

П-167/2

ИЗВЕСТИЯ
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
АКАДЕМИИ НАУК
СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 3

1975

№ 15

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» · СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК

5148

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 (255) Вып. 3	Декабрь 1975
--	---	----------------------	-----------------

СОДЕРЖАНИЕ

Биологи Сибири XXV съезду КПСС	3
Ш. Д. Хисматуллин. Дерново-глеяевые почвы темнохвойных лесов Причунского плато Нижнего Приангарья	5
П. С. Панин, И. Б. Долженко. Изменение засоленности и солонцеватости корковых солонцов под влиянием химических мелнорантов и промывок	14
А. М. Шмонов. Кедр сибирский в равнинных лесах Кузбасса и динамика его ареала	20
З. И. Полежава, В. К. Савостьянов. Корневая система тополя черного в полежащих полосах	20
Г. Д. Левадная. Изучение продуктивности перифитона в Новосибирском водохранилище	32
Т. С. Чайковская. Фитопланктон Енисея от Кызыла до Дивногорска	38
Л. И. Кривошеева. Видовой состав и динамика развития фитопланктона в выростных прудах Новосибирского нерестово-выростного хозяйства	44
М. В. Штерншис, И. И. Северина, В. В. Гулий. Повышение активности вируса — возбудителя гранулеза озимой совки	51
М. И. Терскова. Об урании, описывающем рост эмбрионов птиц	55
Ю. С. Аликни. О некоторых закономерностях выделения углекислоты у байкальских рыб при плавании	63
М. В. Волгин, В. М. Анчутин, П. А. Черепанов. Динамика структуры нерестовой популяции карасей лесостепных озер Западной Сибири	69
И. И. Микичур, Л. С. Саудахчиев, С. Н. Щелкунов. Спектрофотометрический метод анализа ферментативной активности в микрорганически выделенных органеллах	76
В. И. Семенов, Е. В. Семенова. Дифференциальная окраска хромосом <i>Zingeria Biebersteiniana</i> (Claus) P. Smirn. в митозе и мейозе	80
А. И. Шапова, Т. А. Баутина. Ориентация и пространственное расположение центромер двух видов чины	84
В. Ф. Семешин, И. И. Кикидзе, А. И. Шерудило. Некоторые закономерности процессов формирования и слияния ядершек	89
А. А. Титлянова, Н. А. Тихомирова. Трансформация элементарного химического состава растительного материала в системе: зеленая фитомасса — ветошь — подстилка	98
А. В. Аксенович. Связь между активностью карбоангидразы, интенсивностью фотосинтеза и водным режимом ячменя и пшеницы	106
Е. Г. Пеккер. Глобулины семян остролодочника и копеечника	111
С. С. Мордкович, С. А. Мокридова. Явление вторичного осеннего побегообразования у яровой пшеницы. II. Формирование колоса после действия засухи различных типов	114
С. В. Мордовин. Количественная динамика фибробластов в очаге хронического асептического воспаления	121

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИИ

В. И. Семенов, Е. Я. Кондратенко, Е. В. Семенова. Техника быстрого выделения материнских клеток пыльцы для массового анализа мейоза тетраплоидной кукурузы	126
--	-----

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

С. Э. Будаева, С. И. Глуздаков. Новые находки лишайников в Забайкалье	133
В. И. Кацко. Материалы по фауне и экологии мокрецов Малого Хингана	135
Ф. М. Шкутина. Происхождение унивалентов в метафазе мейоза у гексаплоидных тритикале	137
П. И. Степочкин. Анализ мейоза различных форм 42-хромосомных тритикале методом дифференциальной окраски хромосом	139
А. И. Шапова, П. А. Дьячук, В. С. Чередеева. Линейная дифференцировка хромосом различных видов чины	142
Г. Г. Пошков. Изменение восстановительной способности тканей корня пшеницы при действии засухи	144
И. Л. Котляревский, Е. Г. Изюмов, М. И. Бардамова, О. Р. Грек, А. Р. Колпаков, Т. Г. Шишмакова. Физиологическая активность ацетиленовых производных 2,5-диметил-4-оксипиперидина	146
Ю. П. Шорин, Т. А. Обут, О. И. Рыбалова. Активность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы у самцов крыс после острого и хронического стресса	149
Н. В. Устюжанинова, Г. С. Шишкин, Г. И. Королева. Размеры и объемы элементов межальвеолярных перегородок легких крыс	151

