразониевого сочетания остаются негативными (рис. 1, б). Они идентичны бокаловидным секреторным клеткам первого типа пресноводных рыб [12; 17].

На боковых поверхностях первичных складок и в углублениях между ними строго в зоне апикальных отделов опорных клеток видны относительно небольшие клетки с контрастным ядром, гомогенной эозинфильной цитоплазмой (рис. 3), которая хорошо окрашивается суданом и в реакции тетразониевого сочетания, но не содержит полисахаридов. Обнаруженные клетки по аналогии с такими же образованиями у пресноводных рыб [12, 17] отнесены нами к секреторным элементам второго типа.

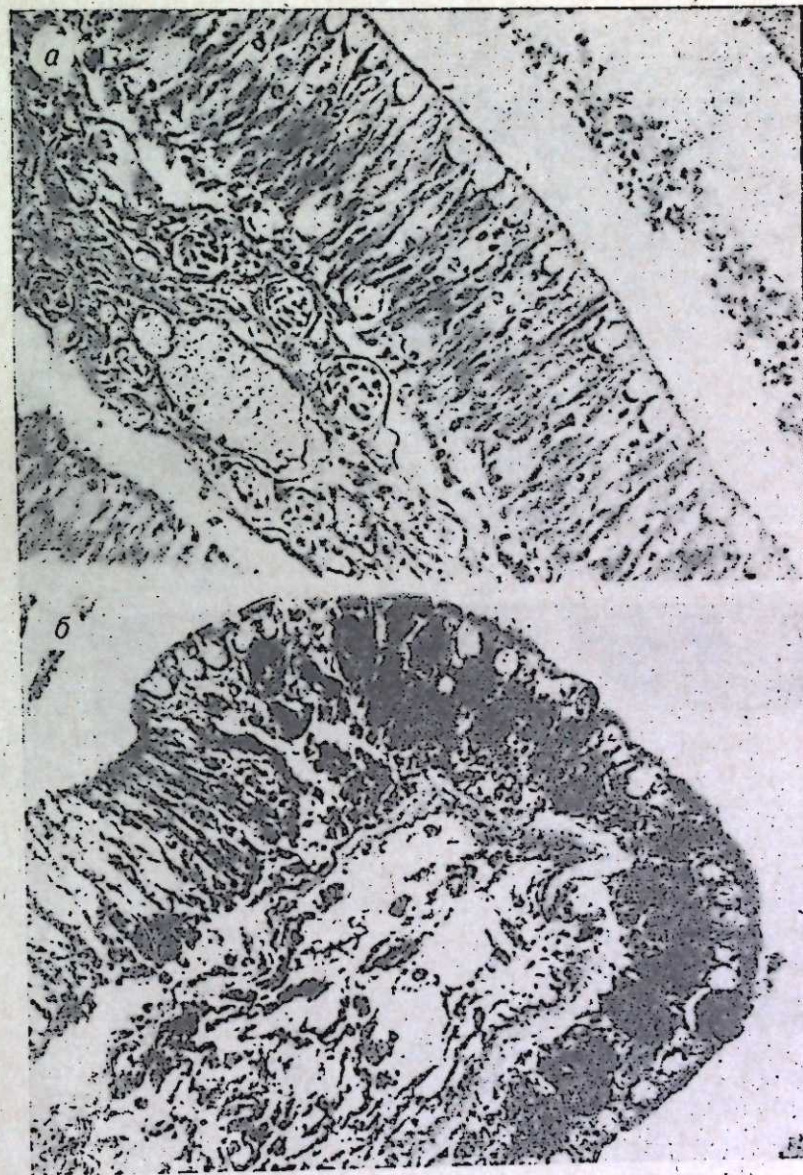


Рис. 1. Обонятельный эпителий терпуга.

а) Окраска эозин-гематоксилином Эрлиха. Секреторные клетки первого типа. Ок. 8, об. 24. б) Окраска суданом черным «В». Позитивно окрашены крупнозернистые секреторные клетки третьего типа. Над ними негативные секреторные клетки первого типа. Ок. 8, об. 24.

У терпуга и сельди имеются типичные секреторные клетки первого типа (рис. 1, а). Секреторных клеток, которые относятся ко второму типу, обнаружить не удалось. На вершинах складок у этих рыб непосредственно над базальными расположены необычные клетки, по своим размерам превосходящие все остальные клеточные элементы выстилки. Они имеют небольшое рыхлое с неясными границами ядро, смещенное в дистальный отдел клетки. Их крупнозернистая цитоплазма богата белками и липидами (рис. 1, б) и совсем не содержит полисахаридов. В литературе мы не нашли описания клеток обонятельного эпителия позво-



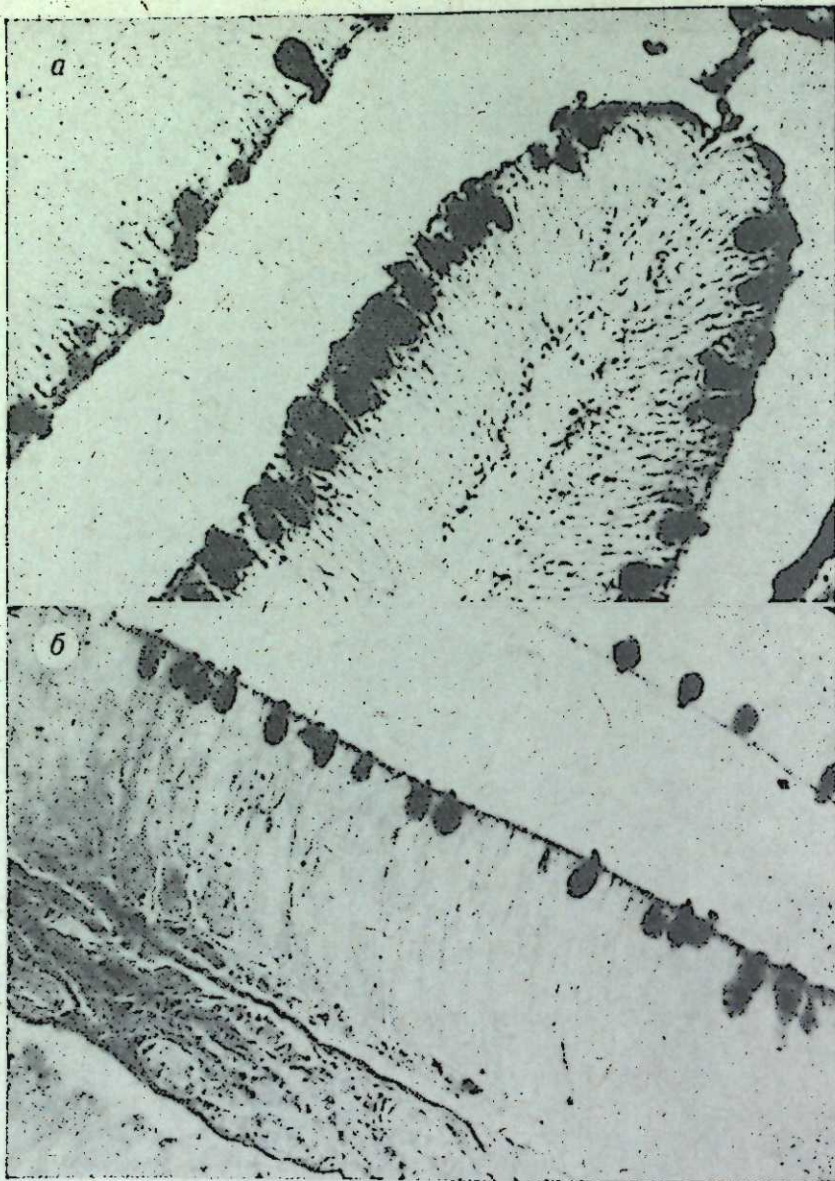


Рис. 2. Обонятельный эпителий.

а) Камбалы желтополосой. Окраска по методу Хейла. Секреторные клетки первого типа. Ок. 8, об. 24. б) Терпуга. Окраска Шифф — периодной кислотой. Секреторные клетки первого типа. Ок. 8, об. 24.

ночных, подобных этим. Условно мы отнесли их к секреторным клеткам третьего типа.

В обонятельном эпителии морского бычка обнаружены секреторные клетки второго и третьего типов. Секреторные клетки первого типа отсутствуют. Интересно отметить, что в толще обонятельного эпителия бычка встречаются полые образования, выстланные кубическим однослойным эпителием и имеющие выход на поверхность (рис. 4, а). Некоторые из этих образований содержат внутри своих полостей довольно большое количество аморфной слизи, слабо воспринимающей применявшиеся нами красители. Структуры эти чрезвычайно напоминают боуменовы

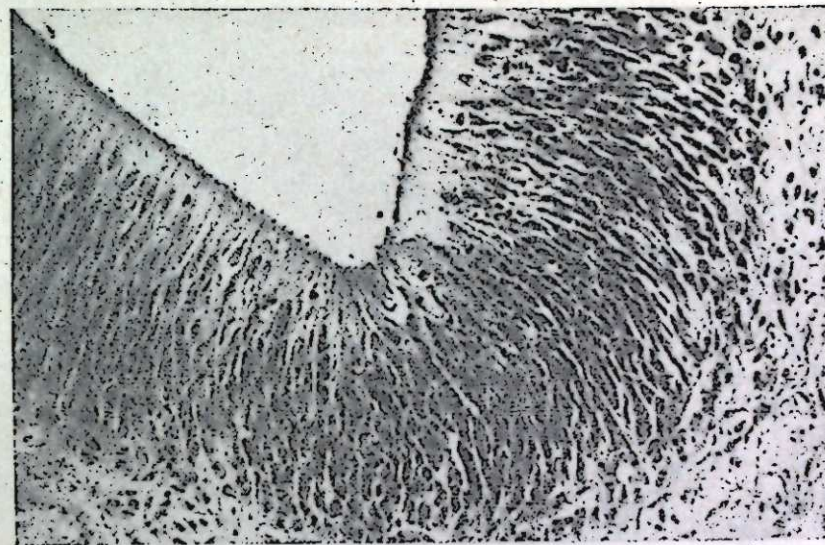


Рис. 3. Обонятельный эпителий морской собачки.

Окраска толуидиновым синим, рН=4,6. Секреторные клетки второго типа. Ок. 8, об. 24.

железы обонятельной выстилки земноводных. Наличие подобных железистых образований в обонятельной выстилке рыб не было описано ранее.

Ольфакторные клетки у всех изученных нами морских рыб располагаются в углублениях первичных складок. По направлению к вершинам складок количество их заметно уменьшается. На вершинах складок ольфакторные клетки отсутствуют. По морфологическому строению ольфакторные и опорные клетки морских рыб не отличаются от подобных клеток пресноводных рыб. В гистохимическом отношении ольфакторные клетки, как и у пресноводных рыб, богаты протеинами и липидами, в то время как цитоплазма опорных клеток содержит в основном полисахариды. Распределение полисахаридов в опорных и ольфакторных клетках совпадает с распределением общего белка и липидов, как и у представителей других групп животных [8, 11, 14, 17]. Это позволяет предположить, что полисахариды здесь представлены скорее всего в комплексе с белками и липидами.

Цитоплазма опорных клеток морских рыб, обонятельный эпителий которых относительно беден секреторными элементами (морской бычок, морская собачка, навага), содержит значительно большие количества нейтральных и кислых полисахаридов (рис. 4, б). По-видимому, у этих морских рыб опорные элементы принимают более активное участие в выработке секрета. У остальных видов морских рыб с большим количеством секреторных клеток (камбалообразные, терпуг, морской ленок, треска, минтай, сельдь) опорные клетки относительно бедны полисахаридами (рис. 2, б).

В базальных клетках цитоплазма бедна какими-либо включениями, которые можно выявить примененными нами методами, а базальная мембрана содержит вещества, близкие, по-видимому, к гликопротеинам. Слой слизи на поверхности выстилки дает положительную реакцию на все исследованные нами вещества, содержащиеся в секреторных и в цитоплазме опорных клеток, и в гистохимическом отношении сходен у всех изученных морских и пресноводных рыб [17].





Рис. 4. Обонятельный эпителий бычка.

а) Окраска суданом черным «В». Простая трубчатая железа. Ок. 8, об. 24.  
 б) Окраска по методу Хейла. Позитивно окрашены мелкие гранулы в опорных клетках. Ок. 8, об. 24.

#### ВЫВОДЫ

1. Организация собственно обонятельного эпителия изученных морских рыб имеет тот же план строения, что и у пресноводных рыб, а также у земноводных и наземных животных.
2. У некоторых видов морских рыб обнаружены не известные ранее секреторные клетки, которые условно отнесены к секреторным клеткам третьего типа.
3. Для обонятельной выстилки всех изученных морских рыб характерно наличие только двух типов секреторных клеток: либо первого и второго, либо первого и третьего, либо второго и третьего.

4. У морского бычка выявлены секреторные образования, очень напоминающие боуеновы железы обонятельной выстилки земноводных.
5. Распределение белка, липидов и полисахаридов в обонятельной выстилке морских и пресноводных рыб имеет общие закономерности.

Институт цитологии и генетики  
 СО АН СССР,  
 Новосибирск  
 Институт биологии моря  
 Дальневосточного научного центра  
 АН СССР,  
 Владивосток

Поступила в редакцию  
 20/XI 1971

#### ЛИТЕРАТУРА

1. А. С. Догель. Тр. общества естествоиспытателей при Казанском университете, 1886, 16, стр. 3.
2. А. Погожева. Arch. f. mikr. Anat., 1888, 31, S. 1.
3. Д. К. Третьяков. Органы чувств морской миноги. Одесса, 1916.
4. Я. А. Винников, Л. К. Титова. Морфология органа обоняния. М., 1957.
5. Н. В. Бодрова. Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1960, 3/6; 248.
6. Н. В. Бодрова. В кн. «Бионика», М., «Наука», 1965, стр. 132.
7. H. Brettschneider. Nat. Anz., 1958, 105, № 10, S. 194.
8. А. А. Бронштейн. Цитология, 1960, 2, 2, 194.
9. А. А. Бронштейн. Сравнительное гистохимическое исследование органа обоняния позвоночных. Автор. дисс. Л., 1963.
10. А. А. Бронштейн. В сб. «Первичные процессы в рецепторных элементах органов чувств». Изд-во АН СССР, 1966, стр. 68.
11. Н. И. Попова. Гистохимия полисахаридов обонятельной выстилки в нормальных и экспериментальных условиях. Автореф. дисс. Новосибирск, 1968.
12. Н. И. Попова. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1971, № 10, вып. 2.
13. Е. Е. Филюшина. Тонкое строение обонятельного эпителия некоторых видов рыб. Автореф. дисс. Новосибирск, 1971.
14. А. А. Бронштейн. Архив анатомии, гистол., эмбриол., 1965, 48, 4, 106.
15. В. С. Гомазкова. В сб. «Материалы по биологии и гидробиологии волжских водохранилищ». М., Изд-во АН СССР, 1963, стр. 99.
16. Н. И. Попова. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1966, № 12, вып. 3, 137.
17. Н. И. Попова. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1971, № 15, вып. 3.

N. A. Nestorovich, N. I. Popova

#### COMPARATIVE MORPHOLOGY AND HISTOCHEMISTRY OF THE OLFACATORY EPITHELIUM OF SOME SEA FISHES

The construction of olfactory epithelium proper of the sea fishes was shown to be similar to that of the fresh-water fishes.  
 Previously unknown secretory elements have been determined in some species of the sea fishes which have been attributed to the secretory cells of the third type.  
 Distribution of the protein, lipids and polysaccharides in olfactory epithelium of the sea and freshwater fishes has common regularities.



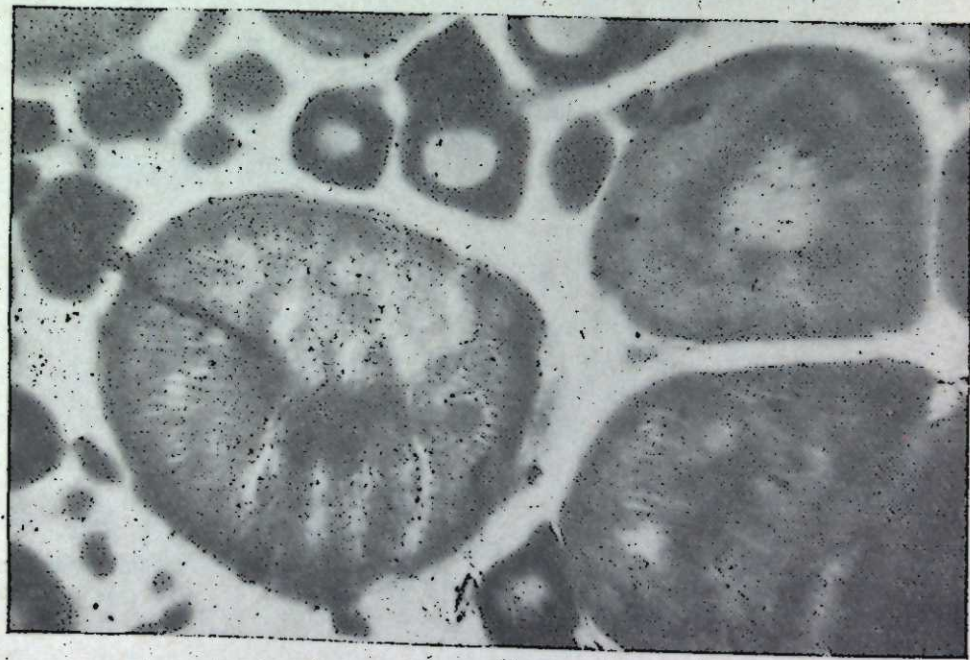
## ПОЛОВОЙ ЦИКЛ, НЕРЕСТ И ПЛОДОВИТОСТЬ КАРАСЕЙ СТЕПНЫХ ОЗЕР ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В Западной Сибири караси серебристый и золотистый выметывают только одну порцию икры, хотя в их половых железах содержится четыре генерации овоцитов. Это приспособление к сложным условиям озер Западной Сибири. Плодовитость карасей невысока, золотистый карась более плодовит, чем серебристый, зато последний лучше растет и обладает большей выживаемостью.

Для озер степной зоны Западной Сибири и Северного Казахстана характерны чередование обводненности и усыхания, частые заморы. А. И. Горюнова [1] и другие исследователи справедливо считают, что эти особенности накладывают отпечаток на фауну водоемов. В этой связи интересно было провести изучение размножения наиболее адаптированных к экстремальным условиям рыб — карасей золотистого и серебристого.

Материал для данной работы собирался в 1966—1971 гг. на озерах Кусган и Кротовая Ляга системы р. Карасук (Новосибирской области), расположенных на территории опытного участка интенсивного озерного хозяйства лаборатории биоценологии Биологического института СО АН СССР. Определялись стадии зрелости половых желез у карасей, индивидуальная абсолютная плодовитость рыб в III—IV и IV стадиях зрелости счетно-весовым методом, возраст по чешуе. На плодовитость исследовано 657 яичников. Гистологическому анализу подвергались гонады половозрелых карасей — серебристого 84 экземпляра, золотистого 138 экземпляров. Использовалась общепринятая гистологическая методика.

Приспособленность карасей к экстремальным условиям озер Западной Сибири проявляется прежде всего в переходе от многопорционного икрометания (южные районы РСФСР, Украина и Молдавия) к двух-



кратному в благоприятные годы (1966) и даже к единовременному (1971). Потенциально же караси озер Западной Сибири способны в одно лето метать икру многократно, о чем говорит наличие в яичниках половозрелых самок трех-четырех генераций овоцитов. I и II стадии зрелости яичника встречаются только у неполовозрелых особей.

Основная масса половой железы в конце II стадии представлена овоцитами в фазе однослойного фолликула размерами от 120 до 180 мк в диаметре, в среднем 142 мк. Появление в овоцитах желтка и переход в период большого роста у большинства самок карасей обоих видов наблюдаются в трехлетнем возрасте. К началу нереста в яичниках половозрелых самок преобладают овоциты фазы E (диаметр 520—700 мк, в среднем 600 мк), которые имеют сформировавшееся микропиле и смещенное к нему ядро, видны овоциты младших генераций ( $D_1$ ,  $D_2$ ), которые предназначены для вымета в том же сезоне. Однако развитие их и переход в фазу E возможны в Сибири лишь в годы с относительно длительным вегетационным периодом — таким был 1966 г. (см. рисунок). В холодное лето 1971 г. овоциты D (второй порции) задержались в росте до следующего сезона. Длительность стадий зрелости карасей: I — 3 мес., II — 24 мес., III — 6 мес., IV — 7 мес., переход IV стадии в V происходит в течение 1—2 суток. После нереста переход VI—III стадий в IV происходит под действием низкой температуры, которая, по мнению Н. Л. Гербильского [2] и В. А. Мейена [3], стимулирует процессы желткообразования.

### ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ, ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ, НЕРЕСТ КАРАСЕЙ

Самцы золотистого карася созревают в возрасте 2+. Серебристый карась представлен только самками (однополая гиногенетическая популяция). Самки обоих видов впервые нерестуют в возрасте 3+, основной процент нерестующих самок составляют особи 5+.

Соотношение самок и самцов у золотистого карася в различные годы варьирует, в среднем оставаясь близким к нормальному 1:1. В 1966 г. нерестовая популяция карасей состояла из восьми возрастных групп (от 2+ до 9+). Зимой 1966/67 г. в результате сильного замора произошла гибель старших возрастных групп карасей и других видов рыб. Нерестовые популяции 1967—1971 гг. состояли в основном из пяти возрастов (от 2+ до 6+), особи старше 6 лет встречались редко.

По наблюдениям за шестилетний период (1966—1971), нерест карасей начинается в третьей декаде июня при температуре воды 18—20° и длится около месяца. В связи с поздней весной исключением был 1971 г., когда икромет начался во второй половине июля и закончился к началу августа. Фенологически икрометание карасей совпадает с началом зеленения тростника. Крупные экземпляры того и другого карася появляются в районе тростниковых зарослей, что совпадает с переходом стадии зрелости яичника и семенника из IV в V. Икрометание происходит в тихую погоду с вечера до рассвета. Икра откладывается на подводные части растительности (роголистник, рдест). Нами было обнаружено на нерестилищах до 12 кладок на 1 м<sup>2</sup> и в каждой 800—1200 икринок. Эмбрионы золотистого карася при температуре 20—22° развиваются 8 суток. Опыты по определению вероятных участков размножения гиногенетических самок серебристого карася (икра оплодотворялась спермой золотистого карася, сазана, голяна) показали, что эмбрионы могут развиваться при той же температуре воды быстрее — за 4—7 суток.



## ПЛОДОВИТОСТЬ

Нами установлено, что наибольшая плодовитость у самок карасей наблюдается в возрасте 5+. В этом возрасте рыбы в массе имеют и наибольший вес. Таким образом, наш материал подтверждает указание Б. Г. Иоганзена [4] на прямолинейную связь между весом рыбы и ее плодовитостью. Пределы колебаний абсолютной плодовитости у карасей каждого вида в озерах Карасукской системы довольно велики: у золотистого 1506—67 535 икринок, у серебристого 2340—54 280. Более низкая плодовитость серебристого карася сбалансирована его лучшей выживаемостью. Это подтверждается более высоким темпом роста серебристого карася (табл. 1) и большей численностью данного вида.

Таблица 1  
Плодовитость карасей озера Кустан, 1971 г.

Возраст	Колич. экз.	Серебристый карась			Колич. экз.	Золотистый карась		
		длина тела, мм	вес, г	абс. плод.		длина тела, мм	вес, г	абс. плод.
3+	36	130—140	60—80	4569	101	100—120	40—50	5440
4+	49	140—155	85—110	20408	91	115—135	55—85	23270
5+	44	155—170	105—155	27358	79	135—150	85—110	45564
Средний	—	—	—	19912	—	—	—	36647

Примечание. Подсчитывались овоциты фаз большого роста, т. е. готовые быть выметанными в один нерестовый сезон.