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

С. И. Дмитриева, И. В. Савченко. Природные сенокосы и пастбища Хакасской автономной области	155
Список статей, опубликованных в серии Биологические науки в 1975 г.	156



CONTENTS

The achievements of Siberian Biologists for the 25-th Party Congress	3
Sh. D. Khishatullin. Soddy-gley soils of dark-coniferous forests in the Prechunsk plateau of the Nizhnee Priangar'ye	5
P. S. Panin, I. B. Dolzhenko. Change of the Salinity and solonetzicity of the Crust sononetz as influenced by chemical ameliorants and washings	14
A. M. Shmonov. Siberian cedar in flat forests of Kuzbas and dynamics of its area	20
S. N. Polezhayeva, V. K. Savostjanov. Root system of black poplar in forest protection belts	26
G. D. Levadnaya. The study of the periphyton Productivity in Novosibirsk reservoir	32
T. S. Chaikovskaja. The Phytoplankton in the Yenisei from Kisil to Divnogorsk	38
L. I. Kriwoscheewa. Species composition and dynamic of development of phytoplankton on growing ponds of Novosibirsk nest farm	44
M. V. Shternshis, N. I. Severina, V. V. Gull. The increasing of activity of granulosis virus of Agrotis Segetum Schiff	51
M. I. Terskova. Equation, describing bird embryonic growth	55
U. S. Alkin. About some regularities for carbone dioxide Output of the Balcal Eishes in swimming	63
M. W. Wolgin, M. W. Antchutin, P. A. Tcherepanov. Dynamics of structure of spawning population of cruetian in forest — stepp lakes of west Sibiria	69
N. I. Milkichur, L. S. Sandakhelev, S. N. Shcheikunov. Spectrophotometric method of enzymatic activity analysis of microrgically isolated cell organelles	76
V. I. Semyonov, E. V. Semyonova. Differential staining of chromosomes of Zingeria bleberstelnana (Claus) P. Smirn. In Mitosis and meiosis	80
A. I. Shchapova, T. A. Baufina. Orientation and arrangement of centromeres two species of Lathyrus L.	84
V. F. Semeshin, I. I. Kiknadze, A. I. Sherudilo. Some principles of Formation and fuston Processes of nucleoli	89
A. A. Tikhjanova, N. A. Tichomirova. Transformation of Elementary Chemical Composition of Vegetable Material in the System Green Phytomass — Dead Phytomass — Litter	98
A. V. Axenovich. The relation between carbonic anhydrase activity, rate of photosynthesis and water regime of barley and wheat	106
E. G. Pecker. The globulines of seeds., the species of genus Oxytropis DC and Hedysarum L. (Leguminosae)	111
S. S. Mordkovich, S. A. Mokridova. Secondary autumn shooing phenomenon in spring wheat. II. The spike formation after the effect of varlouse types drought	114
S. V. Mordovin. Quantitative dynamics of fibroblasts in chronic Aseptic inflammation	121
RESEARCH METHODS	
V. I. Semyonov, E. Y. Kondrafenko, E. V. Semyonova. A technique of quick isolation of Maternal pollen cells for mass analysis of meiosis of tetraploid Malze	126
SHORT NOTES	
S. E. Budaeva, S. I. Gluzdakov. Nev discoveles of some lichenes in Zabaykalye	133
F. M. Shkutina. The origin of univalents at M ₁ of meiosis in hexaploid Triticale	137
A. I. Shchapova, P. A. Djachuk, V. S. Cheredeeva. Linear chromosome Differentiation in different species of Lathyrus L.	142
G. G. Popkov. Restoration capacity of the root tissue, as reaction on the astion of the different types of the drought	144
I. L. Kotlyarevski, E. G. Izyumov, M. I. Bardamova, O. P. Gree, A. R. Kolpakov, T. G. Chishmakova. Physiological activity of acetylenic derivatives of 2,5-dimethyl-4-hydroxy-piperidine	146
J. P. Shorin, T. A. Oboot, O. N. Ribalova. Activity of the hypothalamo-pituitary-adrenal system after acute and chronic stress in the male rats	149
N. V. Ustushaninova, G. S. Shishkin, G. N. Koroleva. Size and Volume of Inter-alveolar Septs Elements of Rats Lungs	151

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

№ 15, вып. 3

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

1975

БИОЛОГИ СИБИРИ XXV СЪЕЗДУ КПСС

Биологи Сибирского отделения АН СССР, как и весь советский народ, взяли повышенные обязательства по достойной встрече XXV съезда КПСС. Все учреждения биологического профиля обязались успешно выполнить и перевыполнить плановые задания девятой пятилетки, имеющие непосредственный выход в народное хозяйство. Охарактеризуем вкратце наиболее значительные досрочно завершённые работы институтов.