Сходные данные приводит Г. М. Кривошеков [5]. По наличию кормовых ресурсов озера Северной Кулунды относятся к высококормным. Величина плодовитости рыб определяется условиями их обитания [6]. По плодовитости серебристый карась озер Северной Кулунды превосходит карася из озер Тасей и Иван системы оз. Байкал [7], но уступает карасю из оз. Белого Свердловской области [8] (табл. 2).

Видимо, несмотря на высокие кормовые ресурсы, длительная зима и короткий вегетационный период ограничивают скорость роста, а в связи с этим и плодовитость карасей Северной Кулунды. Изменение абсолютной плодовитости карасей в разные годы показано в табл. 3.

Таблица 2

Сравнительная плодовитость карасей Северной Кулунды, района оз. Байкал и Свердловской области

Возраст	Свердловск. обл.		Северн. Кулунда		Район оз. Байкал			
	абс. плод. оз. Белое	колич. экз.	абс. плод. оз. Кустан	колич. экз.	абс. плод. оз. Тасей	колич. экз.	абс. плод. оз. Иван	колич. экз.
3+	44400	30	4569	36	—	—	6495	6
4+	65900	29	20408	49	4864	13	11200	10
5+	103000	6	27358	44	6075	18	26148	17

Таблица 3

Динамика плодовитости карасей Северной Кулунды для рыб одного возраста (5+)

Водоем	Год	Золотист. карась		Серебр. карась	
		колич. экз.	абс. плод.	колич. экз.	абс. плод.
Кустан	1966	28	10 545	26	6395
	1967	25	40 000	31	17431
Кротовая Ляга, Кустан	1969	40	43 382	36	19119
	1971	39	45 564	44	27358

Из табл. 3 видно, что с 1966 по 1971 г. плодовитость обоих видов карасей ежегодно повышалась, достигнув в 1971 г. наибольших показателей. Несомненно, изменение плодовитости обусловлено целым комплексом факторов. По нашему мнению, искусственное повышение уровня исследуемых озер путем зарегулирования стока р. Карасук, начиная с весны 1969 г., содействовало повышению кормовых ресурсов в этих озерах, созданию благоприятных условий зимования, а в конечном счете повышению плодовитости рыб.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
11/IV 1972

## ЛИТЕРАТУРА

1. А. И. Горюнова. Вопр. ихтиол., 1962, 2, вып. 4 (25).
2. Н. Л. Гербицкий. Бюлл. эксперим. биол. и мед., 1937, III, вып. 2.
3. В. А. Мейен. Изв. АН СССР, сер. биол., 1944, № 2.
4. Б. Г. Иоганзен. Вопр. ихтиол., 1955, вып. 3.
5. Г. М. Кривошеков. Тр. Барабинского ВНИОРХ, 1953, VI, вып. 2.
6. Г. В. Никольский. В кн. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». М., Изд-во АН СССР, 1953.
7. Г. Л. Карасев. Изв. БГНИИ, 1965, XVIII, вып. 1—2.
8. А. И. Ревнивых. Тр. Уральского отд. ВНИОРХ, 1949, IV.

## M. V. Wolguin, V. M. Anchutin SEX CYCLE, SPAWING AND FERTILITY OF WESTSIBERIAN CRUCIANS IN THE STEPPE LAKES

The westsiberian golden and silver crucians make only one portion of the spawn in spite of having four generations of ovules in their ovary. It is an adaptation of crucians to the complex conditions in the westsiberian lakes. Fertility of crucians is not high. The golden crucians have higher fertility than silver one, but silver crucians grow and survive better.

УДК 612.882.5+615.7

А. С. САРАТИКОВ, Н. Н. САМОЙЛОВ

## ВЛИЯНИЕ СОЛЕЙ ЛИТИЯ НА СОДЕРЖАНИЕ ЛИТИЯ, КАЛИЯ И НАТРИЯ В МОЗГУ ЖИВОТНЫХ

В острых и хронических опытах на кроликах, белых мышах и крысах с помощью метода фотометрии пламени исследовали влияние хлорида и карбоната лития на распределение  $Li^+$  в мозгу, а также его влияние на содержание  $Na^+$  и  $K^+$ . Установлена зависимость накопления  $Li^+$  в ткани мозга от способа введения препарата, характера аниона и вида животного. Подтверждено различное содержание  $Li^+$  в структурах головного мозга и его элективное накопление в гипофизе. Куммуляция  $Li^+$  в мозгу зависит от дозы препарата, продолжительности курса введения, анионного компонента соли и вида животных. Не выявлено однотипной корреляции между концентрацией  $Li^+$  в мозгу и содержанием в нем  $K^+$  и  $Na^+$ .



Содержание электролитов ( $M \pm m$ , мг%) в головном мозгу животных после однократного введения солей лития (среднее из 5—15 наблюдений)

Время, ч	Хлорид лития <sup>1</sup>				Карбонат лития				Хлорид лития		Белая крыса	
	Морская свинка		Белая мышь		Белая мышь		Белая мышь		под кожу		внутрибрюшинно	
	230 (1/3)*	400 (1/3)	400 (1/2)	320 (1/2)	1200 (1)	245 (2/5)	245 (1/2)	300 (2/9)	300 (8/9)	под кожу	внутрибрюшинно	
Исходный фон	0,34 ± 0,02	0,34 ± 0,03	0,34 ± 0,03	0,34 ± 0,03	0,34 ± 0,03	0,34 ± 0,03	0,34 ± 0,03	0,37 ± 0,01	0,37 ± 0,01	—	—	
1	1,06 ± 0,08	1,06 ± 0,10	0,67 ± 0,04	0,69 ± 0,08	1,47 ± 0,18	0,45 ± 0,03	0,69 ± 0,07	0,62 ± 0,02	0,62 ± 0,02	—	—	
3	1,02 ± 0,03	1,06 ± 0,08	0,78 ± 0,07	0,54 ± 0,04	1,48 ± 0,08	0,66 ± 0,03	0,78 ± 0,05	0,55 ± 0,04	0,55 ± 0,04	1,89 ± 0,13	1,89 ± 0,13	
6	1,02 ± 0,03	1,15 ± 0,10	0,84 ± 0,05	0,70 ± 0,05	1,75 ± 0,18	1,00 ± 0,03	0,94 ± 0,05	0,65 ± 0,04	0,65 ± 0,04	2,15 ± 0,18	2,15 ± 0,18	
12	—	1,08 ± 0,16	0,66 ± 0,03	0,71 ± 0,06	1,81 ± 0,13	0,70 ± 0,04	0,93 ± 0,04	0,71 ± 0,08	0,71 ± 0,08	—	—	
24	0,96 ± 0,08	0,96 ± 0,10	0,67 ± 0,05	0,55 ± 0,02	2,11 ± 0,12	0,66 ± 0,04	0,75 ± 0,05	0,48 ± 0,04	0,48 ± 0,04	3,61 ± 0,19	3,61 ± 0,19	
Исходный фон	126 ± 2,0	109 ± 2,0	109 ± 2,0	109 ± 2,0	109 ± 2,0	109 ± 2,0	109 ± 2,0	115 ± 1,1	115 ± 1,1	—	—	
1	123 ± 3,0*	108 ± 1,9*	102 ± 2,8	105 ± 2,0*	115 ± 2,3	101 ± 3,5	107 ± 2,1*	121 ± 2,3	121 ± 2,3	—	—	
3	108 ± 2,6	118 ± 1,6	106 ± 4,9	104 ± 4,4*	100 ± 2,6	105 ± 3,5	103 ± 2,8*	112 ± 4,5*	112 ± 4,5*	113 ± 3,0*	113 ± 3,0*	
6	118 ± 4,7*	109 ± 1,7*	114 ± 3,2	107 ± 2,0*	113 ± 6,0*	117 ± 2,4	103 ± 2,0*	105 ± 2,4	105 ± 2,4	104 ± 3,2	104 ± 3,2	
12	—	113 ± 5,2*	104 ± 1,6	108 ± 2,1*	105 ± 1,4*	102 ± 2,8	105 ± 2,0*	112 ± 3,2*	112 ± 3,2*	—	—	
24	116 ± 7,1*	109 ± 3,5*	117 ± 3,7*	113 ± 3,8*	106 ± 1,5*	110 ± 4,0*	104 ± 1,6*	122 ± 3,5*	122 ± 3,5*	104 ± 4,0	104 ± 4,0	
Исходный фон	363 ± 4,7	378 ± 4,4	378 ± 4,4	378 ± 4,4	378 ± 4,4	378 ± 4,4	378 ± 4,4	377 ± 4,0	377 ± 4,0	—	—	
1	369 ± 8,1*	390 ± 5,5*	383 ± 7,1*	388 ± 6,6*	387 ± 4,4*	387 ± 3,6*	401 ± 10,1	382 ± 8,8*	382 ± 8,8*	—	—	
3	385 ± 7,1	401 ± 8,3	389 ± 7,1*	388 ± 13,1*	336 ± 8,5	390 ± 8,9*	384 ± 10,7*	384 ± 10,7*	384 ± 10,7*	388 ± 9,4*	388 ± 9,4*	
6	373 ± 9,4*	400 ± 5,4	400 ± 5,4	381 ± 3,6*	375 ± 6,1*	419 ± 13,0*	393 ± 6,5	374 ± 12,4*	374 ± 12,4*	362 ± 7,0*	362 ± 7,0*	
12	—	367 ± 14,3*	432 ± 14,5*	405 ± 8,9	391 ± 7,2*	393 ± 7,1*	410 ± 9,4	383 ± 12,0*	383 ± 12,0*	—	—	
24	383 ± 18,8*	372 ± 5,9*	381 ± 9,5*	429 ± 9,4	408 ± 6,3	406 ± 16,0*	396 ± 8,3	357 ± 10,6*	357 ± 10,6*	394 ± 4,2	394 ± 4,2	

\* Различие с исходным фоном статистически достоверно ( $P < 0,05$ ), за исключением серии опытов, отмеченных \*.  
 \* В 400 мг хлорида лития и 245 мг карбоната лития содержится одинаковое количество элементарного лития.  
 \* В этой графе приведены дозы в мг/кг. В скобках Д<sub>50</sub>.

Антиманиакальное действие лития связывают с его влиянием на обмен электролитов [1—4]. Эта гипотеза в значительной степени базируется на исследованиях электролитного баланса при аффективных расстройствах. Показано, что при депрессиях наблюдается задержка натрия, в маниакальных состояниях его выведение из организма увеличивается; обмен калия при этом существенно не меняется [5]. Лечение литием сопровождается повышением экскреции калия и особенно натрия. Поскольку ион натрия играет определенную роль в обмене катехоламинов, допускают, что литий опосредованно (через натрий) влияет на обмен катехоламинов [6]. Проведенные в плане проверки этой гипотезы экспериментальные исследования распределения в мозгу лития, калия и натрия [7, 8] не дали однозначных результатов, что в какой-то степени могло быть вызвано разными условиями постановки опытов.

В острых и хронических экспериментах на различных видах животных нами изучено накопление и распределение лития в мозгу, а также его влияние на содержание натрия и калия.

Опыты проведены на половозрелых 426 белых мышам, 113 белых крысах, 24 кроликах и 30 морских свинок. В острых опытах хлорид лития вводили: мышам в желудок через зонд (400 и 1200 мг/кг), подкожно (400 мг/кг) и внутрибрюшинно (320 мг/кг); крысам внутрибрюшинно (200 и 800 мг/кг); кроликам внутривенно (100, 200 и 490 мг/кг); морским свинок внутрибрюшинно (230 мг/кг). В хронических наблюдениях хлорид лития вводили один раз в сутки крысам внутрибрюшинно (100 и 200 мг/кг); кроликам внутривенно (200 мг/кг); мышам внутрибрюшинно (320 мг/кг), в желудок (400 мг/кг) и подкожно (280 мг/кг). Карбонат лития в дозе 245 мг/кг вводили мышам в острых опытах в желудок и подкожно, в хронических — только в желудок. Контрольные животные (26 мышей, 20 крыс, 12 кроликов, 10 морских свинок) тем же путем получали соответствующий объем бидистиллированной воды. Животных деже капитировали в различные сроки после одно- или многократных введений соли лития.

Содержание лития, натрия и калия в затылочно-теменной области мозга мышам, крыс и морских свинок, а у кроликов в 13 структурах центральной нервной системы (мезенцефалический отдел, мозолистое тело, хвостовое ядро, таламус, гипокамп, внутренняя капсула, кора затылочно-теменной области, мозжечок, продолговатый мозг, гипоталамус, гипофиз, миндалярное ядро, спинной мозг) и в крови определяли методом фотометрии пламени [9—11] на пламенном фотометре модели ПФМ с чувствительностью (мг/л/дел.): литий — 0,005, натрий — 0,01, калий — 0,07. Ткани после минерализации разводили в соотношении 1 : 100.

Как видно из табл. 1 однократное введение хлорида или карбоната лития подопытным животным в дозе 200—1200 мг/кг (1/4—1 Д<sub>50</sub>) сопровождается накоплением Li<sup>+</sup> в мозгу. Независимо от способа введения солей лития (через рот, подкожно, внутрибрюшинно) уже через час в ткани мозга наблюдается значительное увеличение содержания Li<sup>+</sup>, которое либо стабильно сохраняется в течение 24 ч наблюдения (при введении 200—400 мг/кг), либо прогрессивно нарастает (при введении 800—1200 мг/кг).

Хотя количество Li<sup>+</sup> в мозговой ткани в конечном итоге обусловлено его содержанием в крови, нами не выявлено прямой корреляции между динамикой накопления Li<sup>+</sup> в мозгу и его концентрацией в крови. Как правило, через 3—6 ч после введения солей лития содержание последнего в крови закономерно снижается.

В опытах с однократным подкожным введением мышам равных доз солей лития (в пересчете на металл) характер анниона существенно не отражается на степени накопления Li<sup>+</sup> в мозгу. Однако при введении 400 мг/кг хлорида лития через рот выявлена достоверно более высокая концентрация Li<sup>+</sup> в мозговой ткани, чем после подкожной инъекции. Это различие, по-видимому, обусловлено лучшей всасываемостью у мышам хлорида лития из желудочно-кишечного тракта и более высоким содержанием Li<sup>+</sup> в плазме при этом способе введения.

На степени накопления Li<sup>+</sup> в мозгу отражаются видовые особенности животного. При равных условиях эксперимента после введения



Содержание лития (мг %) в мозгу кроликов после внутривенного введения хлорида лития (среднее из 3—6 наблюдений)

Отдел мозга	Исходный фон	Доза, мг/кг			
		100	200	400	490
		Время после введения, ч			
		1	3	24	1
Мезенцефалический отдел	0,50±0,03	0,37±0,07*	0,52±0,03*	0,48±0,03*	0,78±0,06
Мозолистое тело	0,39±0,03	0,36±0,02*	0,48±0,02*	0,40±0,04*	0,76±0,05
Хвостатое ядро	0,43±0,04	0,48±0,04*	0,63±0,01	0,60±0,02	0,90±0,10
Таламус	0,37±0,01	0,47±0,04	0,48±0,01	0,41±0,03*	0,70±0,01
Гипокамп	0,40±0,02	0,38±0,04*	0,51±0,05*	0,46±0,03*	0,64±0,01
Внутренняя капсула	0,33±0,02	0,33±0,01*	0,42±0,02*	0,38±0,02*	0,63±0,01
Кора затылочно-теменной области	0,42±0,02	0,41±0,03*	0,66±0,09	0,62±0,06	0,84±0,02
Мозжечок	0,46±0,02	0,50±0,02*	0,38±0,15*	0,44±0,04*	0,76±0,02
Продолговатый мозг	0,29±0,02	0,27±0,04*	0,46±0,02	0,42±0,03	0,72±0,05
Спинной мозг	0,46±0,04	0,41±0,08*	0,46±0,01*	0,49±0,03*	0,61±0,02
Гипоталамус	0,41±0,02	0,43±0,02*	0,56±0,04	0,52±0,03	0,84±0,08
Гипофиз	0,47±0,06	1,64±0,14	2,37±0,23	2,46±0,12	4,16±0,06
Амигдаллярное ядро	0,42±0,02	0,45±0,03*	0,56±0,04	0,50±0,05*	0,76±0,05
Плазма	0,21±0,01	1,49±0,16	1,17±0,04	0,30±0,08*	2,30±0,13

\* Различия с исходным фоном статистически достоверно ( $P < 0,05$ ), за исключением серий опытов, отмеченных \*.  
 † Через час после 6-го введения препарата (хронический опыт).

хлорида лития концентрация  $Li^+$  в мозгу морских свинок существенно больше, чем у белых мышей и крыс, а у мышей больше, чем у кроликов.

В соответствии с ранее проведенными исследованиями [11] выявлена разная степень накопления  $Li^+$  в отдельных структурах мозга кроликов; этот показатель не коррелирует с динамикой содержания  $Li^+$  в плазме (табл. 2). Так, через 1 ч после внутривенной инъекции 100 мг/кг хлорида лития существенное увеличение концентрации  $Li^+$  выявлено лишь в гипофизе и таламусе, а через 3 и 24 ч в хвостатом ядре, коре, продолговатом мозгу, гипоталамусе и амигдаллярном ядре. В остальных исследованных структурах (мезенцефалическом отделе, мозолистом теле, гипокампе, внутренней капсуле, мозжечке и спинном мозгу) существенных изменений содержания  $Li^+$  по сравнению с исходным фоном не обнаружено. По-видимому, распределение, степень накопления и элиминации  $Li^+$  в структурах мозга обусловлены особенностями гистогематических барьеров мозга [12] и не находятся в прямой зависимости от содержания  $Li^+$  в плазме.

Опыты с внутривенным введением хлорида лития подтвердили описанное нами ранее [11, 13] селективное накопление  $Li^+$  в гипофизе. Концентрация  $Li^+$  в этом образовании, в зависимости от инъекционной дозы препарата, превышала исходный уровень в 3—20 раз. Обращает на себя внимание увеличение концентрации  $Li^+$  в гипофизе в течение суток после инъекции 100 мг/кг хлорида лития при одновременной нормализации содержания его в плазме.

При повторном введении солей лития наблюдается кумуляция  $Li^+$  в мозгу. Анализ табл. 1 и 3 свидетельствует о том, что кумулятивный эффект зависит от продолжительности курса, дозы, препарата, аннионного компонента соли и вида животных. Так, в опытах с хлоридом лития не выявлено существенных различий в концентрации  $Li^+$  в мозгу мышей после 8 и 15 дней введения 320 мг/кг препарата, а на 27-й день содержание лития значительно возросло (табл. 3). С увеличением ежедневной дозы хлорида до 400—800 мг/кг резко увеличился кумулятивный остаток. Карбонат лития вызывает более выраженную кумуляцию, чем хлорид. Наконец, у крыс кумуляция  $Li^+$  происходит в большей степени, чем у мышей. Она четко выявляется уже после 5—7 введений 100—200 мг/кг хлорида лития.

После 6-дневного внутривенного введения кроликам 200 мг/кг хлорида лития удается выявить значительные различия в кумуляции  $Li^+$  в разных структурах мозга (табл. 2). После разового введения такой же дозы препарата кумуляция наиболее выражена в мезенцефалическом отделе и гипоталамусе и не выявлена в хвостатом ядре, гипокампе, спинном мозгу и гипофизе. По-видимому, гипофиз уже после однократного введения соли лития полностью «насыщается»  $Li^+$ , причем предел «насыщения» зависит от концентрации  $Li^+$  в плазме. Эта последняя величина при разовом и курсовом введении 200 мг/кг препарата одинакова и составляет соответственно  $2,13 \pm 0,24$  и  $2,30 \pm 0,13$  мг % ( $P > 0,5$ ).

Существенное значение для оценки кумуляции  $Li^+$  в организме, очевидно, имеют индивидуальные особенности животных. Например, часть мышей погибла после 7—15 введений 320 мг/кг хлорида лития, тогда как другие животные выжили после 27 введений препарата.

Нами не выявлено однотипной корреляции между концентрацией  $Li^+$  в мозгу и содержанием в нем  $K^+$  и  $Na^+$ , что соответствует литературным данным [14—16]. Введение мышам, крысам, кроликам различными способами солей лития в широком диапазоне доз либо не влияло на уровень  $Na^+$  и  $K^+$  в мозгу, либо вызывало неоднотипные изменения содержания  $Na^+$  и увеличение концентрации  $K^+$  (табл. 1 и 3).



Таблица 3

Содержание электролитов (мг%) в головном мозгу животных через сутки после курсового введения солей лития

Соль лития	Путь введения	Число животных	Доза, мг/кг	Число введений	Литий		Натрий		Калий	
					M±m	P	M±m	P	M±m	P
<b>Мышь</b>										
Контроль Хлорид	— Внутрибрюшинно	26	—	—	0,34±0,03	—	109±2,0	—	378±4,4	—
		11	320	8	0,70±0,07	0,001	112±4,1	0,5	401±13,1	0,1
То же	То же	12	320	15	0,63±0,02	0,001	102±1,9	0,02	403±8,7	0,02
То же	То же	11	320	27	1,18±0,08	0,001	105±3,7	0,5	380±7,7	0,5
То же	Через рот	16	400	10	1,29±0,11	0,001	112±3,7	0,5	406±5,1	0,001
То же	Под кожу	5	480	9	3,24±0,28	0,001	108±5,6	0,5	456±11,8	0,001
Карбонат	Через рот	9	245	8	2,52±0,17	0,001	105±4,4	0,5	424±7,7	0,001
<b>Крыса</b>										
Контроль Хлорид	— Внутрибрюшинно	20	—	—	0,37±0,01	—	115±1,1	—	377±4,0	—
		19	100	5	1,00±0,06	0,001	120±5,1	0,5	379±9,1	0,5
То же	То же	9	200	7	2,67±0,18	0,001	121±6,3	0,5	406±10,4	0,05

Очевидно, электроэнцефалографические эффекты лития не опосредуются через изменения содержания калия и натрия в ткани мозга, что, естественно, не исключает возможной роли в механизме психоседативного действия лития изменений внутриклеточного баланса этих ионов, как это было показано в отношении влияния лития на функцию изолированного нейрона [17—19].

### ВЫВОДЫ

1. Установлена зависимость накопления  $\text{Li}^+$  в мозгу от способа введения соли лития, характера аниона и вида животного.
2. В гипофизе происходит элективное накопление лития, резко отличающееся в этом отношении гипофиз от других структур мозга.
3. Кумуляция  $\text{Li}^+$  в мозгу зависит от дозы препарата, продолжительности курса введения, анионного компонента соли, вида животных и их индивидуальных особенностей.
4. Не выявлено однотипной корреляции между концентрацией  $\text{Li}^+$  в мозгу и содержанием в нем  $\text{K}^+$  и  $\text{Na}^+$ .

Томский медицинский институт

Поступила в редакцию  
24/V 1972

### ЛИТЕРАТУРА

1. F. H. A. N. s. c. h. i. d. Pharmakologie und Grundlagen der Toxikologie. Leipzig, 1958, S. 264.
2. M. S. c. h. o. u. Psychopharmacol., 1959, 1, S. 54.
3. М. Е. Вартамян. Применение солей лития для лечения состояния возбуждения у психических больных. Дисс. канд. М., 1962.
4. J. D. a. v. i. s. W. F. a. n. n. Ann. Rev. Pharmacol., 1971, 11, 205.
5. A. C. o. r. r. e. n. Brit. J. Psychiat., 1965, 111, 1133.
6. L. B. a. e. r. S. P. l. a. t. m. a. n. R. F. i. e. v. e. Arch. gen. Psychiat., 1970, 22, 108.
7. Р. А. Комиссарова. Об особенностях углекислого лития как психоседативного средства и механизме его действия. Дисс. канд. Минск, 1967.

8. A. K. S. H. o. S. G. e. r. s. h. o. n. L. P. i. n. c. k. n. e. y. Arch. internat. Pharmacodyn. et Ther., 1970, 186, 56.
9. Е. Б. Сопоцинская, Е. П. Шуба. Укр. биох. ж., 1965, вып. 1, 151.
10. А. С. Саратиков, Н. Н. Самойлов, В. Ф. Субботин и др. Ж. невропатол. и психиатр., 1971, вып. 11, 1709.
11. А. С. Саратиков, Н. Н. Самойлов, Л. П. Алексеева. Докл. АН СССР, 1971, 201, № 5, 1255.
12. Г. Н. Кассиль. В кн. «Физиология и патология гистогематических барьеров». М., 1968.
13. Н. Н. Самойлов, Ю. А. Пилипенко, В. М. Петров, А. А. Штрапов. В кн. «Вопросы физиологии и морфологии человека и животных». Семипалатинск, 1971, стр. 254.
14. L. B. a. e. r. S. K. a. s. s. i. e. r. R. F. i. e. v. e. Psychopharmacol., 1970, 17, 216.
15. K. G. r. e. e. n. s. p. a. n. M. A. r. o. n. o. f. f. D. B. o. d. a. n. s. k. i. Pharmacol., 1970, 3, 129.
16. V. D. a. v. e. n. p. o. r. t. Am. J. Physiol., 1950, 163, 633.
17. D. R. G. a. r. d. n. e. r. G. A. K. e. r. k. u. t. Comp. Biochem. Physiol., 1968, 25, 33.
18. P. F. B. a. k. e. r. J. Physiol. (Lond.), 1965, 180, 38.
19. P. F. B. a. k. e. r. T. I. S. h. a. w. J. Physiol. (Lond.), 1965, 180, 424.

A. S. Saratikov, N. N. Samoilov

### EFFECT OF LITHIUM SALTS ON THE LITHIUM, POTASSIUM AND SODIUM CONTENTS IN THE BRAIN OF ANIMALS

The authors studied during acute and chronic experiments on the rabbits, albino mice and rats by means of flame photometric method the effect of lithium chloride and lithium carbonate on the  $\text{Li}^+$  distribution in brain, as well as its effect on the  $\text{Na}^+$  and  $\text{K}^+$  contents. A dependence of  $\text{Li}^+$  accumulation in brain tissue on the method of drug administration, character of anion and species of animal was established. A different  $\text{Li}^+$  content in cerebral structures and its elective accumulation in hypophysis was confirmed. Cumulation of  $\text{Li}^+$  in the brain is related to drug dosis, duration of treatment course, anion salt component and animal species. A monotypic correlation between the  $\text{Li}^+$  concentration in brain and  $\text{K}^+$  and  $\text{Na}^+$  contents was not revealed.

З. П. ГУРЕЕВА, А. П. ГИЛЕВ

### ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ СЛОЖНЫХ ЭФИРОВ АМИНОСПИРТОВ НА ПРОЦЕСС ИНАКТИВАЦИИ СЕРОТОНИНА ГОМОГЕНАТАМИ МОЗГА МЫШЕЙ

В опытах *in vivo* и *in vitro* изучалось действие сложных эфиров аминспиртов на окисление серотонина гомогенатами мозга мышей.

Оказалось, что *in vitro* новоканн, диканн, амизил, и типиндол (диметиламиноэтиловый эфир тиопиранонидола) являются сильными ингибиторами окислительного дезаминирования серотонина. Однако в опытах *in vivo* новоканн и диканн очень слабо угнетают окисление серотонина, а амизил и типиндол не действуют на этот процесс. Атропин проявляет незначительную *анти*-МАО-активность только в опытах *in vivo*.

Предполагается, что центральные эффекты изученных сложных эфиров аминспиртов не могут быть опосредованы их влиянием на процесс окислительного дезаминирования серотонина.

В литературе имеются сведения о том, что сложные эфиры, например амизил, являются ингибиторами моноаминоксидазы (МАО) [1, 2]. Согласно другим данным [3], наличие *анти*-МАО-свойств у некоторых соединений этого ряда (новоканна, диканна и др.) отрицается. Это



противоречие, по-видимому, можно объяснить различием в методах определения активности MAO и использованием в качестве субстратов этого фермента разных моноаминов: бутиламина, триптамина. Представляется интересным изучение влияния данного класса соединений на процесс ферментативного разрушения одного из физиологически важных биогенных моноаминов — серотонина, поскольку накопление этого моноамина в мозге, происходящее под действием сложных эфиров [3, 4], иногда связывают с *анти*-MAO-активностью последних.

Наряду с этим необходимо обратить внимание на то, что эффективность ингибиторов MAO *in vitro* и *in vivo* может различаться в связи с особенностью метаболизма и распределения этих веществ в организме [5]. Поэтому целесообразно было изучить влияние сложных эфиров на активность MAO не только в опытах *in vitro*, но и *in vivo*.

*In vivo* влияние соединений на разрушение серотонина исследовали с помощью спектрофотометрического метода [6]. В опытах использовали белых мышей обоего пола весом от 19 до 23 г. Из сложных эфиров аминоспиртов применяли новокаин, дикаин, атропин, амизил и типиндол (диметиламиноэтиловый эфир тиопираноидола). Вещества вводили внутривенно в дозах, которые применяются для изучения влияния сложных эфиров на некоторые центральные эффекты серотонина [7]. *Анти*-MAO-активность соединений изучали через 10, 30 и 60 мин после введения соединений. Животных забивали декапитацией, извлекали мозг, гомогенизировали его в холодном 0,2 М фосфатном буфере (рН=7,4). Инкубационная смесь состояла из 1 мл гомогената и 1 мл буферного раствора субстрата. В качестве субстрата использовали серотонин креатининсульфат в количестве 4 мк М/мл (фирмы МЕРК, ФРГ). Контрольная проба содержала 1 мл гомогената и 1 мл буфера. Пробы инкубировали в аппарате Варбурга при 37°. После инкубации белок в пробах осаждали 24%-ной хлорной кислотой. Часть проб не инкубировали, а белок в них осаждали сразу же после сливания гомогената и буферного раствора субстрата. Величину экстинкции исходного и остаточного серотонина измеряли на приборе СФ-4 при длине волны 276 мкм. Степень торможения разрушения серотонина высчитывали по разнице между количеством амина, разрушенного гомогенатами контрольных и опытных проб.

При исследовании *in vitro* действия препаратов проводили дополнительную экстракцию серотонина по методу Осаки с соавторами [8], так как спектрофотометрический метод исключает присутствие дополнительных реактивов в пробах. Сложные эфиры аминоспиртов добавляли в пробу в концентрациях  $1 \cdot 10^{-3}$ ,  $0,5 \cdot 10^{-3}$  и  $1 \cdot 10^{-4}$  М. Преинкубацию веществ с гомогенатами мозга мышей до внесения субстрата в пробы не проводили. Степень торможения разрушения серотонина высчитывали так же, как и *in vivo*.

Эффективность препаратов *in vitro* сравнивали с активностью известного ингибитора MAO — ипразида.

Установлено, что *in vitro* новокаин, дикаин и типиндол в концентрации  $1 \cdot 10^{-3}$  М угнетают инактивацию серотонина гомогенатами мозга мышей сильнее, чем ипразид. В концентрации  $1 \cdot 10^{-4}$  М новокаин и типиндол тормозят окисление серотонина так же, как ипразид ( $P > 0,05$ ), дикаин в два раза эффективнее последнего, а в концентрации  $1 \cdot 10^{-5}$  М дикаин по *анти*-MAO-активности не уступает ипразиду ( $P > 0,05$ ). Амизил *in vitro* отчетливо, хотя и слабее по сравнению с ипразидом ( $P < 0,01$ ), тормозит окисление серотонина.

Из всех изученных *in vitro* сложных эфиров лишь атропин не тормозил процесса инактивации серотонина гомогенатами мозга мышей (табл. 1).

При исследовании *анти*-MAO-активности препаратов *in vivo* было выявлено, что в данном случае их эффективность отличается от действия *in vitro*. Так, новокаин и дикаин в довольно высоких дозах вызывают лишь незначительное угнетение разрушения серотонина (около 20%), а типиндол и амизил *in vivo* вообще не влияют на окисление серотонина (табл. 2). Атропин, который *in vitro* не был активен, *in vivo* тормозил активность MAO (на 25,6%). Причем у всех препаратов, проявивших *in vivo* слабую *анти*-MAO-активность (новокаин, дикаин, атропин), уже через 1 ч отмечается тенденция к уменьшению эффекта. Так

как у большинства активных *in vivo* препаратов наиболее отчетливое *анти*-MAO-действие наблюдалось через 30 мин после их введения, в этот срок мы проследили зависимость специфического эффекта веществ от дозы. Оказалось, что с увеличением дозы исследуемых соединений *анти*-MAO-активность *in vivo* увеличивается незначительно (см. табл. 2).

Таким образом, результаты исследований влияния сложных эфиров на процесс разрушения серотонина *in vitro* и *in vivo* не однозначны.

В опытах *in vitro*, в отличие от *in vivo*, проводилась дополнительная экстракция субстрата серотонина. Как было показано ранее [6], такое различие в методах не отражается на результатах исследования *анти*-MAO-активности соединений.

Чтобы окончательно убедиться в этом, в настоящей работе было проведено сравнительное изучение влияния одного из сложных эфиров аминоспиртов — типиндола — на разрушение серотонина только *in vivo* с применением экстракции и без дополнительной экстракции субстрата. Оказалось, что типиндол *in vivo* (50 мг/кг внутривенно через 35 мин) в экспериментах с применением экстракции угнетает окисление серотонина на  $5,7 \pm 3,8\%$ , а в опытах без специальной экстракции субстрата — на  $5,5 \pm 3,6\%$  (приведенные средние величины из пяти опытов).

Следовательно, различие в действии сложных эфиров аминоспиртов на MAO мозга мышей в опытах *in vitro* и *in vivo*, очевидно, объясняется особенностью механизма действия этих препаратов в организме. Так, известно, что новокаин и сходные с ним по строению сложные эфиры в биологической среде относительно легко расщепляются на со-

Таблица 1

Влияние сложных эфиров аминоспиртов на процесс разрушения серотонина гомогенатами мозга мышей *in vitro*

Препарат	Концентрация (М)	Угнетение разрушения серотонина, %
Ипразид	$1 \cdot 10^{-3}$	$63,5 \pm 3,7$ (7)*
	$1 \cdot 10^{-4}$	$34,4 \pm 4,4$ (7)*
	$1 \cdot 10^{-5}$	$22,5 \pm 6,3$ (6)*
Атропин	$1 \cdot 10^{-3}$	$7,2 \pm 3,6$ (7)
	$1 \cdot 10^{-4}$	$31,3 \pm 2,8$ (5)*
Новокаин	$1 \cdot 10^{-3}$	$91,0 \pm 5,8$ (6)*
	$1 \cdot 10^{-4}$	$93,0 \pm 4,1$ (4)*
Дикаин	$1 \cdot 10^{-3}$	$88,6 \pm 3,3$ (7)*
	$1 \cdot 10^{-4}$	$48,1 \pm 11,6$ (6)*
Амизил	$1 \cdot 10^{-3}$	$40,4 \pm 7,2$ (5)*
	$1 \cdot 10^{-4}$	$100 \pm 0$ (6)*
Типиндол	$0,5 \cdot 10^{-3}$	$23,0 \pm 5,5$ (6)*
	$1 \cdot 10^{-3}$	$61,7 \pm 4,8$ (6)*
	$0,5 \cdot 10^{-3}$	$20,0 \pm 4,2$ (8)*

Примечание. В скобках указано число экспериментов. Звездочкой обозначены статистически достоверные данные.

Таблица 2

Влияние сложных эфиров аминоспиртов на процесс разрушения серотонина гомогенатами мозга мышей *in vivo*

Препарат	Доза, мг/кг, внутривенно	Угнетение разрушения серотонина в % через		
		10 мин	30 мин	1 ч
Новокаин	50		$14,0 \pm 6,6$ (6)	
	150	$27,7 \pm 2,8$ (6)*	$17,9 \pm 4,7$ (9)*	$18,4 \pm 5,5$ (6)
Дикаин	20		$22,9 \pm 6,0$ (9)*	
	40	$17,4 \pm 2,6$ (5)*	$23,7 \pm 5,3$ (6)*	$6,6 \pm 4,0$ (5)
Атропин	30		$16,9 \pm 4,6$ (9)	
	60	$3,2 \pm 3,2$	$25,6 \pm 3,8$ (9)*	$11,5 \pm 2,45$ (5)
Амизил	10	$6,5 \pm 3,3$ (5)	0 (5)	$6,5 \pm 4,7$ (5)
	60	0 (5)	$12,2 \pm 4,2$ (9)	$2,8 \pm 2,8$ (5)
Типиндол	50	$8,3 \pm 2,4$ (5)	$5,5 \pm 3,8$ (6)	$2,3 \pm 1,7$ (5)
	10		$3,3 \pm 1,8$ (5)	



ответствующие аминспирты и ароматические кислоты. Реакция гидролиза катализируется эстеразами тканей, например холинэстеразой сыворотки крови [9].

На основании этих данных можно полагать, что незначительное *in vivo* анти-МАО-действие у таких сильных *in vitro* ингибиторов МАО, как новокаин, дикаин, типиндол и амизил, связано с разрушением этих соединений в организме, которое, очевидно, происходит раньше, чем вещества попадают в мозг.

Таким образом, полученные результаты дают возможность предположить, что центральные эффекты новокаина, дикаина, атропина, типиндола и амизила не могут быть опосредованы их влиянием на процесс окислительного дезаминирования серотонина.

Новокузнецкий научно-исследовательский  
фармацевтический институт

Поступила в редакцию  
6/IV 1972

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Н. И. Лукшина. *Вопр. мед. химии*, 1962, № 3, 256.
2. V. Vittek, K. Rysanek. *Nature*, 1960, 186, 244.
3. В. А. Бабичев. В кн. «Биогенные амины», М., 1967, стр. 23.
4. Н. Т. Старик. *Бюлл. экпер. биол.*, 1962, № 10, 76.
5. P. Zeller, Pletscher, K. F. Gey a. oth. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1959, 80, 555.
6. З. П. Хазрокина, А. П. Гилев. *Изв. Сиб. отд. АН СССР*, 1968, № 10, вып. 2, 123.
7. В. М. Куриленко. *Канд. дисс. Новокузнецк*, 1969.
8. M. Ozaki, H. Weissbach, A. Ozaki a. oth. *J. med. pharm. chem.*, 1960, 2, 361.
9. А. С. Кучерук. *Фармакол. и токсикол.*, 1967, № 1, 60.

Z. P. Gureeva, A. P. Guilev

#### THE INFLUENCE OF SOME ESTERS OF AMINOALCOHOLS ON THE INACTIVATION OF SEROTONIN BY BRAIN HOMOGENATES OF THE MICE

The influence of esters aminoalcohols on the destruction of serotonin in the brain homogenates of the mice was studied *in vivo* and *in vitro* experiments.

*In vitro* novocain, dicain, amizyl (benactizine), tipindol (dimethylaminoethyl ether of tiopiranoindol) were shown to be strong inhibitors of oxidation of serotonin, while *in vivo* novocain, dicain were weak inhibitors of distruction of serotonin and amizyl and tipindol were not inhibitors *in vivo* experiments.

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

#### НОВЫЕ МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОРИСТОСТИ И ПЛОТНОСТИ ДРЕВЕСИНЫ ВНУТРИ ГОДИЧНЫХ СЛОЕВ

Применение фотометрического и рентгенографического методов исследования структуры годичных слоев древесины дает одинаковые результаты при анализе распределения плотности древесины внутри годичных слоев. Оба метода с большой точностью выявляют специфические особенности распределения плотности внутри слоев в отдельные годы. Обсуждается применимость этих методов в дендрохронологических, экологических и таксационных исследованиях.

Эффективность изучения физико-механических свойств древесины и особенностей роста и морфогенеза древесных растений во многом определяется уровнем развития методов, применяемых в этих исследованиях. Существующие методы технической и экологической анатомии древесины своей трудоемкостью часто ограничивают исследование связи внутреннего строения с основными техническими свойствами древесины и зависимости структуры годичных колец от климатических и экологических факторов.

Один из основных показателей структуры — поверхностная пористость древесины — исследован довольно подробно с помощью анатомических измерений [1—3]. В этих и других работах установлены существенные связи поверхностной пористости с главными свойствами: плотностью, усушкой, водопоглощением, сопротивлением сжатию и растяжению и др. [4—8]. Особенно тесная обратная связь имеется между поверхностной пористостью и плотностью древесины. Плотность определяется количеством твердого (древесинного) вещества в единице объема, которое находится в прямой зависимости от количества и размеров трахенд, сосудов, волокон либриформа, т. е. от микроструктуры древесины. В свою очередь, плотность во многом определяет значение остальных физико-механических свойств древесины. Например, существуют уравнения связи плотности с показателями прочности древесины (сопротивлением сжатию, растяжению, твердостью, работой ударного излома и др.) [4, 9]. Мэдисонская лаборатория лесных продуктов предложила находить величину какой-либо характеристики через плотность по обобщенному уравнению параболы [4]. Таким образом, анализ плотности имеет первостепенное значение в исследовании основных свойств древесины.

Кроме того, изучение процессов формирования годичного кольца, дендрохронологические проблемы, исследование воздействий различных факторов на структуру кольца и многие другие задачи вызвали необходимость в анализе отдельных колец прироста. Для решения этих задач возможны два подхода: рентгенографический и фотометрический. Рентгенографический метод основан на том, что поглощение рентгеновского излучения пропорционально плотности древесины, поэтому изучение рентгенографических снимков позволяет получить распределение плотности внутри годичных слоев по всему образцу древесины [10]. В основе фо-



тометрического метода исследования плотности лежит определение поверхностной пористости древесины путем регистрации относительного коэффициента диффузного отражения света от поверхности образца [11].

Представляло интерес сопоставить эти подходы и выяснить, насколько точным является определение плотности через фотометрическое определение поверхностной пористости. Известно, что рентгенографический метод достаточно точно улавливает изменение плотности. Поскольку имелась возможность провести измерения на одних и тех же образцах, включающих большое число годичных слоев, важно было установить, насколько характерно распределение плотности внутри годичных колец в отдельные годы, выявляемое рентгенографическим и фотометрическим методами.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объекта исследований использовались образцы древесины, высверленные приростным буровым из ствола дерева, обработанные на санном микротоме (поперечный разрез) и высушенные до стационарной комнатно-сухой влажности 7—8%. Фотометрическое определение пористости древесины проводилось на разработанном в лаборатории биофизики микрофотометрическом анализаторе древесины. При работе прибора поперечный разрез образца освещается зондом размером  $1,0 \times 0,2$  мм<sup>2</sup>. Большая сторона зонда ориентирована параллельно границам годичных колец. Отраженный от объекта свет собирается и преобразуется фотоумножителем в электрический сигнал. При автоматическом перемещении образца относительно зонда на ленте самописца получается фотометрическая кривая изменения коэффициента отражения света, которая при перемене масштаба ординаты может рассматриваться как кривая поверхностной пористости или плотности. На рис. 1 приведен пример фотометрической записи участка образца древесины сосны обыкновенной, по оси абсцисс измеряется ширина годичных колец, а по оси ординат — относительный коэффициент отражения. Минимум отражения, проходящий на позднюю древесину слоя, отмечен календарным числом года образования кольца. Плотность внутри слоя имеет колебания и каждый годичный слой характеризуется определенной структурой, отличной от структуры других слоев.

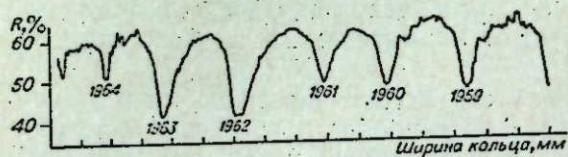


Рис. 1. Фотометрическая запись отражения участка образца древесины сосны ( $\lambda = 595$  нм).

Определение плотности рентгеновским способом включало два этапа. Те же образцы, для которых были получены фотометрические кривые, фотографировались в рентгеновских лучах на рентгеновском аппарате АРД-2 с энергией тормозного излучения 0,04 мэВ. Время облучения 0,6 с; параллельность лучей обеспечивалась большим расстоянием до источника (не менее 1,5 м) и малыми размерами образцов. Негативы рентгеновских снимков представляют собой чередование темных и светлых полос, полученных при прохождении излучения соответственно через раннюю и позднюю древесину. На втором этапе негативы фотометрировались на регистрирующем микрофотометре МФ-4. Отклонение зеркального гальванометра, пропорциональное прозрачности снимка, записывалось на светочувствительной бумаге. На кривой по оси абсцисс отложена ширина слоя, а по оси ординат — плотность древесины. Абсолютные величины плотности не определялись, поскольку основной интерес работы состоял в выявлении характера распределения плотности по годичному слою.

На рис. 2 показаны результаты отдельных этапов работы. Хорошо видно, что фотометрическая кривая походит на кривую, записанную рентгеновским способом, если у последней поменять направления ординаты.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

На рис. 3 приведены кривые, полученные двумя методами анализа структуры годичных колец на одних и тех же образцах древесины лиственницы сибирской и сосны обыкновенной. Для сравнения выбраны наи-

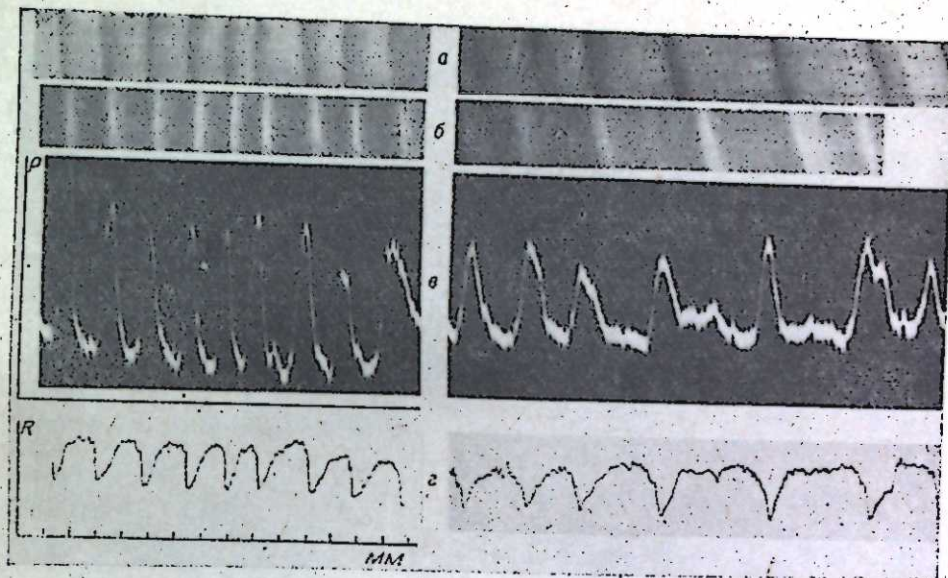


Рис. 2. Фотографические (а), рентгеновские (б) негативные снимки, рентгенографические (с) и фотометрические (д) кривые двух образцов древесины.

более характерные участки древесных столбиков, годичные слои которых имеют заметные и легко идентифицируемые особенности строения годичных колец: бимодальность минимальной плотности, наличие неоднородностей плотности в поздней древесине, характерное распределение показателя для нескольких годичных слоев подряд и т. п. Для удобства описания и сравнения у рентгенографической кривой плотности направление ординаты изменено на обратное. Фотометрическая кривая расположена под рентгенографической.

На рис. 3, а приведены кривые плотности образца сибирской лиственницы. 1951 год на обеих кривых имеет резкий всплеск плотности в районе трахеид поздней древесины. Наблюдается бимодальность распределения плотности для ранней древесины этого и 1952 года. 1953 год, как и 1951, характеризуется неоднородностью поздних трахеид, которая четко проявляется на обеих кривых. Распределение плотности в 1954 и 1955 годах, полученное на рентгенографической кривой, имеет общее сходство с распределением отражения, например плотность ранних трахеид 1955 года гораздо выше, чем ранних трахеид 1954 года. Можно заметить и небольшие особенности фотометрической кривой (две вершины в районе ранних трахеид 1955 года и локальный минимум плотности поздних трахеид 1954 года), которые не находят повторения на рентгенографической кривой.