Институт физики им. Л. В. Киренского СО АН СССР разработал установки ускоренного выращивания растений, которые доведены отраслевым Министерством до промышленного образца и освоены в серийном выпуске. Они предназначены для использования в селекционных целях и могут давать за зиму 2—3 поколения семян яровой пшеницы, ячменя, льна и других культур. Отработана технология выращивания растений в установках, что дает возможность существенно сократить сроки выведения новых сортов.

В результате исследований по молекулярной генетике в Институте цитологии и генетики СО АН СССР выделены два новых фермента, представляющих существенный интерес для геной инженерии: фермент безматричного синтеза полидезоксинуклеотидов из дезоксирибонуклеотиддифосфатов и обратная транскриптаза из бактерий, катализирующая синтез ДНК на матрице РНК.

Проведены клинические испытания новых противовирусных препаратов, полученных в Институте цитологии и генетики. Препараты дезоксирибонуклеазы показали высокую эффективность при тяжелых хронических поражениях кожных покровов вирусом герпеса и при инфекционном мононуклеозе, вызванном вирусом этой же группы. Препараты внедрены Министерством здравоохранения СССР.

Большой объем работы проделан Институтом цитологии и генетики по разработке проблем генетических основ селекции растений и животных. Выведен и районирован по Сибири первый советский радиационный сорт яровой пшеницы Новосибирская 67. В 1975 г. общая площадь под посевами нового сорта составляла около 50 тыс. га. Средняя урожайность в производственных условиях была на 3—4 ц с гектара выше, чем любого другого сорта; урожайность в семеноводческих хозяйствах достигла 25—40 ц с гектара.

Получены и районированы новые триплоидные гибриды сахарной свеклы. Кубанский полигибрид 9 — сорт урожайно-сахаристого направления, дающий высокие и устойчивые урожан как во влажные, так и в засушливые годы; превышает диплоидные стандартные сорта по сбору сахара на 15%. Первомайский полигибрид 10 — сорт урожайно-сахаристого направления; более устойчив к заболеваниям, чем стандартные сорта, превышает Кубанский полигибрид 9 по сбору сахара на 4,1%.

Указанные триплоидные гибриды сахарной свеклы районированы в основных зонах свеклосеяния нашей страны и занимают общую площадь свыше 200 тыс. га. Для внедрения в производство районированных гибридов Институт цитологии и генетики ежегодно проводит цитологические анализы, связанные с созданием суперэлиты тетраплоидных компонентов для репродукционных и маточных производственных посевов, а также анализы производственных гибридных семян.

Ш. Д. ХИСМАТУЛЛИН

ДЕРНОВО-ГЛЕЕВЫЕ ПОЧВЫ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ
ПРИЧУНСКОГО ПЛАТО НИЖНЕГО ПРИАНГАРЬЯ

На Причунском плато Нижнего Приангарья под зеленомошными и зеленомошно-травяными темнохвойными (преимущественно пихтовыми) лесами распространены сочетания почв дерново-глеевых, подзолистых со вторым гумусовым горизонтом и подзолистых. Последние соответствуют современной биоклиматической обстановке. Дерново-глеевые и вторые гумусовые горизонты подзолистых почв — реликты прошлого почвообразования. По запасам гумуса и азота, групповому инфракционному составу гумуса, его свойствам дерново-глеевые почвы близки луговым.

Причунское плато расположено между восточными отрогами Енисейского кряжа и Ангаро-Ленской возвышенностью, а в меридиональном направлении — между Мурской впадиной и Чуно-Бирюсинской возвышенностью.

Природные условия этой территории полно охарактеризованы в ряде работ [1—6]. Поэтому в данном сообщении отметим лишь специфические особенности ландшафта этого района.