На рис. 3, б сравниваются кривые для нескольких годичных слоев ядра и заболони лиственницы. Распределение основной характеристики строения имеет в обоих случаях сходные черты для всех годичных слоев. В качестве примера можно привести одинаковые для обеих кривых колебания плотности поздней древесины 1962 и 1961 годов, ранней древесины 1960 и 1958 годов, резкое увеличение плотности от ранней зоны к поздней в 1962 и 1959 годах и постепенное пологое нарастание плотности в годичных слоях 1961 и 1960 годов, характеризующихся значительной величиной зоны переходных трахеид. На кривых хорошо видно отличие плотности ядра (годичные слои 1957—1960 годов) от плотности заболони (годичные слои 1961—1963 годов). Для последних возрастает величина отражения и заметно приседает рентгенографическая кривая. Наблюда-



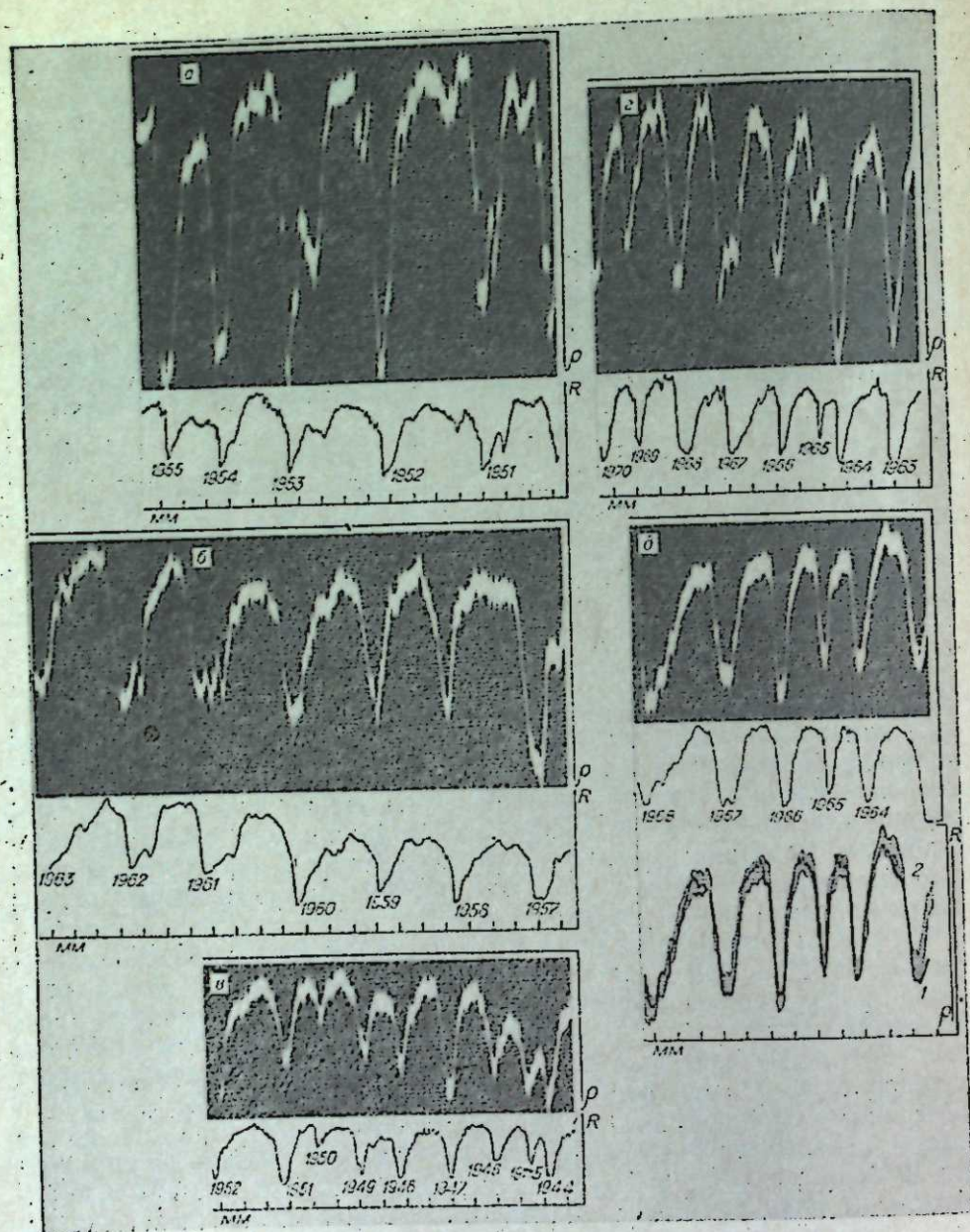


Рис. 3. Сравнение рентгенографических и фотометрических кривых для пяти образцов древесины лиственницы сибирской и сосны обыкновенной.  
 а, б, с — образцы лиственницы; в — образец сосны; д — образец лиственницы (1 — фотометрическая кривая, 2 — рентгенографическая кривая).

ются и небольшие различия кривых, например максимум распределения в районе ранних трахенд 1962 года на фотометрической кривой плоский, а на кривой рентгеновского метода — острый.

На рис. 3, в помещены кривые, полученные на образце сосны обыкновенной. Годичные слои очень неоднородны как по ширине, так и по распределению плотности, значениям максимальной и минимальной плотности отдельных годичных колец. При сравнении кривых можно отметить характерное тождественное распределение плотности для целой группы годичных слоев 1945—1952 годов. Так, например, максимальная плот-

ность уменьшается для последовательности годичных слоев: 1947, 1948, 1949, 1950. Рентгенографическая кривая годичных слоев 1946 и 1945 годов показывает уменьшение минимальной плотности, а также разности между максимальной и минимальной плотностью. Последнее получаем, анализируя и фотометрическую кривую.

На рис. 3, г кривые, полученные двумя методами, как в предыдущих случаях, имеют одинаковый ход и подобное распределение плотности внутри годичных слоев. Бимодальность по плотности ранней древесины 1968 и 1969 годов, малый максимум 1965 года, резкие переходы плотности между ранней и поздней древесиной 1966 и 1968 годов и постепенный переход у 1967 — все это можно привести в доказательство тождественного характера кривых. Заметные отличия, например неоднородность плотности поздней древесины 1967 года и ранней древесины 1966 года, которые не отражаются фотометрической кривой, не могут нарушить общее подобие кривых.

На рис. 3, д показана рентгенографическая кривая плотности образца древесины лиственницы (верхний снимок), фотометрическая кривая того же образца (средний снимок) и фотометрическая кривая, линейно преобразованная по ординате до размеров рентгенографической кривой (нижний снимок). Видно, что рентгенографическая и фотометрическая кривые сходны не только по общему виду, как это заметно для годичных слоев 1968 года с пологим нарастанием плотности к максимуму или 1965 и 1966 годов с крутым нарастанием плотности, но почти полностью совпадают по абсолютным значениям (нижний снимок, 1 и 2). Такое совпадение указывает на одинаковость результатов вычисления плотности по обеим кривым и, по-видимому, отражает линейную связь, существующую между плотностью и поверхностной пористостью.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ кривых, полученных двумя различными методами на одних и тех же образцах древесины, позволяет сделать вывод о том, что оба метода не только одинаково хорошо отражают общий характер распределения плотности по образцу древесины, но и четко выявляют типичные черты строения отдельных годичных слоев. Сходство кривых видно даже на мелких деталях: изменения плотности, характеризующих микроструктуру слоя (например, бимодальность плотности ранних трахенд, всплески плотности поздних трахенд, локальные минимумы для переходных трахенд и т. д.). Небольшие различия в кривых, не имеющие принципиального значения, связаны, по-видимому, с методическими погрешностями опытов. Таким образом, применение рентгенографического и фотометрического методов дает одинаковые результаты в изучении основной характеристики строения древесины — ее плотности. Оба метода в равной степени применимы для исследования технических свойств древесного ствола и структуры отдельных годичных колец прироста.

Необходимо отметить, что несомненное достоинство рентгенографического метода состоит в прямой регистрации плотности. Этот метод характеризует в большей степени объемную структуру древесины, тогда как результаты фотометрического метода сильно зависят от строения поверхности образца. Но и у фотометрического исследования плотности есть свои существенные достоинства. В этом методе используется такой же широко распространенный объект — столбики древесины, вырезанные буровом, но нет необходимости в применении рентгеновской установки, отсутствует необходимость в строго заданной толщине образцов, не вносятся ошибки, связанные с фотообработкой пленок.



Фотометрический и рентгенографический методы определения плотности несомненно важны при таксационных исследованиях, а также при изучении физико-механических свойств древесины. Кроме того, специфические различия в распределении плотности внутри годовых колец в различные периоды роста дерева делают эти методы незаменимыми при дендрохронологических и экологических исследованиях.

Институт физики СО АН СССР,  
Красноярск

Поступила в редакцию  
2/III 1972

#### ЛИТЕРАТУРА

1. В. Е. Вихров. Тр. Ин-та леса АН СССР, 1949, т. IV.
2. М. С. Гзырян. Докл. АН СССР, 1950, 73, № 1.
3. А. А. Яценко-Хмелевский, Н. Н. Брегадзе. Докл. АН СССР, 1939, 25, № 9.
4. С. И. Ванин. Древесиноведение. Л., Гослестехиздат, 1940.
5. В. Е. Вихров. Строение и физико-механические свойства древесины дуба. М., Изд-во АН СССР, 1954.
6. З. А. Новрузова. Баку, Изд. АН АзербССР, 1965.
7. Н. И. Стрекаловский. Тр. Ин-та леса АН СССР, 1949, т. IV.
8. Saiki Hiroshi. Mem. Coll. Agr. Kyoto Univ., 1970, № 96.
9. Л. М. Перельгин, Б. Н. Уголев. Древесиноведение. М., «Лесная промышленность», 1971.
10. H. Polge. Ann. Sci. forest, 1966, 23, № 1.
11. Е. А. Ваганов, В. В. Спиров, И. А. Терсков. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1972, 5, вып. 1.

#### I. A. Terskov, E. A. Vaganov, V. V. Spirov NEW INVESTIGATION METHODS OF WOOD DENSITY AND POROSITY DISTRIBUTION WITHIN ANNUAL LAYERS

It was shown that the usage of photometrical or X-raygraphical method in investigation of wood annual layer structure brings about equal results at wood density distribution analysis within annual layers. Both methods with a great exactness reveal specific peculiarities of density distribution within annual layers in separate years. The applicability of these methods in dendro-chronological, ecological and forest biometry investigations is being now discussed.

И. А. КУПЕРМАН, Г. А. БОЧКОВ

#### УСТАНОВКА ДЛЯ ИЗМЕРЕНИЯ ГАЗООБМЕНА БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ

Предлагается новая модификация описанного ранее прибора для измерения газообмена биологических объектов. Принцип измерения основан на сочетании волюметрии и манометрии. Изменение объема газа во вместилище определяется взвешиванием колена манометра, сообщающегося с атмосферой. Каждый прибор снабжен индивидуальной термостатирующей рубашкой. Модификация может использоваться для измерения фотосинтеза и дыхания в широком диапазоне температур. Представлены результаты испытания установки.

В одной из предыдущих публикаций [1] был описан прибор для измерения дыхания отделенных органов растений и других мелких биологических объектов в замкнутой камере, позволяющий работать с относи-

тельно большой массой материала в широком диапазоне температур. В дальнейшем прибор подвергся значительной модификации, в результате чего были улучшены эксплуатационные характеристики и расширена область применения. Новый вариант в течение ряда лет использовался для изучения газообмена растений и насекомых на свету и в темноте и оказался достаточно надежным и удобным в работе.

Принцип измерения, лежащий в основе работы прибора, сочетает волюметрию и манометрию [2]. Значение манометрической составляющей, благодаря особенностям конструкции, сведено к минимуму, поэтому необходимость точно учитывать объем газовой фазы или ограничивать величину объекта отпадает. В некоторых исследованиях это имеет первостепенное значение, так как, во-первых, повышает репрезентативность выборки и, во-вторых, облегчает измерения в условиях низкой интенсивности газообмена, например при отрицательной температуре. Сущность принципа заключается в том, что при постоянном суммарном объеме газа и жидкости в системе об изменении объема газа можно судить по изменению веса жидкости. Практически измерение сводится к учету веса рабочей жидкости, находящейся в съемном сосуде.

Прибор (рис. 1) состоит из рубашки 1, через которую прогоняется термостатирующий агент; камеры для объекта 2; сосуда 3 для поглотителя  $CO_2$ ; пробки 4, служащей нижним коленом системы, заполненной рабочей жидкостью; крана 5; съемного бюкса со шлифом 6 и муфты с пробкой 7. В качестве рабочей жидкости используется концентрированный раствор  $NaCl$  или другой соли, плохо растворяющий  $CO_2$  и не замерзающий в широком диапазоне температур. Осветитель (рис. 2) состоит из лампы накаливания 1, отражателя 2 и водяного фильтра 3 (толщина слоя воды 90 мм). Выход осветителя выполнен в виде матовой пластин-

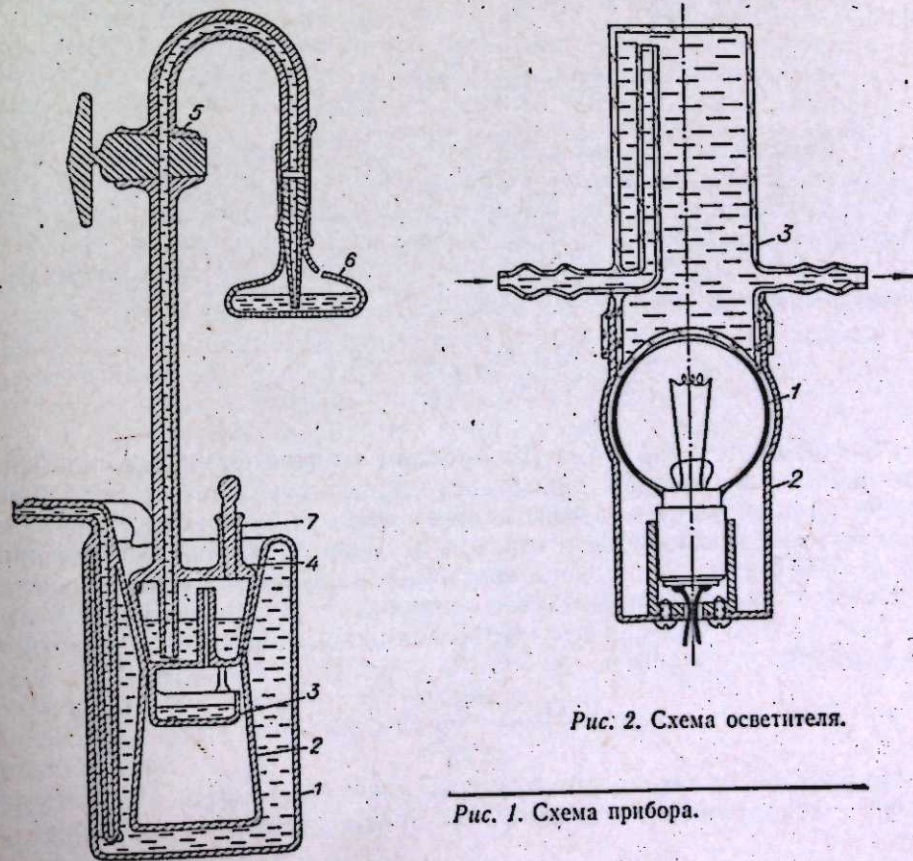


Рис. 2. Схема осветителя.

Рис. 1. Схема прибора.



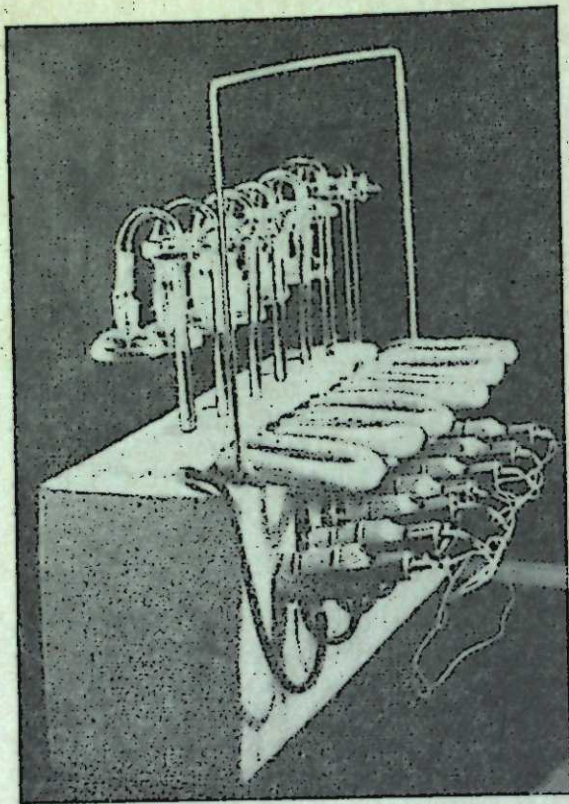


Рис. 3. Блок с семью приборами.

ки 4. Семь последовательно соединенных приборов, размещенных в пенопластовом кожухе, объединяются в один блок (рис. 3). Сверху приборы закрываются поролоновыми кружками с целью затемнения и предохранения нетермостатированной верхней части пробки. Рабочим раствором прибор заполняется с помощью резиновой груши с трубкой, надеваемой на муфту 7 (см. рис. 1). При заполнении необходимо добиться полного удаления пузырьков воздуха, резко снижающих чувствительность прибора. Равновесие в системе газ — жидкость — объект устанавливается при открытом кране 5, который перекрывают в начале и конце каждой экспозиции. При закрытом кране периодически взвешивают съемный бюкс 6, который на это время закрывают пробкой. Расчет ведется по формуле

$$\Delta V = \frac{P_1 - P_2}{d} (1 + k),$$

где  $\Delta V$  — изменение объема газовой фазы за время экспозиции;  $P_1$  и  $P_2$  — соответственно вес бюкса 6 в начале и в конце экспозиции,  $d$  — удельный вес рабочей жидкости,  $k$  — манометрическая константа, связанная с изменением давления в системе за счет перераспределения жидкости между пробкой 4 и бюксом 6 (см. рис. 1). Величина  $k$  рассчитывается по формуле, вывод которой дан ранее [1]:

$$k = \frac{V_r + AV_{ж}}{H} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_2} \right),$$

где  $V_r$  — объем газовой фазы;  $V_{ж}$  — объем жидкой фазы;  $A$  — коэффициент растворимости газа при данной температуре;  $H$  — атмосферное давление, выраженное в высоте столба рабочей жидкости;  $S_1$  и  $S_2$  — площади мениска жидкости в колене 4 и бюксе 6. В описываемом приборе  $k=0,015$ , поэтому ошибка, связанная с варьированием этой величины в пределах 30% в результате возможных изменений  $V_r$  и  $V_{ж}$ , не превышает 0,5%. В большинстве случаев можно ограничиться упрощенной формулой:

$$\Delta V = \frac{P_1 - P_2}{d}.$$

Не вдаваясь в детали техники измерений газообмена в замкнутой камере с использованием щелочи или буфера, подробно описанной в

специальных руководствах [3—6], остановимся на некоторых особенностях предлагаемой конструкции. Прежде всего отметим, что путем взаимной замены заправленных и незаправленных щелочью верхних частей прибора, выполненных на нормальных шлифах, можно у равномерно дышащих объектов на одном и том же образце определять дыхательный коэффициент. Для поддержания постоянной концентрации  $CO_2$  при измерении выделяемого в процессе фотосинтеза кислорода применяются насыщенные карбонат-бикарбонатным буфером поролоновые пластинки толщиной 1,0—1,5 мм. Их помещают на дно рабочей камеры (либо непосредственно, либо в мешочке из полиэтиленовой пленки), отделяя от объекта упругой сеточкой из индифферентного материала (органы растений можно фиксировать в рамке с помощью тонких резинок). Смоченные буфером стенки ячеек поролона обеспечивают не только большую площадь контакта жидкой и газовой фаз и, следовательно, интенсивную диффузию молекул  $CO_2$ , но и достаточный запас буфера — 20—25 мл. Время установления равновесия может быть сокращено впрыскиванием с помощью медицинского шприца углекислоты через закрытую с одного конца резиновую трубку, надеваемую на муфту 7 (см. рис. 1). Перед началом измерений эта трубка заменяется пробкой. Принципиально возможно поролоновые пластинки в полиэтиленовом мешочке не заправлять каждый раз свежим буфером, а после измерения помещать в емкость над большим объемом того же буфера, как бы подзаряжая их.

Для термостатирования используются любые ультратермостаты отечественного или зарубежного производства. Охлаждение осветителей может осуществляться автономно или с помощью того же термостата. В последнем случае они соединяются последовательно с приборами и термостатированная жидкость поступает вначале в водяные рубашки приборов, а затем в тепловые фильтры, где ее температура повышается за счет лучистой энергии ламп. Подогретая жидкость поступает вновь в термостат и охлаждается до требуемой температуры в результате контакта с источником холода — змеевиком, через который протекает водопроводная вода. Удовлетворительное термостатирование достигается лишь при достаточно постоянной скорости съема тепла. Если в водопроводной сети напор не стабилен, можно применить простейший стабилизатор — открытый сосуд с тремя патрубками: для сети, слива и термостата.

Для получения низких и отрицательных температур можно использовать различные источники холода, размещенные как вне, так и внутри термостата. В нашей практике хорошо зарекомендовал себя такой прием. В люк ультратермостата опускали металлический сосуд с одинарным дном и двойными стенками, пространство между которыми заполнено термоизолятором. В сосуд наливали жидкий азот (расход 3—4 л/ч). Так как в этом случае теплообмен осуществляется главным образом через дно сосуда, он практически стабилен при изменении высоты столба жидкого азота, что позволяет достичь высокой степени термостатирования.

Для осветителей использовали автомобильные лампы с силой света, равной 70 свечам. Перепад температур воздуха между первым и последним приборами при циркулировании воды со скоростью 4—5 л/мин не превышал  $0,2^\circ C$ . Стенки гнезда пенопластового блока окрашивали в белый цвет, а выход осветителей снабжали рассеивателем в виде матовой пластинки, чем достигали относительно одинаковой освещенности у различно расположенных объектов.

Технические характеристики применявшегося варианта установки следующие.

Абсолютная суммарная ошибка	в пределах 0,01 мл
Оптимальная величина отсчета	0,05—5 мл



Скорость поглощения $\text{CO}_2$ . . . . .	не менее 10 мл/ч
Скорость выделения $\text{CO}_2$ . . . . .	до 1,5 мл/ч
Объем газовой фазы . . . . .	150 мл
Полезный объем вместилища . . . . .	100 мл
Освещенность объекта . . . . .	до 15—20 тыс. люкс
Число приборов в блоке . . . . .	7
Габаритные размеры блока . . . . .	700×250×550 мм <sup>3</sup>

Поправка, связанная с недостаточным термостатированием и изменением атмосферного давления в период экспозиции, вносится на основании отсчетов контрольного прибора (одного из семи в каждом блоке). Так как объем газовой фазы достаточно велик (150 мл), то ошибка в пределах 0,01 мл может быть получена лишь при хорошем термостатировании и отсутствии сквозняков.

Сочетание большого объема газовой фазы с относительно высокой чувствительностью и широкой амплитудой величины отсчета позволяет проводить на приборе как кратковременные, так и длительные измерения. Индивидуальная термостатирующая рубашка, которой снабжен каждый прибор, и емкий сосуд для щелочи (5 мл) способствуют экономии времени при смене образцов, так как отпадает необходимость извлекать прибор из термостатирующей ванны (достаточно приподнять верхние части приборов) или менять щелочь. Это позволяет одному оператору, обслуживая два блока и снимая отсчеты через 20—30 мин (для быстрого взвешивания очень удобны демпферные аналитические весы с манипулятором АДВ-200), измерить за рабочий день интенсивность дыхания 36 образцов, т. е. сделать три закладки по 12 образцов.

Измерение интенсивности фотосинтеза требует большего времени, и сходимость параллельных определений значительно ниже. Если для измерения интенсивности дыхания при весе образца 5—20 г, как правило, достаточно двух параллельных проб, то для получения удовлетворительных результатов при измерении интенсивности фотосинтеза необходимо 4—6 проб при площади образца 5—10 см<sup>2</sup>.

Приведем некоторые примеры использования установки. На рис. 4 представлены результаты измерения интенсивности дыхания усредненной пробы листьев 30-дневных растений пшеницы при разных температурах. Для измерений использовали 4 блока, каждый из которых подключали к отдельному термостату, настроенному на соответствующую температуру (5, 15, 25 и 35° С). Из семи приборов каждого блока один работал как контрольный, а в остальные шесть помещали об-

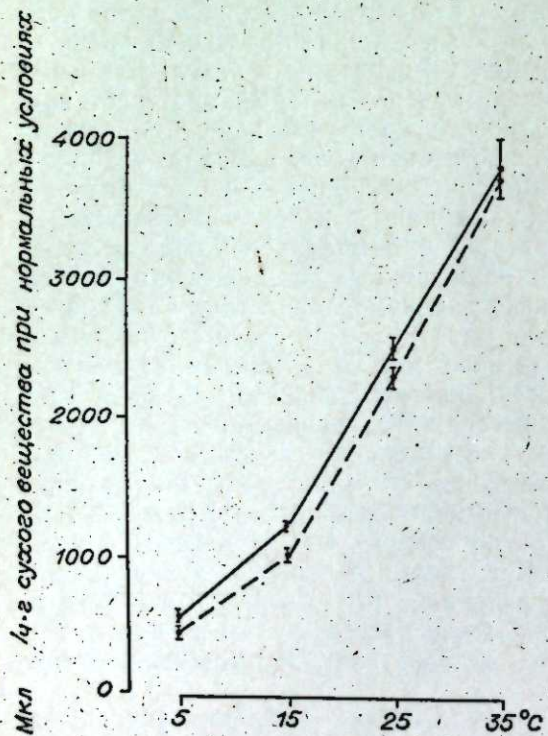


Рис. 4. Температурная зависимость дыхания листьев пшеницы. —  $\text{O}_2$ , — — —  $\text{CO}_2$ .

разцы (листья и стебли), причем три прибора были заправлены щелочью, а три незаправлены. После установления равновесия, на что было затрачено 30 мин, и измерений в течение двух 20-минутных экспозиций, верхние части приборов каждого блока, заправленные щелочью, обменивали на незаправленные и наоборот. Так как температурное равновесие было уже достигнуто, для установления нового равновесия, в процессе которого поглощалась углекислота, достаточно было всего 10 мин. Затем измерения вновь повторяли в течение двух 20-минутных экспозиций. Таким образом, изменение объема газовой фазы в каждом приборе измеряли как в присутствии щелочи, так и без нее, что позволило рассчитать поглощение  $\text{O}_2$  и выделение  $\text{CO}_2$  при всех четырех температурах.

Рис. 5 дает представление о временном ходе опыта по измерению газообмена колосьев пшеницы в разные фазы созревания на свету и в темноте (повторность четырехкратная). В качестве источника и поглотителя  $\text{CO}_2$  использовали буфер № 9 (0,425 М  $\text{NaHCO}_3 + 0,075$  М  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ), поддерживающий концентрацию  $\text{CO}_2$  в газовой фазе около 1,5% [5]. На переходные процессы при включении и выключении света отводили по 60 мин, экспозиция составляла 30 мин. (О том, что во время пребывания в камере колосья не претерпевали существенных изменений, свидетельствует почти одинаковая интенсивность дыхания в начале и в конце опыта.) Измерения показали, что в первую фазу созревания интенсивность фотосинтеза колосьев пшеницы выше интенсивности дыхания, затем по мере старения на фоне снижающейся интенсивности дыхания баланс  $\text{O}_2$  на свету достигает компенсационного уровня и в дальнейшем становится отрицательным. В заключение подчеркнем, что предварительного подбора параметров, при описанных [3—6], требует проведения измерения. В первую очередь это относится к методике измерения фотосинтеза, зависящего от большего, чем дыхание, числа переменных.

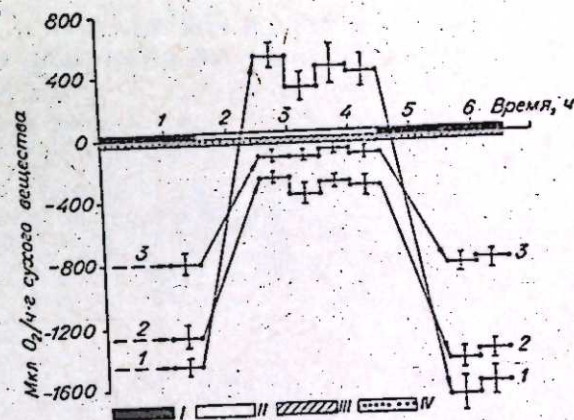


Рис. 5. Временной ход опыта по измерению газообмена колосьев пшеницы в разные фазы созревания.

I — период затемнения; II — период освещения; III — период измерения; IV — период установления равновесия. 1 — наливы, 2 — молочная спелость, 3 — молочно-восковая спелость;  $\bar{x}$  — среднее арифметическое.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
2/IV 1972

#### ЛИТЕРАТУРА

- И. А. Куперман, Е. В. Хитрово, Г. А. Бочков. Физиология растений, 1967, 14, вып. 4, 750.
- И. А. Куперман, Г. А. Бочков, Е. В. Хитрово. Авт. свид. СССР, кл. 30а, 4/01, № 214012.
- В. В. Умбрейт, Р. Х. Буррис, Дж. Ф. Штрауффер. Манометрические методы изучения тканевого обмена. М., Изд-во иностр. лит., 1951.



4. В. Л. Вознесенский, О. В. Заленский, О. А. Семихатова. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.—Л., «Наука», 1965.
5. О. А. Семихатова, М. В. Чулановская. Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза растений. М.—Л., «Наука», 1965.
6. Manometrische Methoden und ihre Anwendung in Biologie und Biochemie. Herausgegeben von A. Kleinzeller, VEB Gustav Fischer, Verlag Jena, 1965.

I. A. Kuperman, G. A. Bochkov

A DEVICE FOR MEASURING OF GAS-EXCHANGE  
OF BIOLOGICAL OBJECTS

A new modification of apparatus earlier described for measuring of gas-exchange of biological objects is given. The principle of measuring is based on combining of volumetry and manometry.

The volume change of the gas in the receptacle is determined by weighing manometry joint communicated with atmosphere. Each apparatus is supplied with individual thermostatical mantle. The modification can be used for measuring of photosynthesis and respiration within wide temperature range. Results of operation of the device are presented.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

И. Л. КЛЕВЕНСКАЯ, Б. М. КЛЕНОВ

РОСТ И АЗОТФИКСАЦИЯ НЕКОТОРЫХ ОЛИГОНИТРОФИЛОВ  
НА ГУМИНОВЫХ КИСЛОТАХ И ФУЛЬВОКИСЛОТАХ

Установлено, что многие олигонитрофильные микроорганизмы способны расти на средах, содержащих гуминовые и фульвокислоты. Чистые культуры олигонитрофилов разлагают за две недели от 4 до 24% гуминовых кислот и от 6 до 34% фульвокислот. Некоторые формы фиксируют при этом азот атмосферы: от  $0,34 \pm 0,05$  до  $0,95 \pm 0,03$  мг на 30 мл среды за этот период. Предполагается, что развитие многих культур олигонитрофильных микроорганизмов и процесс биологической фиксации азота в почве в значительной мере обеспечиваются наличием специфических гумусовых кислот.

Многочисленные исследования свидетельствуют о том, что азотфиксирующие микроорганизмы могут фиксировать азот, используя разнообразные источники углерода: крахмал, простые и сложные сахара, органические кислоты, спирты и др. [1—6]. Однако все эти соединения встречаются в почвах в очень небольших количествах [7, 8] и к тому же очень быстро потребляются почвенными микроорганизмами. В связи с этим остается неясным вопрос о том, какими соединениями обеспечиваются потребности микроорганизмов в энергетических веществах при развитии и азотфиксации в природных условиях.

Проведенные нами исследования показали, что такими соединениями для ряда микроорганизмов могут быть гуминовые кислоты и фульвокислоты.

Препараты этих кислот были выделены по методу И. В. Тюрина [9] из декальцированных образцов различных южнотаежных почв Западной Сибири. Содержание гуминовых кислот этой фракции в исследуемых почвах составляет 20—30% от общего органического углерода почвы, фульвокислот — соответственно 15—20%. Элементарный состав гуминовых кислот колеблется в следующих пределах: С 49—54%, Н 3,5—4%, N 2,9—3,5% и О 40—50%. Фульвокислоты отличаются более низким содержанием С (38—41%) и N (около 2%) и представляют, судя по отношениям С:Н, наименее зрелые и конденсированные формы органического вещества, нежели гуминовые кислоты [10, 11]. В целом в исследуемых почвах содержится 10—20 г гуминовых кислот и 8—15 г фульвокислот на 1 кг воздушно-сухой почвы.

Для исследования было взято 30 культур олигонитрофильных микроорганизмов, у которых азотфиксирующая способность была обнаружена ранее при росте на сахарах, спиртах и органических кислотах [6].

Для выявления способности к росту и фиксации азота этими культурами при росте на гуминовых и фульвокислотах использовалась среда М. В. Федорова в модификации Т. А. Калининской [8], в которую в качестве источника углерода добавлялись препараты гуминовых и фульвокислот. Концентрация кислот в среде составляла 0,025%, азота 20 мг/л при добавлении фульвокислот и 22 мг/л при добавлении гуминовых кислот.

Разложение гуминовых и фульвокислот микроорганизмами определялось методом, описанным Д. И. Никитиным [12], по изменению оптической плотности в сравнении со стерильными контролями. Оптическая плотность находилась с помощью фотоэлектрического абсорбциометра-нефелометра ФАН-589 после удаления микробной биомассы на мембранных фильтрах. Продолжительность опыта две недели. Содержание азота в начале и в конце опыта определялось методом Кьельдаля. Повторность опыта пятикратная. В данном сообщении приведены результаты, полученные при использовании препаратов гуминовых и фульвокислот из дерново-глеевой почвы.

Опыты показали, что очень многие олигонитрофильные микроорганизмы обладают высокой способностью разлагать гуминовые и фульвокислоты (табл. 1).

Судя по нашим данным, активность олигонитрофилов значительно более высокая, чем других микроорганизмов. Для сравнения можно привести данные Д. И. Никитина [12], полученные в опытах с микробными ассоциациями (заражение среды



Таблица 1  
Интенсивность разложения гуминовых и фульвокислот олигонитрофильными микроорганизмами

Культура	Разложение, %		Культура	Разложение, %	
	гуминовых кислот	фульвокислот		гуминовых кислот	фульвокислот
<i>Pseudomonas herbicola</i>	4	12	<i>Bacillus oligonitrophilus</i> , шт. 6	4	8
<i>Pseudomonas denitrificans</i>	4	6	<i>Bacillus oligonitrophilus</i> , шт. 320	20	13
<i>Pseudomonas fluorescens</i> , шт. 617-2	24	8	<i>Bacillus venturii</i>	4	4
<i>Pseudomonas fluorescens</i> , шт. 414	4	12	<i>Bacillus mucilaginosus</i>	0	0
<i>Pseudomonas desmolyticum</i>	4	8	<i>Bacillus megaterium</i>	16	10
<i>Pseudomonas</i> , шт. 423	8	12	<i>Bacillus vitreus</i>	20	12
<i>Pseudomonas liquefaciens</i>	8	12	<i>Bacillus</i> , шт. 204	12	20
<i>Pseudomonas radiobacter</i>	8	8	<i>Bacillus peritomaticus</i>	Не иссл.	3
<i>Bacterium</i> , шт. 605	4	28	<i>Mycobacterium globiforme</i>	4	23
<i>Bacterium</i> , шт. 502	10	32	<i>Mycobacterium</i> , шт. 433	4	24
<i>Bacterium</i> , шт. 925	4	6	<i>Mycobacterium</i> , шт. 420	0	23
<i>Bacterium</i> , шт. 619	0	12	Культура 418	8	16
<i>Bacterium aliphaticum</i>	24	10	<i>Pseudobacterium sublutum</i>	4	34
<i>Bacillus cereus</i>	0	8	Смешанная культура 110	4	0
<i>Bacillus</i> , шт. 506	20	20	Смешанная культура 616	4	0

суспензией почв), развивающимися на средах с гуматами, которые являются единственным источником питательных веществ. Обесцвечивание этих сред микроорганизмами ассоциациями не превышало 6—8% за 14 месяцев. В наших опытах чистые культуры олигонитрофилов разлагали от 4 до 24% гуминовых и от 6 до 34% фульвокислот за две недели.

Следует, однако, оговориться, что к данному сравнению нужно подходить с некоторой осторожностью. В отличие от сред, применяемых Д. И. Никитиным, использованные нами среды имели добавки некоторых минеральных соединений и ростовых веществ в виде дрожжевого автолизата, что могло стимулировать деятельность микроорганизмов. Но даже учитывая это обстоятельство, можно считать, что олигонитрофильные микроорганизмы могут активно участвовать в разложении гумусовых веществ, что определяет их большую роль в почвенных процессах.

Многие культуры олигонитрофилов, используя гуминовые и фульвокислоты, способны фиксировать азот атмосферы. Так, из 30 культур 18 заметно обогащали среду

Таблица 2

Эффективность азотфиксации культурами на средах с гуминовыми и фульвокислотами (в мг на 30 мл среды)

Культура	Гуминовые кислоты, $M \pm m$	Фульвокислоты $M \pm m$
<i>Pseudomonas herbicola</i>	0	0,95 ± 0,03
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	0,23 ± 0,03	0
<i>Pseudomonas liquefaciens</i>	0,26 ± 0,01	0
<i>Pseudomonas radiobacter</i>	0	0,40 ± 0,02
<i>Bacterium</i> , шт. 502	0	0,34 ± 0,05
<i>Bacterium</i> , шт. 925	0,23 ± 0,09	0,90 ± 0,03
<i>Bacterium aliphaticum</i>	0,27 ± 0,02	0
<i>Bacillus</i> , шт. 204	0,24 ± 0,06	0
<i>Bacillus</i> , шт. 506	0,30 ± 0,01	0
<i>Bacillus mucilaginosus</i>	0,11 ± 0,01	0,50 ± 0,14
<i>Bacillus oligonitrophilus</i>	0	0,35 ± 0,04
<i>Bacillus peritomaticus</i>	0	0,49 ± 0,05
<i>Bacillus venturii</i>	0	0,41 ± 0,02
<i>Bacillus vitreus</i>	0,32 ± 0,03	0
<i>Mycobacterium</i> , шт. 433	0	0,49 ± 0,07
<i>Pseudobacterium sublutum</i>	0	0,94 ± 0,06
Смешанная культура 110	0	0,92 ± 0,02
Смешанная культура 616	0	0,40 ± 0,04

азотом (табл. 2). При этом эффективность азотфиксации была не ниже, а в ряде случаев выше, чем на таких источниках углерода, как сахароза, глюкоза, маннит и др. [6].

Таким образом, с большим основанием можно считать, что в почве развитие многих культур олигонитрофильных микроорганизмов и процесс биологической фиксации азота обеспечиваются наличием гуминовых кислот и фульвокислот. Так как эти соединения всегда присутствуют в почве, то фиксация азота теоретически может происходить постоянно. Однако при этом следует иметь в виду, что гуминовые и фульвокислоты, обладая высокой реакционной способностью, образуют с минеральной частью почвы прочные комплексные соединения. Возможно, они менее доступны для микроорганизмов, чем выделенные препараты гумусовых кислот, используемых в наших опытах. Кроме того, этот процесс могут лимитировать и другие факторы, рассмотренные нами ранее [6].

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
7/IV 1972

#### ЛИТЕРАТУРА

- В. Н. Омелянский. Избр. труды, т. 1. Изд-во АН СССР, 1963.
- М. Ф. Федоров. Биологическая фиксация азота атмосферы. Сельхозгиз, 1952.
- Ж. Пошон, де Баржак. Почвенная микробиология. Изд-во иностр. лит., 1960.
- Т. А. Калининская. Автореф. канд. дисс. М., 1954.
- В. Т. Емцев. Микробиология, 1962, 31, вып. 1.
- И. Л. Клевенская. Автореф. докт. дисс. Новосибирск, 1971.
- Я. В. Пейве. Биохимия почв. М., 1961.
- М. В. Федоров, Т. А. Калининская. Микробиология, 1961, 30, вып. 5.
- И. В. Тюрин. Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, 1953, т. XXXVIII.
- Б. М. Кленов. В сб. «Генетические особенности и вопросы плодородия почв Западной Сибири». Новосибирск, «Наука», 1972.
- Б. М. Кленов. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1971, № 15, вып. 3.
- Д. И. Никитин. Автореф. канд. дисс. М., 1967.

I. L. Klevenskaya, B. M. Klenov

#### GROWTH AND NITROGEN FIXATION OF SOME OLIGONITROPHILOUS MICROORGANISMS IN HUMIC AND FULVIC ACIDS

Many oligonitrophilous microorganisms were determined to be capable to grow in media containing humic and fulvic acids. Pure oligonitrophilous cultures decompose within a fortnight from 4 to 24% of humic acids and from 6 to 34% of fulvic acids. Some forms fix for all this the atmospheric nitrogen from  $0,34 \pm 0,05$  to  $0,95 \pm 0,03$  mg per 30 ml of medium within a fortnight. Development of many cultures of oligonitrophilous microorganisms and the process of biological nitrogen fixation in soil is supposed to occur to a considerable degree due to the presence of specific humus acids.

Г. М. СВЕРИДОНОВ, Г. В. КРЫЛОВ, Ю. В. НИКИФОРОВ

#### О НАХОДКАХ ГОРНОГО ВОСКА НА АЛТАЕ И ЕГО ПРОИСХОЖДЕНИИ

В последнее время горному бальзаму — мумиё — уделяют много внимания. О его происхождении существует ряд гипотез, нередко противоречивых. Многие авторы в своих статьях ссылаются по Ибн-Сину (Авиценну). В своем «Каноне врачебной науки» [1] Авиценна называет «мумиё — горный воск, озокерит». Он пишет: «У горного воска та же сила и естество, что и у твердых и жидких битумов, смешанных вместе, только он полезнее и приносит большую пользу. Горный воск хорошо помогает от



общего паралича и паралича лицевого нерва, от падения на грудь и печень, при переломе костей и т. д.». Переводя «мум» — воск, Авиценна этим самым определил его происхождение.

Воск содержится в различных растениях, однако скопиться в больших количествах он может лишь в результате переноса и переработки дикой медоносной пчелой.

Мумиё, обнаруженное в различных районах СССР и за рубежом, часто не похоже на воск и ничего с ним общего не имеет. Мы уже писали об одной из форм мумиё — мумиё-бракшуне на Алтае [2].

Поиски горного воска на Алтае начались в районах развитого пчеловодства, где и в настоящее время еще часто находят деревья с дуплами диких пчел. Поиски проведены в радиусе 200 км<sup>2</sup> в бассейне р. Катунь и ее притоков — рек Сема, Чемал, Емурла и по притоку р. Каменка — р. Сараса. Вся эта площадь в геологическом отношении относится к Катунскому антиклинорию, разбитому на ряд тектонических блоков (горстов), сложенных породами протерозоя, венда и кембрия, с небольшими участками — грабенами, выполненными девонистыми осадками.

Горные породы в этих местах подверглись физико-химическому выветриванию, выдуванию, карстообразованию с возникновением небольших пещер, нишевых углублений и карнизов, куда не попадают атмосферные осадки. Эти ниши и карнизы и послужили местами скопления горного воска.

Геолог Алтайской геофизической экспедиции ЗСГУ Ю. В. Никифоров обнаружил в этом районе более 20 местонахождений горного воска. Они найдены в скалистых местах с высотными отметками 500—800 м над уровнем моря. Первая находка была сделана в долине р. Емурла в приустьевой части ручья Кузлейля. Здесь на крутом южном скалистом склоне в 100—150 м от уреза воды среди битуминозных известняков баратальской свиты протерозоя имеется куполообразная пещера, с участками дробления, выполненными белым кальцитом. Вход в пещеру довольно широкий — около 15 м при высоте 8—12 м. Вглубь пещера уходит на 8—10 м. Потолок куполообразный с многочисленными горизонтальными трещинами. Все трещины заполнены темно-коричневой массой. Со свода свисают черные веретенообразные сосульки в виде бахромы. Длина сосулек 1—2,5, реже 5 см при поперечнике 2—3 мм. В пещере ощущается специфический восково-медовый запах. Пещера подвергается сильному солнечному прогреву и защищена от ветров.

Горный воск был найден также на южном склоне долины р. Малой Кыркылы (левый приток р. Сараса) в 50 м по вертикали от уреза воды. Здесь среди высоких скал (высотой до 50—60 м) в серых брекчированных известняках проходит горизонтальная трещина, и к ней приурочены три пещерообразных углубления около 2—3 м в диаметре, глубиной 1—3 м. На вогнутых стенках и потолке висят в виде бахромы многочисленные сосульки темно-коричневого цвета. В некоторых щелях при соскабливании встречались мертвые пчелы и неразвитая мертвая детка.

В других местах горный воск встречается в трещинах и нишах среди хлоритосерпичитовых сланцев, в зеленых песчаниках и реже в кислых эффузивах и порфиритах. Несмотря на значительное удаление местонахождений горного воска, его сосульки везде имели одинаковую форму, однообразный темно-коричневый цвет и восковой запах. Во многих нишах кружились медоносные пчелы. Роль их в настоящее время не ясна: или они продолжают наклеивать на потолок воск, или, возможно, растаскивают остатки старых заброшенных пчелиных гнезд. Этот вопрос требует специального изучения. Все местонахождения приурочены исключительно к южным склонам отвесных труднодоступных скал, вблизи рек и широких долин. Предварительная оценка запасов горного воска на Алтае составляет около 200 кг. Сбор может быть организован со специальным горным снаряжением.

Лабораторным изучением установлен удельный вес (плотность) — 1,9—2,3 г/см. Около 40% горного воска составляют минеральные вещества. В районе первого местонахождения с пасеки совхоза Чергинского была взята проба воска и прополиса для сравнения. Все пробы взвешивались и сжигались в муфельной печи при температуре 430° (химик-аналитик Г. П. Хафизова, Алтайская геофизическая экспедиция). Затем пробы сжигались на спектрографе ИСП-22 и расшифровывались на 30 элементов (спектрографист Л. Г. Загайнова).

Спектральный состав горного воска, а также воска с пасеки и прополиса с пасеки показал одни и те же элементы с небольшими колебаниями. Разница отмечена в количестве свинца, который в прополисе составлял сотые доли процента, а в горном воске отсутствовал. В отличие от других видов мумиё воск, прополис и горный воск содержат много фосфора (более 1%).

Медицинское изучение горного воска при лечении травматических переломов началось в Средней Азии А. Ш. Шакировым [3].

## ВЫВОДЫ

1. Горный воск существенно отличается по своему происхождению и характеру накопления запасов от других видов мумиё и, в частности, от мумиё-бракшун.

2. В образовании горного воска, по-видимому, участвует дикая медоносная пчела.  
3. Горный воск Алтая как лечебное средство должен быть фармакологически изучен.

Биологический институт СО АН СССР,  
Новосибирск  
Алтайская геофизическая экспедиция  
Западно-Сибирского  
геологического управления,  
с. Майма

Поступила в редакцию  
6/IX 1972

## ЛИТЕРАТУРА

1. Ибн-Сина (Авиценна). Канон врачебной науки, т. II. Ташкент. Изд-во АН УзССР, 1956.
2. Г. В. Крылов, Ю. В. Никифоров, Э. В. Степанов. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1971, № 5, вып. 1.
3. А. Шакиров. Мумиё лечит травмы. Охрана труда и социальное страхование, 1968, № 5.

Б. Ф. БЕЛЫШЕВ

## О ЗАВИСИМОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СТРЕКОЗ (*ODONATA, INSECTA*) В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ФАКТОРА — ВЛАЖНОСТИ

Сравнение фаун сырого южного Приморья и очень сухого Забайкалья показало, что фактор влажности на распространение голарктических стрекоз не влияет — все забайкальские стрекозы встречаются и в Приморье.