От прилегающих территорий характеризуемый регион отличается большой снежностью зим (высота снежного покрова около 70 см), благодаря чему почвам по сравнению с температурой воздуха свойствен более выровненный термический режим. Например, в зимние месяцы воздух может выхолаживаться до -40° и ниже, температура почвы на глубине 20 см в эти периоды не опускается ниже -5° . Летом при температуре воздуха около 30° температура почвы на глубине 20 см не поднимается выше $10-12^{\circ}$. Большие запасы воды (около 200 мм), аккумулярованные в снежном покрове, весной при таянии обеспечивают глубокое промачивание почвенной толщи. Этот процесс особенно отчетливо проявляется на плакорах, где почвенно-грунтовые воды залегают глубоко. По мере продвижения от водоразделов к днищам депрессий уровень почвенно-грунтовых вод постепенно приближается к дневной поверхности (на средних и нижних частях пологих склонов около 3 м, днищах понижений 1,0 м и выше). Соответственно уменьшается (от 1,5—2,0 м на склонах до 0,5 м и менее в депрессиях) глубина промачивания почв тальми водами.

В районе доминируют темнохвойные (преимущественно пихтовые) леса, под пологом которых создаются условия, благоприятствующие развитию зеленомошных и зеленомошно-долгомошных ассоциаций.

Современная биоклиматическая обстановка Причунья способствует интенсивному проявлению подзолообразовательного процесса. Подзолистые почвы занимают около 80% территории. Для них характерны интенсивное и глубокопрофильное (до 35 см) оподзоливание и слабое развитие дернового процесса. В то же время около 50% почв этого типа имеют вторые гумусовые горизонты. По соседству с последними, но

На основе трехпородного скрещивания алтайских тонкорунных овец со скороспелыми мясо-шерстными полутонкорунными породами линкольн и ромнимарш ученые Института цитологии и генетики создали в экспериментальном хозяйстве СО АН СССР и совхозе «Медведский» Черепановского района высокопродуктивные стада овец кроссбредного типа. Средний настриг шерсти в Экспериментальном хозяйстве достиг 7,5 кг, а в совхозе повысился с 2,9 до 5,2 кг. Коренным образом изменилось качество шерсти, длина волокна увеличилась в 2 раза, выход чистой шерсти составил 60—65%. За достигнутые успехи в создании овец нового типа и повышении их продуктивности совхоз «Медведский» награжден почетной грамотой Министерства сельского хозяйства СССР, медалями ВДНХ, бригадир овцефермы — орденом Октябрьской революции.

По проблемам леса и рационального использования лесных ресурсов Институт леса и древесины СО АН СССР провел комплексные исследования в лесах бассейна озера Байкал. Основные результаты работы вошли в «Проект организации водоохранной зоны озера Байкал с комплексом организационно-хозяйственных мероприятий». Рекомендации Института получили высокую оценку Министерства лесного хозяйства РСФСР и производственных организаций.

В целях охраны лесов от пожаров разработаны методы заблаговременной сигнализации погодных условий на основе использования достижений метеорологической службы и космических спутников. Установлена принципиальная возможность дистанционного определения с летательных аппаратов влажности горючих материалов в лесу и обнаружения лесных пожаров в условиях облачности и задымленности.

В плане рационального использования и сохранения природных ресурсов озера Байкал Лимнологический институт СО АН СССР предложил новое очистное устройство — биопоглотитель. Круглогодичные наблюдения в пруде-аэраторе Байкальского целлюлозного завода показали значительный эффект устройства в доочистке сточных вод. В 1975 г. завод смонтировал полупроизводственную установку биопоглотителя на пруде-аэраторе. Для ограждения Байкала от вредных веществ, поступающих в озеро с ливневыми водами, Байкальскому целлюлозному заводу рекомендовано провести посадки высших водных растений в местах активного ската ливневых вод, которые будут задерживать поступление в Байкал вредных веществ с прибрежной зоны берега и обеспечат дальнейшее самоочищение.

Институт почвоведения и агрохимии СО АН СССР обобщил материалы почвенных и почвенно-мелиоративных исследований в засушливой зоне Западной Сибири и передал их проектным организациям, занимающимся проблемой переброски вод сибирских рек в Казахстан и Среднюю Азию. На основе исследований в нефтегазоносных районах севера Западной Сибири выделены массивы земель, пригодных для сельскохозяйственного освоения, и даны рекомендации по их рациональному использованию. Рекомендации переданы Тюменскому областному управлению сельского хозяйства.

Кроме названных работ к открытию XXV съезда КПСС коллективы биологических учреждений приняли дополнительные обязательства.