Предполагается, что тропические стрекозы не столь пластичны, что видно при сравнении фаун Индокитая и Индостана, бассейна р. Конго и саванн восточной Африки. Это объясняется различными условиями формирования фаун.

В работе [1] мы проанализировали взаимосвязь отдельных видов фауны стрекоз западной Азии (в пределах от Полярного круга до Индийского океана) с ландшафтными зонами и констатировали: видов с абсолютно проявленной азональностью, т. е. распространенных во всех зонах, как и видов с хорошо выраженным зональным распространением, не так много, но первых явно больше; основная масса видов стрекоз, хотя и является эврибионтами, но занимает или несколько близких зон (например, степь, полупустыню, пустыню), или две резко различные по своим экологическим проявлениям зоны (например, лес и степь), но одну из них часто заселяет не полностью, а частично. Следовательно, не зональность определяет (или ограничивает) распространение отдельных видов стрекоз, а скорее общий комплекс климатических условий. Но эта зависимость выражена в значительно меньшей степени, чем у растений и наземных животных.

Таким образом, утверждалось, что у стрекоз зональное распространение развито слабо. Это связывалось с азональным распространением биотопов стрекоз — водоемов — и нахождением стрекоз зимой в водной среде, где действие отрицательных температур или снижено, или совершенно отсутствует.

В этой работе мы рассматривали широтные ландшафтные зоны, т. е. совокупное действие факторов.

Изолированно изучать влияние отдельных факторов можно только при сравнении биологических проявлений видов или состава фаун, распространенных на близких широтах, но в экологически резко различных условиях, например по влажности. Такое сравнение можно произвести, сопоставляя фауну Забайкалья [2] с фауной долины нижнего течения р. Монхухай в южном Приморье [3]. Обе территории расположены на близких широтах, но в резко различных по влажности условиях. Забайкалье отличается высокой сухостью, тогда как в долине р. Монхухай летом постоянно высокая влажность, определяемая муссонным климатом, — это область развития гидрофиллов.



Общих видов для сухого Забайкалья и очень влажного Приморья — 22, и это из 26 забайкальских, т. е. практически все виды этой страны встречаются на той и другой территории. *Sympetrum striolatum* Charp. летает в Монголии и, следовательно, может быть причислен к фауне южного Забайкалья — тут и там одинаково сухо. Виды *Sympetrum scoticum* Don, *Ophiogomphus cecilia* Fourg. и *Nihonogomphus ruptus* Selys известны немногочисленно севернее долины р. Монхухай и также могут считаться общими\*. Таким образом, все виды Забайкалья встречаются в условиях сырого муссонного климата южного Приморья. Следует подчеркнуть, что основная масса видов или голарктическая по своему происхождению и современному распространению, или принадлежит к широко распространенным видам, почти с долготными трансевразийскими ареалами, например *Calopteryx virgo* L. или *Sympetrum pedemontanum* All., которые уже не голарктические, а субголарктические.

Все это позволяет констатировать, что для голарктических видов стрекоз экологический фактор — влажность — не имеет значения при их расселении. Молодая, динамичная фауна Голарктики, подвергавшаяся относительно недавно сильным и разнообразным воздействиям меняющегося климата, легко осваивается в условиях различной влажности и одинаково населяет и самые сухие, и самые влажные территории.

Выделяется и особая группа видов, которые живут в условиях муссонного климата долины р. Монхухай и отсутствуют в сухом Забайкалье. Из этой группы следует исключить *Nehalennia speciosa* Charp., *Libellula relictata* Belyshev et Kiauta и *Aeschna coluberculata* Harp. — это виды трансевразийские (в долготном смысле), но пока известные не со своей территории их обширных ареалов.

И только 13 видов из 40, известных в долине р. Монхухай, связаны с влажным муссонным климатом и отсутствуют западнее, в условиях сухого климата Забайкалья. Но при внимательном рассмотрении ареалов этих видов оказывается, что в иных случаях это не совсем так: *Pantala flavescens* Fabr. хорошо живет в советской Средней Азии, где явно сухо [4], *Sympetrum eroticum* Selys, *S. matulinum* Selys, *S. parvulum* Bart., *S. infuscalum* Selys, *Lyriothemis pachigastria* Selys и некоторые другие упоминаются, например, для центрального и северного Китая [5], где далеко не влажный климат.

Таким образом, создается впечатление, что приуроченность всех этих видов (которые к тому же никак нельзя считать голарктическими — они характерны для субголарктики и явно южного происхождения) к побережью океана с его влажным климатом является проявлением не экологического, а чисто зоогеографического характера, т. е. проявлением исторического фактора. Это или виды южной фауны, предельно проникшие на север, которые в настоящее время не расширяют свои ареалы, или реликты, сохраняющие или даже сужающие свои ареалы.

Эврибионтность голарктических стрекоз проявляется очень четко в отношении экологического фактора — влажности. Но, конечно, это не говорит об абсолютном безразличии всех стрекоз к влажности. Так, например, вид *Somatochlora arctica* Zett. распространен от северного побережья Сибири вплоть до 41°, но только вдоль влажного Приморья. В степях и много севернее эта стрекоза отсутствует. С другой стороны, например, вид *Sympetrum tibiale* Ris известен только из сухих пространств Монголии, Казахстана и Средней Азии. Но эти примеры следует рассматривать как исключения, а не правило.

Все сказанное выше в отношении голарктических стрекоз позволяет снова повторить прежние наши утверждения, что стрекозы относительно мало связаны с конкретными условиями внешней среды — это типичные эврибионты.

Так или иначе, но для голарктических стрекоз влажность воздуха как экологический фактор почти не имеет значения при их расселении. Голарктические стрекозы, за малым исключением, могут находиться и в условиях очень высокой влажности воздуха, и в условиях его высокой сухости. Этим и объясняется то, что их ареалы очень вытянуты в долготном направлении и нередко от океана до океана.

Является ли такое отношение к влажности общим моментом для стрекоз мировой фауны, пока не совсем ясно, но очевидно, что обитатели тропических и даже субтропических территорий не столь пластичны. Намек на это мы находим уже у субголарктических стрекоз, где имеется группа видов, живущих в условиях влажного климата и только частично выходящих на более сухие территории.

О безразличии к влажности воздуха тропических стрекоз говорит, например, факт резкого различия фаун лесного и очень сырого северо-западного Индокитая и сухого саванного Индостана [6] или большое фаунистическое различие между сырым и лесным бассейном р. Конго и сухими саванными территориями, расположенными восточнее [7]. В том и другом случаях температурный фактор исключается, так как сравниваемые территории находятся на одних широтах. Но в обоих случаях присоединяется еще один фактор — древесная растительность. Фауна лесистых и сырых мест богаче видами. Очевидно, стрекозы из сухих мест более легко проникают во влажные лесистые, чем наоборот.

\* Они, безусловно, будут найдены и в долине р. Монхухай.

Конечно, наше заключение относительно меньшей эврибионтности тропических стрекоз — только постановка вопроса, который может быть разрешен специальными исследованиями и не только на основании знания фаунистического состава территорий, а при обязательном знании экологии видов и их родственного отношения с видами сравниваемой фауны.

Но ожидать различное отношение к влажности у северных и тропических стрекоз логично, так как первые принадлежат к молодой фауне, перенесшей сложные и глубокие пертурбации во внешней среде и совсем недавно, а вторые — к древней фауне, долгое время находящейся в более или менее стабильных экологических условиях.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
3/II 1972

## ЛИТЕРАТУРА

1. Б. Ф. Бельшев. Фауна Сибири. Новосибирск, 1970.
2. Б. Ф. Бельшев. Изв. Забайкальского географич. об-ва СССР, IV, вып. 1. Чита, 1968.
3. Б. Ф. Бельшев. *Fragm. faunis.* (Warszawa), 1966, XII, № 26.
4. А. Н. Попова. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, IX, Л., 1951.
5. I. G. Needham. *Zool. Sinica* (Peiping), 1930, II, fas. 1.
6. F. C. Fraser. *The Fauna of British India including Ceylon and Burma.* I—III. London, 1933—1936.
7. E. Pinhey. *Descriptive Catalogue of the Odonata of the African Continent,* I—III. Lisboa, 1962.

B. F. Belyshev

## DEPENDENCE OF DRAGONFLIES DISTRIBUTION ON ECOLOGICAL FACTOR-HUMIDITY IN NORTHERN EURASIA

Comparing the faunas of wet Southern Primorye and rather dry Transbaikalia the author considers that the factor of humidity doesn't depend on distribution of dragonflies — all dragonflies from Transbaikalia were found in Primorye.

It is assumed that the tropical dragonflies are not so plastic, that can be seen when comparing the Indo-China and Hindustan faunas, the basin of the Congo river and savannas of Eastern Africa. It is explained by different condition of fauna formations.

Б. С. ЮДИН

## ЗАПАСАНИЕ СИБИРСКИМ КРОТОМ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ КАК ОДНА ИЗ АДАПТАЦИЙ К ЖИЗНИ В УСЛОВИЯХ КЛИМАТА СИБИРИ

Впервые установлен факт запасаения сибирским кротом дождевых червей. Описаны запасы червей из «кладовых» крота (вес, состав), дана их характеристика. Обсуждается значение запасов как приспособления к переживанию зимних невзгод, размер рациона, значение индивидуальных участков в жизни крота.

При изучении биологии сибирского крота (*Asioscalops altaica* Nikolsky, 1883) нами обнаружены некоторые непонятные и необъяснимые на основе имеющихся данных по экологии этого вида явления, связанные с особенностями его питания.

Исследование содержимого более 300 желудков показало, что дождевые черви составляют основу рациона крота и встречаются во всех просмотренных желудках. По соотношению с другими пищевыми компонентами на их долю приходится лишь немногим менее 100%. Отдельные экземпляры личинок, гусениц и взрослых насеко-



мых по объему составляют лишь доли процента и существенной роли в пищевом рационе не играют. В результате проведенных исследований и анализа литературных данных [1, 2] стало очевидным, что нормальная жизнедеятельность вида целиком зависит от численности дождевых червей и возможности их добычи.

При содержании сибирского крота в неволе установлена его способность съедать в сутки количество пищи, равное весу тела самого зверька. Так, крот весом 143 г за первые сутки съел 140 г дождевых червей. По-видимому, в природе этот показатель значительно ниже. В данном случае он скорее отражает способность крота съесть большое количество корма, а не его потребность в пище для поддержания нормальной жизнедеятельности. Нужно иметь в виду, что в террариуме на площади 0,5 м<sup>2</sup> в почве было более 200 г дождевых червей. Каких-либо усилий для их добычи зверьку не требовалось. В природе на поиски такого количества червей потребуется значительное время, и трудно представить, чтобы крот мог собрать их за одни сутки. Действительная потребность в пище, необходимой для нормальной жизнедеятельности крота, остается не известной. Если ее условно принять за количество съеденных в опыте червей, т. е. 140 г в сутки, или 100% к весу зверька, то в течение года кроту необходимо будет собрать 50 кг, в том числе за 6 месяцев, когда почва мерзлая, 25 кг. Нами установлено, что осенью сибирские кроты живут одиночно, каждый зверек занимает свой индивидуальный участок, который готовит до наступления морозов. Раскопка ходов на вновь занятом участке в октябре 1971 г. показала, что общая их протяженность составляет 228 м, а его площадь — около 500 м<sup>2</sup>. Можно было предположить, что длина ходов и площадь участка несколько увеличатся, так как до замерзания почвы, даже после выпадения снега, кроты продолжают прокладывать новые ходы. Однако осмотр индивидуальных участков весной показал, что их площадь отличается от раскопанных раньше незначительно. Очевидно, что на такой площади добыть 25 кг червей крот не может. Только при условии, что у дождевых червей наряду с вертикальными имеются значительные горизонтальные миграции, крот может собрать больше дождевых червей, чем их обитает на индивидуальном участке. Таким образом, между размером индивидуального участка и необходимым для жизни крота количеством дождевых червей существует противоречие.

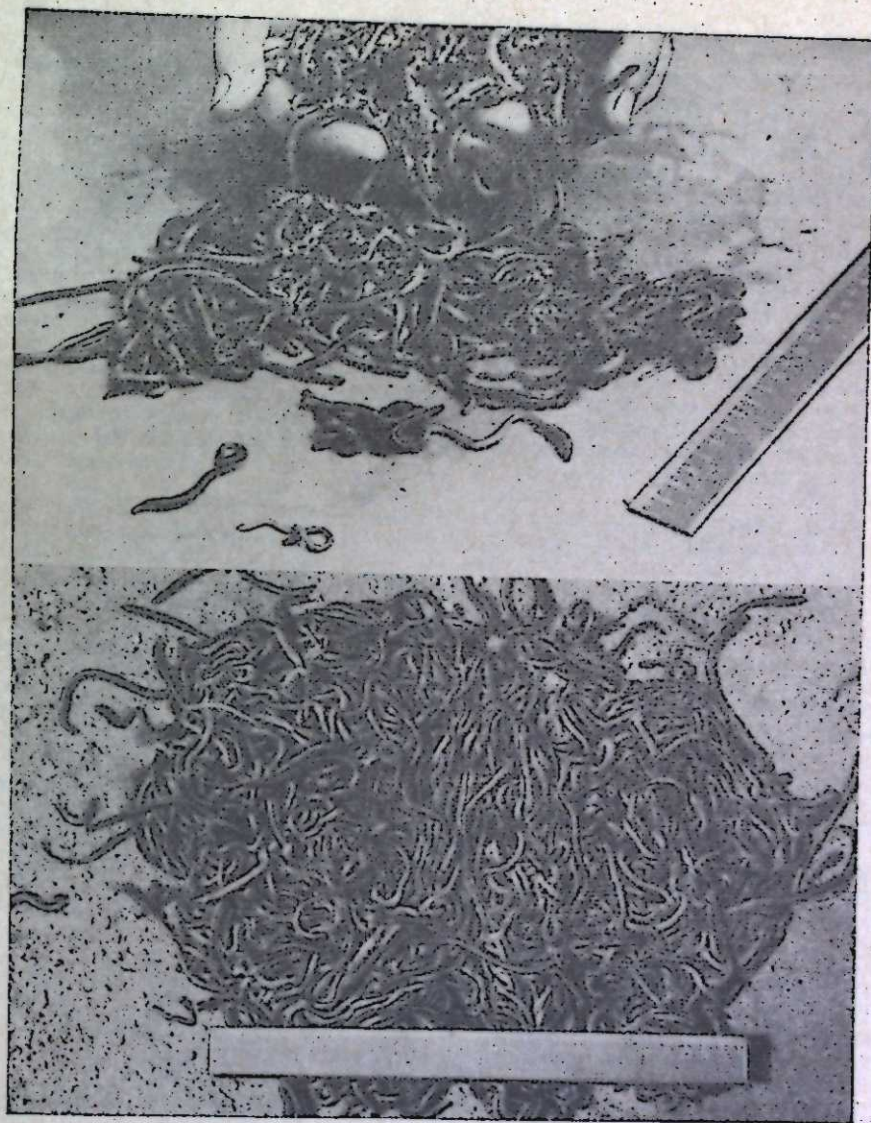
В поведении крота обращает на себя внимание следующее обстоятельство. В теплое время года, до замерзания почвы, при раскопке ходов на индивидуальных участках крот незамедлительно забивает место вскрытия хода земляной пробкой. В поставленные капканы он ловится в течение нескольких часов, а иногда сразу же после их установки. Все это свидетельствует о том, что в это время года кроты ведут активную жизнь, постоянно посещают проложенные им ходы. Зимой капканы, поставленные в ходах, иногда в течение 10—15 дней и дольше остаются не захлопнутыми. Это дает основание полагать, что в этот период кроты менее активны. Сопоставляя высокое потребление червей в опыте, большую активность кротов весной, летом и осенью и редкое посещение ходов зимой, можно высказать два предположения: либо крот делает запасы червей, что снижает необходимость постоянных посещений ходов для сбора пищи, либо звери ведут зимой менее активную жизнь, проводя большую часть времени в гнезде, в депрессивном состоянии. Эта рабочая гипотеза требовала доказательств.

В результате раскопок гнезд, ходов и выбросов кротов, сделанных весной 1971 г., мы обнаружили запасы дождевых червей, сделанные кротом\*.

Первые «кладовые» были найдены 26 апреля в окрестностях г. Новосибирска в смешанном сосново-березовом лесу. В ходах под выбросами земли найдено 149 штук (около 150 г) дождевых червей, а под кольцевым выбросом вокруг сгнившего пня и под ним оказалось 589 г дождевых червей (среди них были личинки майского хруща и чернотелки). В кладовой под выбросом земли, найденной 8 мая в том же биотопе, оказалось 56 крупных дождевых червей. В другой кладовой, расположенной в выбросе земли, образующем «крышу» гнезда с тремя кротятами, 10 мая было 77 штук дождевых червей. Так как над выводком велось наблюдение, то раскопать и взвесить весь запас червей не удалось. В тот же день в крыше другого гнезда с пятью детенышами собрано 43 г дождевых червей, что также составляло лишь небольшую часть общих запасов (гнездо не раскапывалось). В трех других гнездах было найдено 125, 230, 625 г дождевых червей.

В гнезде, вероятно, принадлежавшем самцу, 12 мая обнаружен запас весом 636 г, а в 5—6 м от него в выбросе земли — еще 317 г. Общий вес запасов из двух кладовых, принадлежавших одному зверьку, составил 953 г (см. рисунок). Несомненно, это лишь остатки значительно более крупного зимнего запаса. В сложном большом гнездовом сооружении, представляющем гряду из множества слившихся выбросов длиной около 3 м и шириной 80—100 см. 14 мая обнаружена кладовая, содержащая 473 г червей (см. рисунок). Гнездо было разорено барсуком, а детеныши и часть запасов съедены.

\* Приношу благодарность В. В. Николаеву, принимавшему активное участие в сборе материалов для настоящей статьи.



Запасы дождевых червей из «кладовых» сибирского крота близ г. Новосибирска.

Вверху: 473 г дождевых червей, найденных 14 мая 1971 г. в кладовой у гнезда; внизу: 953 г дождевых червей, найденных 12 мая в двух кладовых у гнезда, принадлежащих одному кроту.

В конце апреля запасы червей были найдены еще в четырех кладовых, но так как почва на северных склонах была мерзлой, то собрать и взвесить червей не представлялось возможным. Позднее, когда почва оттаяла, при раскопке гнезд червей там уже не оказалось, кроме нескольких погибших экземпляров.

Все кладовые с червями располагаются непосредственно в гнездовом выбросе или близ него. Черви в кладовых хранятся «пучками» по 5—20 штук вперемежку с почвой. Когда такой ход вскрыт, то он имеет вид «колбаски», начиненной смесью дождевых червей с липкой, вероятно, от выделяемой ими слизи, почвой. Внешнюю «оболочку» ее образуют мерзлые стенки хода. Черви в запасах примерно равные по размерам, крупные. Почва в ходах утрамбована так, что некоторые черви сплющены, но живые. Среди них встречаются лишь отдельные погибшие, иногда частично разложившиеся экземпляры. Вероятно, низкая температура почвы угнетает червей и препятствует их расплоданию. При осмотре червей на некоторых из них обнаружены следы травм в области головного отдела в виде прокусов разной степени выраженности. На большей части обследованных червей видимых повреждений не обнаружено. Как



только извлеченные из кладовой черви отогревались, они становились активными и пытались расползаться.

Таким образом, был установлен факт запасаения сибирским кротом червей на зиму, но осталось не выясненным, какое количество пищи он запасает и в какое время производится сбор червей. При раскопке ходов и выбросов в сентябре и октябре 1971 г. вплоть до выпадения снега запасы обнаружить не удалось, хотя индивидуальные участки давно уже выделены и сооружение ходов на них в основном закончилось. В октябре в процессе полной раскопки одного индивидуального участка в почве и в подстилке постоянно встречались дождевые черви, но в ходах, выбросах и вокруг гнезда запасов червей не обнаружено. Не дали результатов и поиски на других участках. Нужно полагать, что крот собирает червей позднее, после первых заморозков, когда они начинают мигрировать в более нижние горизонты и при этом в массе попадают в его ходы. Собранных червей крот транспортирует в уже замерзшие поверхностные ходы и, складывая их небольшими порциями, забивает талой землей из более глубоких, не замерзших слоев. Черви охлаждаются, теряют способность двигаться и остаются здесь до тех пор, пока не будут съедены либо расползутся после оттаивания почвы. Если это предположение верно отражает действительную картину, то крот должен собрать весь запас в довольно ограниченный отрезок времени, между первыми заморозками и промерзанием почвы на глубину ходов. Насколько велики запасы червей осенью и в начале зимы, судить трудно, так как для этого нет фактических данных. Весной у одного крота было найдено максимально около 1 кг червей (около 1000 штук). Нужно полагать, что в начале зимы эти запасы в несколько раз больше.

При содержании европейского крота в неволе установлено [3], что его суточный рацион в первые дни после поймки примерно равен 100% от веса зверька, т. е. значительно больше, чем необходимо для поддержания жизни. Аналогичные данные получены нами при содержании в неволе сибирского крота. После проществия двух недель зверьки обходились количеством пищи, равным 25% веса их тела. При таком рационе они продолжали жиреть и увеличиваться в весе. При пересадке их в клетку с почвой, где зверьки имели возможность прокладывать ходы, рацион их увеличивался, а вес сокращался. Из сказанного следует вывод, что в разных условиях при неодинаковых энергетических затратах рацион европейского крота может меняться в широких пределах (от 25 до 100% от веса тела). Вероятно, аналогичная картина характерна и для сибирского крота.

Если принять предположение, что зимой крот малоподвижен, преимущественно находится в гнезде и не делает значительных энергетических затрат, то суточный рацион зверька весом в 120 г будет составлять 30 г дождевых червей. В течение шести месяцев, когда почва замерзшая и добыть червей в верхних горизонтах затруднительно, а глубоких ходов (глубже 30 см) крот практически не делает, ему нужно иметь запас весом в 5,5 кг. В этом случае он может полностью существовать за счет запасов. Учитывая, что в ноябре почва часто бывает еще не замерзшей, а в апреле местами уже оттаивает, можно предположить, что в этих условиях кроту будет достаточно 3,6 кг. В многоснежные зимы почва под снегом оттаивает, и, возможно, крот способен в это время добывать себе пищу. В малоснежные холодные зимы даже достаточные запасы не могут обеспечить кроту благополучное существование, так как в местах, где почва промерзает, и в верхних слоях почвы запасы могут стать недоступными.

Вскрытие ходов крота зимой показало, что они полностью промерзают, в это время добыть в них пищу крот не способен. Запасание дождевых червей на зиму не только обеспечивает крота пищей в этот трудный период его жизни, но и имеет первостепенное значение весной, когда требуются большие энергетические затраты самкам на выкармливание молодняка и линьку, а самцам на подготовку к гону. В это время почва, особенно на северных склонах, еще промерзшая, а ходы часто забиты льдом, образовавшимся вследствие попадания в них талых вод.

Способность делать запасы дождевых червей — одно из приспособлений в сложной цепи адаптаций сибирского крота к условиям климата Сибири, обеспечивающих благополучную зимовку и наряду с диапаузой в развитии эмбриона возможность раннего рождения молодых [4, 5], их быстрый рост и возможность оплодотворения прибылых самок в год их рождения.

Биологический институт СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
15/II 1972

#### ЛИТЕРАТУРА

1. С. У. Строганов. Звери Сибири. Насекомоядные. М., 1957.
2. Т. Л. Бородулина. Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, 1953, вып. 9.
3. И. В. Александрова. Тр. Всес. н.-и. ин-та жив. сырья и пушнины. М., «Экономика», 1967.
4. Б. С. Юдин. Экология, 1972 (в печати).
5. Б. С. Юдин. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол., 1972 (в печати).

B. S. Yudin

## STORING OF EARTHWORMS BY SIBERIAN MOLE IS ONE OF THE ADAPTATION TO THE LIFE UNDER SIBERIAN CLIMATIC CONDITIONS

Firstly the fact of storing of earthworms by Siberian mole was established. Stages of earthworms from the mole's «larders» weight, composition, characteristic of storage) were described. The importance of storages as adaptation to overwintering, ration and individual plots in the life of mole is discussed.

М. М. Долгин

## БИОЛОГИЯ КУВШИННИКОВОГО ЛИСТОЕДА НА АЛТАЕ

В статье освещаются вопросы стационального распределения, жизненного цикла, питания, вредоносности кувшинникового листоеда (*Galerucella nymphaeae* L.) на Алтае. Рассматривается значение паразитов и хищников в регуляции их численности. Приводятся некоторые данные по биологии паразита личинок кувшинникового листоеда *Asecodes* sp. (*Eulophidae*, *Hymenoptera*).

Кувшинниковый листоед (*Galerucella nymphaeae* L.) широко распространен в Европе, Сибири и Северной Америке. В работах [1—5] приводится как вредитель сельскохозяйственных и лесных культур, в [6, 7] кувшинниковый листоед указывается для Алтая. Однако биология его в этом регионе оставалась неизученной.

В настоящей статье приводятся данные двухлетних полевых и лабораторных исследований, проводимых в Турачакском районе Горно-Алтайской автономной области, по вопросам стационального распределения, жизненного цикла, питания, а также роли паразитов и хищников в регуляции численности кувшинникового листоеда.

Автор выражает признательность В. П. Петровой за определение хищного клопа из семейства *Pentatomidae* и В. А. Тряпищину за определение хальцида, паразитирующего на личинках листоеда.

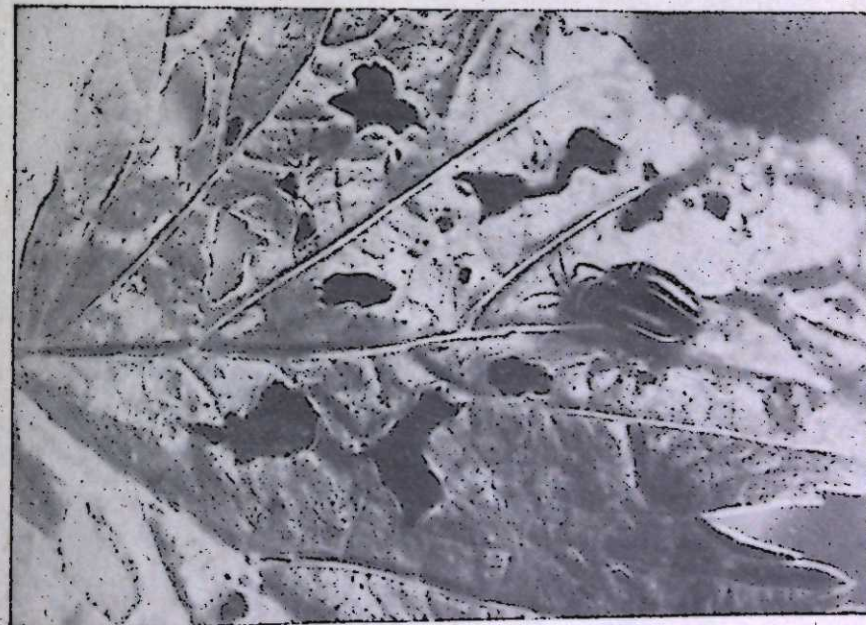


Рис. 1. Лист черной смородины, поврежденный жуками кувшинникового листоеда.





Рис. 2. Личинки кувшинникового листоеда, пораженные паразитом *Aescodes* sp.

Пораженность личинок кувшинникового листоеда паразитом *Aescodes* sp.

Дата вскрытия	Вскрыто экз.	Поражено экз.	Кол-во экз. х-злина, в которых обнаружены паразиты	Собрано паразитов			Кол-во экз. х-злина, из которых все паразиты вылетели	% вылета
				личинки	куколок	взрослых		
12 VII	51	36	36	103	0	0	0	0
17 VII	78	60	60	209	0	0	0	0
25 VII	40	35	35	144	0	0	0	0
16 VIII	22	21	18	77	3	0	3	14,3
22 VIII	28	28	23	77	10	0	5	18,0
27 VIII	20	20	16	47	7	0	4	20,0
2 IX	31	31	18	46	12	0	13	42,0
12 IX	72	72	38	97	25	0	34	47,2
20 IX	20	20	10	15	16	1	10	50,0
30 IX	20	20	9	10	17	3	11	55,0
10 X	21	21	4	7	0	1	17	80,9
18 X	25	25	0	0	0	0	25	100,0
Итого	428	389	267	832	90	5	122	

Кувшинниковый листоед — гигрофил. Встречается в горно-лесном поясе в районе черневой тайги. Обитает близ берегов речушек, озер и болот, где растет смородина. Но на приуроченность его к этим станциям влияет не кормовое растение, а гидротермические факторы. Очень много смородины растет на местах старых вырубок, но листоед здесь не встречается.

Кувшинниковый листоед — полифаг. Известно, что жуки могут питаться на листьях кувшинок и гравилата [8, 9]. В Англии они отмечены на листьях гирчака земноводного [10], а в Нормандии личинки часто встречаются на щавелях *Rumex crispus* L. и *R. hydrolapatum* Huds. В Северной Америке питаются на листьях *Nuphar*, *Polygonum*, *Myrica* [11]. В искусственных условиях жуки могут жить на многих растениях

из семейств *Salicaceae*, *Betulaceae*, *Polygonaceae*, *Saxifragaceae*, *Rosaceae*, *Primulaceae*, *Nymphaeaceae* [12]. По данным для Сибири [4, 13, 14] и нашим многочисленным наблюдениям на Алтае, жуки и личинки питаются на листьях смородины.

Жуки зимуют в подстилке. В конце второй декады мая они выходят из мест зимовок и повреждают молодые листья смородины, выгрызая сквозные отверстия неправильной формы (рис. 1). В конце мая самки приступают к откладке яиц. Откладываются яйца небольшими кучками от 15 до 22, чаще по 19 яиц на нижнюю поверхность листа. Продолжительность одной кладки яиц 25—30 мин, в среднем 1 яйцо откладывается за 90—100 с. Вначале яйца откладываются быстрее, а к концу темп кладки замедляется. Период откладывания яиц длится 2—3 недели, но отдельные самки продолжают кладку яиц в течение месяца.

По данным В. М. Бровдия [15], кувшинниковый листоед откладывает до 220 яиц. В лабораторных условиях жуки могут откладывать и большее количество яиц. Так, с 26 мая по 9 июля двумя самками, содержащимися в садке, было отложено 637 яиц. Жуки копулируют по несколько раз в сутки по 30—40 мин.

Личинки первого возраста появляются в конце второй декады июня. Вначале питаются на тех же листьях, где были отложены яйца, затем расползаются. После двух линек личинки последнего возраста, прикрепившись к листу, окукливаются. Появление первых куколок отмечено в середине июля. В августе выходят жуки нового поколения и после непродолжительного питания в сентябре уходят на зимовку. Жуки дают одно поколение за год.

Продолжительность развития отдельных фаз кувшинникового листоеда изучалась также в лаборатории. Опыты показали, что при среднесуточной температуре 20° яйца развиваются в течение 7 суток, личинки 1-го возраста — 5 суток, личинки 2-го возраста — 5 суток, личинки 3-го возраста — 5 суток и куколки — 6 суток. Весь жизненный цикл завершается за 28 суток.

В литературе кувшинниковый листоед указывается в числе вредителей земляники [3, 5, 15], щавеля [1], черной смородины [4, 13]. На Алтае жуки и личинки сильно повреждают черную, реже красную смородину. Поврежденные листья буреют, затем краснеют, свертываются и засыхают. Создается впечатление, что кусты опалены пожаром. Растение почти не плодоносит.

В ограничении массового размножения кувшинникового листоеда огромную роль играют хищники и паразиты. Яйца поедают муравьи. Личинками, реже взрослыми, питаются хищные клопы *Rhaecognathus punctatus* L. Из личинок листоеда выведен паразит *Aescodes* sp. семейства *Eulophidae* (*Hymenoptera*). Пораженность личинок очень высока (см. таблицу). К осени здоровые личинки окукливаются, остаются только пораженные. Куколки паразитом не заселяются. Нами 13 сентября были собраны с площади 25 м<sup>2</sup> все пораженные личинки и экзвивы, из которых вылетели жуки. Было обнаружено 119 особей, из них 82 личинки (70%) погибли от хальцид и лишь 37 (30%) окуклились.



Рис. 4. Куколки паразита *Aescodes* sp. внутри хозяина.

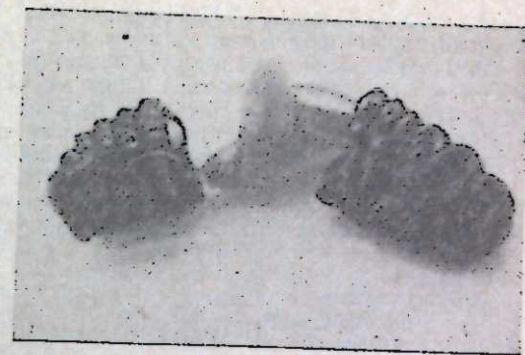


Рис. 3. Личинки паразита *Aescodes* sp. внутри личинок кувшинникового листоеда.

*Aescodes* sp. откладывает свои яйца в ткани кувшинникового листоеда. Первые пораженные личинки отмечены в середине июля, но, возможно, они появляются раньше. При просмотре их под биноклем яйца обнаруживаются в виде темно-коричневых образований. Через 5—7 дней после заселения хозяин погибает. Покровы его чернеют, превращаясь в мушню (рис. 2). При вскрытии таких муши видны мелкие личинки хальцид (рис. 3). Их



бывает от 1 до 8, чаще 3—4. Личинки развиваются в течение месяца. За это время они поедают все внутренние ткани хозяина и в нем окукливаются (рис. 4). Продолжительность фазы куколки при среднесуточной температуре 20° составляет 6—7 суток, при 25° — 3—5 суток. В тканях хозяина не все хальциды развиваются одинаково. Часто встречаются одновременно личинки и куколки или куколки и взрослые паразиты. Последние, сбросив куколочный покров, задерживаются в теле хозяина. Но там они находятся недолго, поэтому их трудно обнаружить при вскрытии. Первый появившийся паразит выгрызает круглое отверстие в хитиновом покрове пораженной личинки листоеда и выходит наружу. Через это отверстие вылетают остальные. Вылет хальцид наблюдался с середины августа. В лаборатории последние особи вылетели 15 октября.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
9/XI 1971

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Godeau de Kerville. Ann. Soc. Entomol. France, 1885, ser. 6, 5, 423.
2. F. Chittende. Insects injurious to vegetables, N. Y., 1905.
3. L. Reh. Zeitschr. angew. Entom., 1916, 3, 128.
4. З. С. Бабенко. Бюлл. Сиб. отд. бот. сада, 1952, 3, 36.
5. Э. Э. Савдарт. Вредители ягодных культур. М., Сельхозгиз, 1960, 48.
6. Fr. Gebler. Ledebour C. F. Reise durch das Altai Gebirge. Berlin, 1830, 2, 1.
7. Fr. Gebler. Bull. der Naturforsch. in Moscou, 1847, 20, 1.
8. E. Reitter. Die Käfer des Deutschen Reiches, 1912, 4, 139.
9. Д. А. Оглоблин. Фауна СССР, 1936, 26, 1, 124.
10. H. Quilfer. Entomologist, 1887, 20, 178.
11. John A. Wilcox. Bull. number 400, New York state museum and science service, 1965.
12. И. В. Кожанчиков. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1958, 24, 289.
13. А. И. Давыдов. Главные вредители и болезни сельхоз. культур в Томской области и меры борьбы с ними. Колпашево, 1947.
14. Л. Н. Дубешко. Зоол. ж., 1970, 49, 10, 1526.
15. В. М. Бровдий. Докл. АН УССР, 1969, 53.
16. М. К. Знаменская. Защита растений от вредителей. 1961, 8, 25.

M. M. Dolguin

#### BIOLOGY OF WATER-LILY LEAF BEETLE (*GALERUCELLA NIMPHAEAE* L.) OF THE ALTAI

The paper deals with the question of stial distribution, life cycle, nutrition and harmfulness of water-lily leaf beetle (*Galerucella nymphaeae* L.) in the Altai. The importance of parasites and predators in the regulation of their numbers is considered. Some data on biology of parasite of the larvae of water-lily leaf beetle *Asecodes* sp. (*Eulophidae*, *Hymenoptera*) are cited.

Е. М. ДУМЕНОВА

#### ВЛИЯНИЕ БЕНЗОНАЛА И БЕНЗОБАМИЛА НА СУДОРОЖНЫЙ ПОРОГ ГИППОКАМПА

Проведено сравнительное электроэнцефалографическое исследование двух оригинальных противосудорожных средств — бензонала и бензобамила. Изучалось их влияние на судорожный порог гиппокампа.

Установлено, что бензонал значительно сильнее бензобамила повышает порог раздражения гиппокампа и уменьшает продолжительность разрядов последействия, что свидетельствует о его более выраженном депримирующем влиянии на эту структуру мозга.

Согласно литературным данным [1—5], лимбическая система имеет важное значение в механизме действия центральных нейротропных средств. Показателем влияния фармакологических средств на лимбическую систему является изменение судорожного порога гиппокампа и увеличение или уменьшение периода судорожных разрядов. Этот порог у гиппокампа ниже, чем у других структур головного мозга [6].

Поскольку гиппокамп играет существенную роль в патогенезе эпилепсии [7], в данной работе исследовано влияние на эту структуру мозга противосудорожных средств — бензонала и бензобамила.

Поставлено 60 опытов на 12 кроликах с хронически вживленными электродами в области гиппокампа, миндалины, хвостатого ядра, ретикулярной формации среднего мозга, двигательных и зрительных областей коры головного мозга. Использован метод электростимуляции гиппокампа до и после введения исследуемых препаратов с регистрацией электроэнцефалографических изменений с помощью четырехканального электроэнцефалографа ЭЭЭГ-1М. Для электростимуляции гиппокампа применен двухканальный электронный стимулятор ЭСТ-10. Гиппокамп раздражали прямоугольными импульсами частотой 50 Гц в 1 с при длительности каждого импульса 0,5 мс. По окончании опытов проводили морфологический контроль для установления локализации электродов.

Бензонал и бензобамил вводили внутривенно в оптимальной противосудорожной дозе (100 мг/кг) в виде взвеси, приготовленной на 1%-ной слизи крахмала.

При пороговой электростимуляции гиппокампа прямоугольными импульсами 50 Гц, 0,5 мс, 1,5—2,5 в судорожные разряды возникают на электрограмме уже к концу стимуляции и продолжаются в течение 17—18 с. При повышении силы тока до 3—3,5 в (надпороговое раздражение) возникающие в гиппокампе судорожные разряды распространяются и на другие части лимбической системы, ретикулярную формацию среднего мозга и кору головного мозга, вызывая генерализованный приступ.

Бензонал в дозе 100 мг/кг повышает в два раза пороги для вызывания разрядов последействия из гиппокампа и уменьшает продолжительность разрядов во всех структурах на 25—30%.

При надпороговой стимуляции гиппокампа (3 в, 50 Гц, 0,5 мс) развивается тоническая реакция как в коре, так и в подкорковых образованиях (рис. 1). Через 1 ч после введения 100 мг/кг бензонала разряды последействия возникают только при 6 в; при этом продолжительность разрядов последействия уменьшается до 14 с.

Влияние бензобамила на гиппокамп выражено слабее. Вводимый в той же дозе (100 мг/кг) бензобамил в 50% опытов незначительно повышает судорожный порог гиппокампа (на 10—15%), продолжительность разрядов последействия уменьшается на 1—2 с. В 50% опытов величина порога стимуляции гиппокампа после введения бензобамила в той же дозе не изменяется, но продолжительность разрядов последействия уменьшается значительнее (на 28—30%).

На ЭЭГ (рис. 2) видно, что в норме разряды последействия возникали при надпороговом раздражении гиппокампа (3,5 в, 50 Гц, 0,5 мс), продолжительность разря-

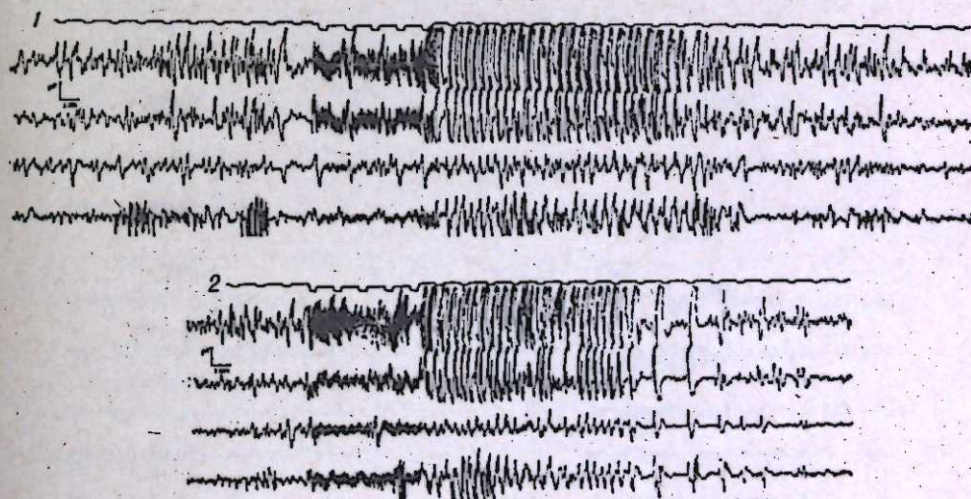


Рис. 1. Влияние бензонала в дозе 100 мг/кг на изменение порогов и продолжительности разрядов последействия при стимуляции гиппокампа.

1 — до введения: порог 3 в, 50 Гц, 0,5 мс, продолжительность разрядов последействия 18 с; 2 — через 1 ч после введения бензонала; 100 мг/кг: порог 6 в, 50 Гц, 0,5 с, продолжительность разрядов последействия 14 с. Сверху вниз: отметка времени, левые гиппокамп, сенсомоторная и зрительная кора, правое хвостатое ядро.



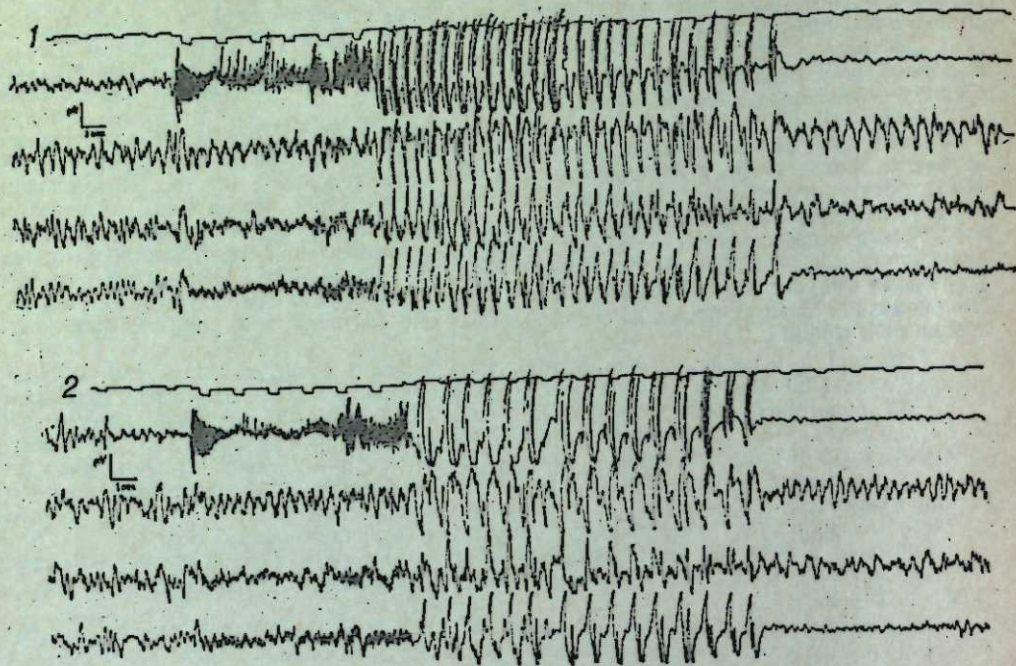


Рис. 2. Влияние бензобамила в дозе 100 мг/кг на изменение порогов и продолжительности разрядов последействия при стимуляции гиппокампа.

1 — до введения: порог 3,5 в, 50 Гц, 0,5 мс, продолжительность разрядов последействия 12 с; 2 — через 1 ч после введения бензобамила, 100 мг/кг: порог 4 в, 50 Гц, 0,5 мс; продолжительность разрядов последействия 11 с. Сверху вниз: отметка времени, левые гиппокамп и сенсомоторная кора, правая зрительная кора, левое хвостатое ядро.

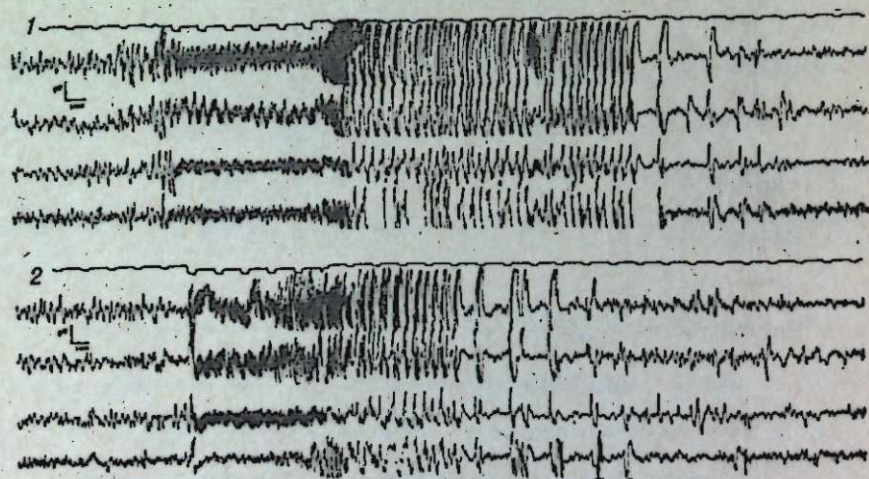


Рис. 3. Влияние бензобамила в дозе 100 мг/кг на изменение порогов и продолжительности разрядов последействия при стимуляции гиппокампа.

1 — до введения: порог 3 в, 50 Гц, 0,5 мс, продолжительность разрядов последействия 18 с; 2 — через 3 ч после введения бензобамила, 100 мг/кг: порог 3 в, 50 Гц, 0,5 мс, продолжительность разрядов последействия 11 с. Сверху вниз: отметка времени, левые гиппокамп и сенсомоторная кора, правые зрительная кора и хвостатое ядро.

дов последействия 12 с. Через 1 ч после введения бензобамила в дозе 100 мг/кг порог стимуляции повысился до 4 в, продолжительность разрядов последействия 11 с.

На ЭЭГ (рис. 3) порог раздражения гиппокампа как в норме, так и после введения бензобамила в той же дозе оставался без изменения (3 в, 50 Гц, 0,5 мс), но продолжительность разрядов последействия уменьшилась с 18 до 11 с.

Таким образом, установлено, что бензонал значительно сильнее бензобамила повышает судорожный порог гиппокампа и уменьшает продолжительность разрядов последействия, что свидетельствует о более выраженном депримирующем влиянии его на эту структуру мозга.

Томский медицинский институт

Поступила в редакцию  
1/ХI 1971

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Э. И. Айрапетьянц, Т. С. Сотниченко. Лимбика. Физиология и морфология, Л., 1967.
2. Ю. С. Бородкин. Антифены. М., 1966.
3. В. А. Гусель. Фармакол. и токсикол., 1971, вып. 2, стр. 135.
4. А. В. Игрус. В кн. «Вопросы клинич. неврологии и психиатрии». Тарту, 1968.
5. Ch. Stumpf. Arch. exp. Path., Pharmacol., 1959, 235, S. 421.
6. H. Gangloff, M. Monnier. Pflüg. Arch. ges Physiol., 1955, 261, S. 421.
7. Н. А. Рожанский. Физиол. ж. СССР, 1953, вып. 5, стр. 549.