Институт цитологии и генетики СО АН СССР взял обязательство сдать в государственное сортоиспытание два новых сорта: межлинейный гибрид сахарной свеклы и кормовую рожь Сибирская кормовая. Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР обязуется завершить разработку нового способа получения витамина Р и сдать в эксплуатацию 1500 м² теплиц и лабораторно-производственный корпус. Институт почвоведения и агрохимии СО АН СССР взял обязательство обобщить материалы по почвенно-географическому обследованию западной части трассы БАМа. Биологический институт СО АН СССР принял обязательство оказать помощь тресту Востокбурвод в выращивании товарной рыбы в искусственном водоеме. Можно с уверенностью сказать, что принятые обязательства будут с честью выполнены.

на днищах водосборных микро- и мезопонижений, под зеленомошными и зеленомошно-травяными елово-пихтовыми и пихтовыми лесами обнаруживаются своеобразные почвы с мощными (до 80 см) темноокрашенными гумусовыми профилями, которые представляется возможным рассматривать в составе подтипа дерново-грунтово-глеяватых почв дерново-глеявого типа.

Одновременное сочетание почв собственно-подзолистых, подзолистых с горизонтом A_2h и дерново-глеявых заставляет исследователя задуматься: сформулировались ли они одновременно при современной биоклиматической обстановке или представляют постепенный переход от почв, в значительной мере сохранивших от прошлого почвообразования морфологию и отчасти химизм (дерново-глеявые), к почвам, полностью соответствующим современным биоклиматическим условиям (собственно-подзолистые).

По местоположению эти группы почв располагаются в следующем порядке: Участки водораздельных поверхностей и верхние части склонов заняты почвами собственно-подзолистыми. На средних и нижних частях склонов доминируют подзолистые с горизонтом A_2h . На шлейфах склонов увалов, днищах обширных водосборных понижений, встречающихся на плосковершинных междуречных пространствах и пологих склонах, распространены почвы дерново-глеявые.

Участки на водораздельных поверхностях и склонах долин, к которым приурочены дерново-глеявые почвы, — это слабобогнутые (в плане округлой и вытянутой формы) водосборные понижения — начальные звенья гидрографической сети. Для них характерна повышенная гидроморфность, обусловленная аккумуляцией делювиальных и внутрипочвенных вод. Эти понижения имеют наклонные днища, открытые к речным долинам, обеспечивающие отток охлажденных воздушных масс.

В составе дерново-глеявых почв различаются насыщенные и оподзоленные. Почвообразующими породами служат покровные и лесовидные суглинки, реже древнеаллювиальные супеси.

Для дерново-глеявых насыщенных почв характерно следующее строение профиля: $A_0 + A_1 + AVq + Bq + BCq + Cq$. Толщина мохово-лесной подстилки 5—10 см. Мощность гумусового слоя около 40—50 см, с колебаниями от 30 до 70—80 см. Цвет интенсивно темно-серый, иногда приближающийся к черному. Структура в верхней части горизонта A комковато-непрочностернистая, книзу зернистость становится более отчетливой. В пределах этого горизонта уже проявляются окислительно-восстановительные реакции в виде ржавых и сизоватых пятен различной величины, количество которых книзу увеличивается. Горизонт AVq серовато-грязно-бурый с сизоватыми и ржаво-охристыми пятнами. Структура непрочностернистая и мелкоореховатая. Переход в горизонт Bq постепенный. Мощность последнего около 20—30 см, окраска в зависимости от характера почвообразующей породы варьирует от буровато-охристой до желтовато-бурой с ржавыми и сизыми пятнами. Структура непрочностернистая. Этот горизонт нередко бывает оводнен, со стенок разреза сочится вода. Переход к материнской породе постепенный. На участках с дерново-глеявыми почвами заложено более сотни разрезов, но ни в одном из них карбонаты не обнаружены.

Для дерново-глеявых оподзоленных почв характерно следующее строение профиля: $A_0 + A_1 + A_1A_2 + A_2hq + Bq + BCq + Cq$. Мощность гумусового горизонта примерно такая же, как и у насыщенных вариантов. Цвет серый или темно-серый. На глубине около 20 см начинается обособляющийся оподзоленный горизонт A_1A_2 мощностью около 20 см. Окраска его, по сравнению со смежными горизонтами, более светлая (серая или светло-серая с заметной кремнеземистой присыпкой). Переход в горизонт A_2h постепенный. Окраска этого горизонта серая или темно-серая с присыпкой SiO_2 . Ниже залегает горизонт A_2Bq или B_1q светло-бурого или бурого цвета, мощностью 10—15 см. Структура его ореховатая с кремнеземистой присыпкой. Переход в горизонт Bq постепенный. Мощность последнего 0,5 до 1,0 м. Цвет: бурый или коричневатобурый, структура ореховатая.