Е. М. Думенова

#### EFFECTS OF BENZONAL AND BENZOBAMYL ON THE CONVULSIVE THRESHOLD OF HYPOCAMPUS

The author carried out comparative electroencephalographic studies of two original anticonvulsive substances benzonal and benzobamyl and their influence on the convulsive threshold of hippocampus. It was established that benzonal reduced rather more the stimulating threshold of hippocampus and decreased the after-effect period as compared with benzobamyl. This fact testifies to more pronounced depressing action of benzonal on this brain structure.



КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Н. Я. Кац. «Болота земного шара». М., «Наука», 1971.

Вышел из печати многолетний труд Николая Яковлевича Каца «Болота земного шара». Глубокая эрудиция в вопросах ботаники и особенно в области эколого-географических исследований растительного мира, познания закономерностей фитоценологических связей внутри растительных сообществ и взаимосвязей последних в процессе их естественноисторического развития с условиями окружающей среды позволили Н. Я. Кацу провести широкие исследования болот.

Болото как элемент ландшафта и ботанико-географическая единица всегда тесно связано со всем природным комплексом и по мере своего развития в отложениях торфа несет документацию в виде неразложившихся растительных остатков отдельных видов растений. Распознавание этих остатков и их расшифровка, с точки зрения систематики, экологической характеристики и географического распространения, позволяют не только раскрыть картину становления и развития самого болота, но и познать особенности окружающей его природы. Хотя в книге вопросы палинологии не рассматриваются, работы автора в этой области, безусловно, имели значение для многих научных положений, изложенных в книге.

Описанию болот СССР, Западной Европы и Северной Америки Н. Я. Кац посвятил большое количество работ. Книга «Болота земного шара» представляет собой обобщение работ автора, дополненное новейшими личными исследованиями с использованием новейших работ советских и зарубежных ученых.

В книге впервые дается описание болот всего земного шара не в статическом состоянии, а в отображении их эволюции с учетом естественноисторических условий отдельных материков, островов и архипелагов.

В понятие «болото» автор вкладывает широкое содержание. К болотам он причисляет не только торфяники, но и территории с мелкими торфами или даже без слоя торфа, но с растительностью, способной выносить повышение увлажнения и нарушение аэрации почвы. Это дает возможность автору характеризовать болота в их естественно-генетической связи, что имеет не только теоретическое, но и практическое значение при планировании мероприятий по реконструкции и использованию заболоченных земель.

Интересные данные получены автором при сопоставлении болот естественных, не нарушенных человеком, с вторичными, измененными человеком. Это позволило восстановить естественную картину болот тех территорий, где они были сильно деформированы человеком. Полученные результаты дают возможность предвидеть изменения болот под влиянием деятельности человека.

Автором произведено сплошное районирование болот земного шара — от островов Северного полушария и тундры до островов Южного полушария с выделением провинций и подпровинций (всего автором выделено 140 провинций), с указанием относительного размера площадей по отношению к заболоченным пространствам и использованием комплекса факторов. Ранее при районировании болот земного шара за основу брали количественное соотношение болот, без приведения числовых данных, или принимали во внимание торфяники и болота без взаимосвязи с другими элементами природы.

Описание таксономических единиц районирования дается в книге сравнительным методом, их характеристика увязывается с географической зоной на общем ботанико-географическом фоне с учетом ареалов отдельных видов болотных растений. Такой принцип районирования позволяет наиболее правильно вскрыть закономерности развития отдельных проявлений природы как больших территориальных пространств, так и более мелких регионов.

На долю СССР приходится 75% всех болот мира. Западно-Сибирская низменность — крупнейший район торфонакопления. Глубоко познать закономерности становления, развития и изменения болот под влиянием человека очень важно, принимая во внимание большое народнохозяйственное значение их как источников дополнительного топлива, продуктов для химической промышленности, удобрений и высвобождения больших площадей под сельскохозяйственные угодья.

Наиболее четкому представлению о болотах указанных территорий способствуют хорошие иллюстрации к книге: фотографии, схематические чертежи, схематические карты районирования болот по отдельным материкам и частям света.

Уместно дана дополнительная глава «Закономерности географического распределения болот в северной части Евразии», подытожившая закономерности размещения болот территорий с наибольшим развитием болотообразовательных процессов.

Наряду с достоинствами хочется отметить и некоторые недостатки книги. Описание болот Западной Сибири дано сравнительно кратко. Вместе с тем территория Западной Сибири отличается не только большими площадями заболачивания, но и разнообразием типов болот не только по характеру растительности и степени формирования торфяников, но и по причинам возникновения и эволюции их. Хотелось бы найти в работе больше описаний торфяников и их стратиграфического строения.

В книге отсутствует иностранное резюме. Для такой капитальной монографии это большое упущение.

Имеются недочеты технического редактирования. Не везде соблюдена иерархия заголовков разной значимости. Например, заголовки «Провинции тропической Азии» (стр. 134) и «Провинции тропических лесов Индии и Индокитая» (стр. 135) даны одним шрифтом, хотя второй раздел подчинен первому. А равнозначные подзаголовки даны, наоборот, разными шрифтами. Например, «Пантропические элементы» и «Индомалайский тропический элемент» (стр. 134 и 232).

Но все эти недостатки не снижают ценности книги.

Монография Н. Я. Каца имеет большую научную и практическую ценность.

М. С. Кузьмина

Млекопитающие Якутии. М., «Наука», 1971.

Терниофауна Сибири в целом и ее отдельных регионов изучена далеко не достаточно. Это полностью относится и к такому ее региону, как Якутия. Хотя в видовом отношении фауна Якутии не велика (всего 60 видов), до сих пор она исследована слабо, а многие виды в экологическом отношении оставались совершенно не изученными. Особенно это относится к группе мелких млекопитающих (насекомоядные, рукокрылые, мышевидные грызуны и т. д.). Появление фундаментальной сводки «Млекопитающие Якутии», несомненно, примечательное явление в советской териологии. Монография подготовлена к печати коллективом лаборатории зоологии Института биологии Якутского филиала СО АН СССР в составе [О. В. Егорова, В. Г. Кривошеева, М. В. Попова и Ю. В. Лабутина под руководством д-ра биол. наук В. А. Тавровского. Основу ее составили оригинальные материалы, собранные сотрудниками лаборатории во время многочисленных экспедиций, совершенных за последние 15—20 лет. Сводка посвящена зверям, обитающим на большой (около 3 млн. км<sup>2</sup>), трудной для изучения территории.

Благодаря усилиям авторов Якутия стала наиболее изученной в териологическом отношении территорией Сибири. По другим регионам Сибири аналогичных работ еще нет.

Монография, «Млекопитающие Якутии» включает огромный материал, хорошо систематизированный и удобный для восприятия. Достаточно полное обобщение накопленных по этой теме материалов делает ее фундаментальной сводкой по млекопитающим этой части Северной Азии.

Однако рецензируемая монография — не обычная эколого-фаунистическая сводка, подводящая итоги исследований за определенное время. Она создана преимущественно на новой фактической основе. К ее достоинствам следует также отнести высокий современный уровень исследований, детальное рассмотрение вопросов динамики численности отдельных видов, попытку познания причин и закономерностей, лежащих в основе изменений численности животных. В последнее время мы не часто встречаемся с подобными серьезными попытками даже для отдельных групп или видов животных, в названной же монографии авторы рассматривают эти вопросы для всех обитающих в Якутии млекопитающих. И следует признать, что для большинства видов это сделано на высоком теоретическом уровне.

В познании характера и причин динамики численности отдельных видов авторы сразу же столкнулись с большой трудностью. Описываемый регион настолько обширен (одна седьмая часть СССР) и разнообразен в природно-экологическом отношении, что большинство видов здесь распадается на ряд более или менее четко выраженных форм, со своими особенностями динамики численности, амплитудой ее колебаний, плотностью популяции, различиями в плодовитости и путях ее реализации, питании, зараженности паразитами и т. д. Все это, бесспорно, значительно осложнило исследование. Вместе с тем указанное обстоятельство сделало поставленную задачу более интересной. Якутия представляет собой уникальный регион, где есть несколько по существу классических объектов для познания не только частных вопросов, но и общих



закономерностей динамики численности животных. К таким объектам в первую очередь следует отнести зайца-беляка, песца, сибирского и копытных леммингов, красную полевку, длиннохвостового суслика, дикого северного оленя, косулю. Заяц-беляк, например, образует на территории Якутии три хорошо выраженных группировки, отличающихся рядом признаков, но вместе с тем имеющих общий характер движения численности, что заставляет предполагать действие на эти популяции каких-то общих факторов. Несомненны и существенные отличия в проявлении действия факторов среды в различных частях Якутии. Существенно различается динамика численности популяции песцов, обитающих на восток и на запад от р. Лены.

В силу этого у авторов и появилась возможность подробно рассмотреть колебания численности многих видов и внести существенный вклад в познание динамики численности животных. Следует добавить, что в раскрытии причин и закономерностей изменения численности некоторых видов, таких, например, как заяц-беляк, песец, белка и некоторые другие, авторы монографии стоят где-то очень близко к расшифровке проблемы.

Оставаясь сугубо научным трудом, монография «Млекопитающие Якутии» очень много дает практике — охотничьему хозяйству Якутии и всей страны. Авторы ее сумели избежать нередких в подобных случаях крайностей: только теоретизирования и узкого практицизма. Это хорошо видно на примере рассмотрения вопросов промысла. Авторы рассматривают технику и организацию промысла применительно к отдельным видам и вместе с тем постоянно проводят мысль о том, что промысел является одним из существенных экологических факторов, определяющих уровень численности животных. По мнению авторов, промысел — один из важнейших инструментов в руках человека, позволяющих воздействовать на популяцию того или иного вида в нужном направлении, причем в настоящее время практически единственно приемлемый и экономически оправданный.

В заключение хочется выразить уверенность, что монография «Млекопитающие Якутии» долгое время будет служить настольной книгой широкого круга биологов, изучающих природу Сибири.

Б. С. Юдин, Ю. Г. Швецов

СПИСОК СТАТЕЙ,  
ОПУБЛИКОВАННЫХ В СЕРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК  
в 1972 г.

- Абуладзе Г. В., Масычева В. И. Холинергические механизмы активации, вызываемой раздражением структур, не относящихся к ретикулярной формации ствола мозга, № 5, вып. 1.
- Александрова Л. В. О палеогеновых флорах Томского Приобья (по палинологическим данным), № 5, вып. 1.
- Батенко Л. И. Некоторые морфологические особенности почек ондатры и водяной крысы, № 5, вып. 1.
- Белоусова Н. И., Лайкова Л. И., Фокина Е. С. Апомиксис во втором и третьем поколениях гибридов кукуруза *X* трипсакум, № 10, вып. 2.
- Белышев Б. Ф. О линии разграничения Ориентальной и Австралийской фаунистических областей Меридионального царства на основании распространения стрекоз (*Odonata, Insecta*), № 10, вып. 2.
- Бех И. А. О южной границе распространения кедра в Приобье, № 10, вып. 2.
- Боброва С. И., Гомоюнова Н. П. Мошки (*Diptera, simuliidae*) бассейна р. Омолон Магаданской области, № 5, вып. 1.
- Волгин М. В., Анчутин В. М. Половой цикл, перест и плодовитость карасей степных озер Западной Сибири, № 15, вып. 3.
- Воробьева Н. Ф. Тучные клетки грызунов. Сообщение 1. Содержание, распределение и величина тучных клеток в коже и в подкожной соединительной ткани, № 5, вып. 1.
- Воробьева Н. Ф. Тучные клетки грызунов. Сообщение 2. Морфология и гистохимия тучных клеток кожи и подкожной соединительной ткани, № 10, вып. 2.
- Выхристюк Л. А., Лазо Ф. И. Легкогидролизуемое органическое вещество в донных отложениях озера Байкал, № 10, вып. 2.
- Гетманова Т. Н. Ангиоархитектоника почки водяной крысы, № 5, вып. 1.
- Глущенко Н. П. Кровососущие мокрецы (*Diptera, Ceratopogonidae*) северо-восточного побережья Байкала, № 10, вып. 2.
- Грунтенко Е. В., Сухов В. С., Беляев Д. К. Ингибирующее действие иммунодепрессии на развитие сингенной опухоли молочной железы у мышей высококорковых линий, № 10, вып. 2.
- Гуреева З. П., Гилев А. П. Влияние некоторых сложных эфиров аминок спиртов на процесс инактивации серотонина гомогенатами мозга мышей, № 15, вып. 3.
- Дарийчук З. С., Кухарчук Л. П. Кровососущие мошки Приселенгинской степи, № 5, вып. 1.
- Долгин М. М. Стациональное распределение листоедов *Cryptocephalinae, Chrysomelinae, Galerucinae (Coleoptera, Chrysomelidae)* на Алтае, № 10, вып. 2.
- Долженко И. Б. Результаты промывок почв Алейской оросительной системы минерализованными водами, № 10, вып. 2.
- Дударева Т. Е. К вопросу о роли ферментов темновой репарации и рекомбинации в образовании спонтанных *h*-мутантов бактериофага лямбда, № 10, вып. 2.
- Ердаков Л. Н. Количественные характеристики суточного стереотипа поведения водяной крысы (*Arvicola terrestris* L.) и обыкновенного хомяка (*Crisetus crisetus* L.), № 10, вып. 2.
- Жимерикин В. Н., Гулий В. В. Гранулез шишковой огневки, № 5, вып. 1.
- Ковалев Р. В., Кленов Б. М., Арсланов Х. А. Вопросы радиоуглеродного датирования органического вещества дерново-подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом Томского Приобья, № 15, вып. 3.
- Кривошеина Н. П., Ковалев В. Г. Новые данные о мухах родов *Seioptera Kirby* и *Pseudoseioptera Stack (Diptera, Otitidae)*, № 5, вып. 1.
- Крылов Г. В. Развитие биологических наук в Сибири, № 15, вып. 3.
- Кузьмина А. Е. О массовом развитии гидруруса в р. Енисее ниже плотины Красноярского водохранилища, № 5, вып. 1.
- Батенко Л. И. Некоторые морфогистохимические особенности почек желтой и степной пеструшек, № 15, вып. 3.
- Кутафьева Т. К. К истории развития растительности в районе среднего течения Енисея в голоцене, № 15, вып. 3.



- Кухарчук Л. П., Кальвиш Т. К. Фауна кровососущих комаров (*Diptera, Culicinae*) Северного и Центрального Алтая, № 10, вып. 2.
- Ливчак Г. Б. Материалы к сравнительной характеристике дыхания тканей и органов грызунов, № 15, вып. 3.
- Лизнев В. Н. О некоторых причинах частичной стерильности яблонни, № 10, вып. 2.
- Ляхова И. Г. Грядово-мочажинные комплексы Хотхурского болотного массива, № 15, вып. 3.
- Маслова Л. Н., Старыгин А. Г. Об отсутствии прямого стимулирующего действия 5-окситриптофана и серотонина на кору надпочечников крыс, № 10, вып. 2.
- Мишуков Н. П. Плодоношение кедра сибирского в подзоне Северной тайги, № 15, вып. 3.
- Наплекова Н. Н., Лашинский Н. Н., Ронгинская А. В. Аэробное разложение целлюлозы в почвах и ризосфере дикорастущих растений, № 15, вып. 3.
- Некрасова Т. П. Рост и плодоношение у сосны обыкновенной, № 15, вып. 3.
- Нестеренко Т. П., Лапина Е. С. Влияние света на включение аденина-8-С<sup>14</sup> в адениловую систему растений, № 5, вып. 1.
- Нестеревич М. А., Попова Н. И. Сравнительная морфология и гистохимия обонятельной выстилки некоторых морских рыб, № 15, вып. 3.
- Ноздренко М. В. К микрофлоре липы «Липового острова» (Горная Шория), № 10, вып. 2.
- Панькова И. М., Рерберг М. С., Васильева Н. Б. К характеристике альго-бактериального ценоза водорослевого культиватора. Микроорганизмы, участвующие в превращениях серусодержащих веществ, № 10, вып. 2.
- Панькова И. М., Рерберг М. С., Гаспарян А. В., Трубачев И. Н. К характеристике альго-бактериального ценоза. Микроорганизмы, участвующие в превращении азотсодержащих веществ, № 15, вып. 3.
- Парамонов Е. Г. Восстановление сосны в Верхне-Обском массиве, № 10, вып. 2.
- Полякова П. Е., Глущенко Н. П. К фауне кровососущих комаров Предбайкалья и Северного Забайкалья, № 15, вып. 3.
- Попова Н. И. Некоторые данные о перемещении липидов, белково-мукополисахаридных комплексов и кислой фосфатазы в обонятельном эпителии омуля байкальского под влиянием пахучих веществ, № 5, вып. 1.
- Речан С. П. Жизненные ритмы осочки большехвостой (*Carex macroura* Meinsh.), № 10, вып. 2.
- Рупасова Ж. А. Особенности увлажнения горно-равнинных светло-каштановых почв экстроконтинентальных районов Тянь-Шаня и Горного Алтая, № 10, вып. 2.
- Саратиков А. С., Самойлов Н. Н. Влияние солей лития на содержание лития, калия и натрия в мозгу животных, № 15, вып. 3.
- Сафронова Л. Г. Витаминобразующая способность спутников целлюлозных бактерий, № 15, вып. 3.
- Сафронова Л. Г., Наплекова Н. Н. Влияние витаминов на разложение целлюлозы аэробными бактериями, № 15, вып. 3.
- Свириденко Э. И., Колесов В. М. Аминокислотный состав белковых фракций, муки и плотного остатка семян кедрового ореха сибирского, № 5, вып. 1.
- Слабука П. А., Изюмов Е. Г. К вопросу о динамике электрограммы с ишемического участка миокарда в эксперименте, № 5, вып. 1.
- Соболевская К. А., Высочина Г. И. Эколого-географические аспекты и некоторые вопросы хемосистематики секции *Aconogonon* Meisn. рода *Polygonum* L., № 15, вып. 3.
- Соломоновский Л. Я. Влияние хлорхлоридов на некоторые показатели водного режима и холодоустойчивость томатов, № 5, вып. 1.
- Степанов Э. В., Комарова М. А. Изучение состава и антимикробной активности летучих веществ препарата из хвои пихты сибирской, № 5, вып. 1.
- Стойко С. М. Научные основы организации заповедных территорий живой и неживой природы и их функциональная классификация в СССР, № 5, вып. 1.
- Сухенко Ф. Т., Тарадайко Ю. В., Редзель Г. В. Гликопротеиды сыворотки крови матери, плода и тканей последа при физиологической беременности и беременности, осложненной поздним токсикозом, № 5, вып. 1.
- Тирранен Л. С., Рерберг М. С. Микрофлора питательного раствора при гидропонном выращивании овощных поликультур, № 15, вып. 3.
- Титлянова А. А. Вариабельность элементарного химического состава растений, № 5, вып. 1.
- Тихонов В. Н., Трошина А. И., Горелов И. Г. Цитогенетическое исследование дальневосточных и среднеазиатских диких кабанов и домашних свиней, № 10, вып. 2.
- Федорова Л. В. О микробиологическом разложении целлюлозы в почвах Сахалина, № 5, вып. 1.
- Шарапов В. М. К вопросу природной очаговости аднаспиромикоза, № 10, вып. 2.
- Юдин Б. С. Биологические особенности сибирского крота (*Asioscolops altaica* Nikolsky, 1883), связанные с размножением, № 10, вып. 2.

#### Методика исследований

- Анистратова Н. А., Ерошин Н. С., Трубачев И. Н., Сидько Ф. Я. Определение полибетаоксимасляной кислоты в водородных бактериях по ИК-спектрам, № 5, вып. 1.
- Ваганов Е. А., Спиридов В. В., Терсков И. А. Фотометрический анализ структуры годичных слоев древесины хвойных, № 5, вып. 1.
- Коноровский А. К. Упрощенный метод определения емкости катионного поглощения почв, № 10, вып. 2.
- Куперман И. А., Бочков Г. А. Установка для измерения газообмена биологических объектов, № 15, вып. 3.
- Лашинский Н. Н., Гинзбург Э. Х. К методике определения влияния деревьев на структуру травяного покрова в парковых сосновых лесах Нижнего Приангарья, № 5, вып. 1.
- Лобачева Т. И., Литвин Д. А. Применение пробит-анализа для оценки степени вирулентности бактериальных культур, № 5, вып. 1.
- Стефанович Л. Е., Севастьянов А. П., Костякина Т. В. Использование глицерина для стабилизации рибосом *E. coli* при хранении, № 10, вып. 2.
- Терсков И. А., Ваганов Е. А., Спиридов В. В. Новые методы изучения распределения пористости и плотности древесины внутри годичных слоев, № 15, вып. 3.

#### Краткие сообщения

- Акулинин Г. Е. Некоторые особенности муцинопродуцирующего аппарата эпителия слизистой тонкого кишечника грызунов, № 10, вып. 2.
- Бардунов Л. В. Редкие интересные виды во флоре мхов Тувинской АССР и южной части Красноярского края, № 10, вып. 2.
- Бельшев Б. Ф. О зависимости распространения стрекоз (*Odonata, Insecta*) в условиях Северной Евразии от экологического фактора — влажности, № 15, вып. 3.
- Гетманова Т. Н. Особенности кровоснабжения почки у большой песчанки, № 10, вып. 2.
- Груздева С. Л. К вопросу о структуре базальных мембран, № 10, вып. 2.
- Губанов Л. Л., Терехов Б. А. Получение стептомнистойчивых мутантов штамма *Azotobacter suis* H<sub>40</sub> и использование их для определения триптофана, № 5, вып. 1.
- Дарийчук З. С. К биологии реликтового вида *Twinnia sedecimfistulata* Rubz, № 5, вып. 1.
- Демин А. А., Салганик Р. И. Дезоксирибонуклеаза в лечении хронического лимфолейкоза, № 5, вып. 1.
- Долгин М. М. Хальцид *Schizonotus sieboldi* Ratz. (*Pteromalidae, Hymenoptera*) — паразит лапландского листопада на Алтае, № 10, вып. 2.
- Долгин М. М. Биология кувшиничкового листопада на Алтае, № 15, вып. 3.
- Жук Ю. Т., Цападова И. Э. Свободные аминокислоты некоторых съедобных грибов Западной Сибири, № 5, вып. 1.
- Клевенская И. Л., Кленов Б. М. Рост и азотфиксация некоторых олигонитрофилов на гуминовых кислотах и фульвокислотах, № 15, вып. 3.
- Половинко Г. П. Подавление токсичности возбудителей увядания огурцов действием ТМТД, № 10, вып. 2.
- Саудахчиев Л. С., Севастьянов А. П., Шумилов Ю. Н. Введение тритиевой метки в условиях фиксации РНП-частиц, № 10, вып. 2.
- Свиридонов Г. М. Продуктивность некоторых лекарственных растений Северного Алтая, № 10, вып. 2.
- Свиридонов Г. М., Крылов Г. В., Никифоров Ю. В. О находках горного воска на Алтае и его происхождении, № 15, вып. 3.
- Челяев С. Д. К фауне слепней Хакасии, № 10, вып. 2.
- Юдин Б. С. Запасание сибирским кротом дождевых червей как одна из адаптаций к жизни в условиях климата Сибири, № 15, вып. 3.

#### Критика и библиография

- Виолович Н. А., Давыдова М. С., Золотаренко Г. С. Подгрызающие совки Западной Сибири, № 5, вып. 1.
- Кузьмина М. С., Н. Я. Кац, «Болота земного шара». М., «Наука», 1971, № 15, вып. 3.
- Юдин Б. С., Швецов Ю. Г. Млекопитающие Якутии. М., «Наука», 1971, № 15, вып. 3.

#### Хроника

- Кабанов Н. Е. Исследователь природы и населения Дальнего Востока (к 100-летию со дня рождения В. К. Арсеньева), № 10, вып. 2.
- Салатова Н. Г. Всесоюзное совещание, посвященное продуктивности дикорастущих ягодников и их хозяйственному использованию, № 5, вып. 1.