В данном сообщении приводятся результаты аналитических исследований насыщенных (разрезы 1 и 2) и оподзоленных (разрезы 3 и 4) дерново-глеявых почв. Чтобы более отчетливо выявить особенности морфологии и химизма, производится сопоставление их с почвами подзолистыми со вторым гумусовым горизонтом (разрез 5) и собственно-

подзолистыми (разрез 6). Последние два разреза заложены на участках, смежных с дерново-глеявыми почвами.

Разрез 1 заложен на междуречье р. Чуны и руч. Зелен. Слабобогнутое обширное (в диаметре около 1 км) водосборное понижение в бассейне руч. Сосновка. Отчетливо развит бугристо-западинный микрорельеф. Лес зеленомошный кедрово-елово-пихтовый с примесью березы. Много валежника, около 30% его представлено березой. Травостой изрежен. В его составе доминируют вейник лесной, хвощ. Почва дерново-глеявая насыщенная тяжелосуглинистая, на легкой глине. Строение профиля: $A_0 0-7$, $A_0 7-14$, $A_1 0-20$, $Aq 20-70$, $AVq 70-92$, $BCq 92-122$, $Cq 122-200$.

Разрез 2 — в верховьях притока р. Чуны и руч. Сосновка. Ложиноподобная западина в средней части склона юго-восточной экспозиции. Отчетливо выражен бугристо-западинный микрорельеф. Лес зеленомошный кедрово-елово-пихтовый с примесью лиственницы и березы. В подросте кедр, ель, чаще пихта. Много валежника (покрытие около 20%). В травостое вейник лесной, хвощи и таежное мелкотравье. Почва дерново- (перегнойно)-глеявая насыщенная тяжелосуглинистая, на древнеаллювиальной супеси. Строение профиля: $A_0 0-10$, $A_0A_1 0-23$, $Aq 23-44$, $AVq 44-69$, $BCq 69-97$, $C_1q 97-160$, $C_2q 160-200$.

Разрез 3 — на плосковершинном междуречье руч. Сосновка и р. Чуны. Обширное слабобогнутое водосборное понижение с небольшим уклоном на юг. Лес зеленомошный пихтово-осиновый. В подросте пихта. Травостой хорошо развит. В его составе доминируют кипрей, аконит, вейник лесной, хвощи. Почва дерново-глеявая оподзоленная тяжелосуглинистая, на лесовидном суглинке. Строение профиля: $A_0 0-5$, $A_1 0-8$, $A_1A_2 8-32$, $A_2hq 32-66$, $Bq 66-155$, $Cq 200-260$.

Разрез 4 — на дне неглубокой ложбины в средней части пологого склона южной экспозиции. Лес пихтовый с перестойной выпадающей березой. В подросте ель и пихта. Зеленомошный покров маломощный (покрытие 60—70%). Травостой развит довольно хорошо, в его составе доминируют вейник и таежное мелкотравье. Почва дерново-глеявая оподзоленная тяжелосуглинистая, на лесовидном суглинке. Строение профиля: $A_0 0-4$, $A_1 0-10$, $A_1A_2 10-21$, $A_2hq 43-54$, $B_1q 54-70$, $B_2q 70-150$, $BCq 150-170$, $Cq 180-200$.

Разрез 5 — в верхней части нижней трети слабобогнутого склона юго-восточной экспозиции (долина руч. Сосновка). Лес зеленомошный пихтовый молодой. В травостое таежное мелкотравье. Почва глубоко среднеподзолистая со вторым гумусовым горизонтом тяжелосуглинистая, на лесовидном суглинке. Строение профиля: $A_0 0-5$, $A_0 5-10$, $A_1A_2 0-5$, $A_2 5-27$, $A_2h 27-41$, $A_2B 41-62$, $B 62-175$, $BC 175-210$, $C 210-240$.

Разрез 6 — в присклонной части плосковершинного водораздела. Лес пихтовый с примесью лиственницы, кедра, осины. Зеленомошный покров пятнами. В травостое доминирует осочка. Почва сильнооподзолистая тяжелосуглинистая, на лесовидном суглинке. Строение профиля: $A_0 0-4$, $A_1A_2 0-2$ (5), $A_2 5-27$, $A_2B 27-34$, $B_1 34-55$, $B_2 55-170$, $BC 170-240$, $C 240-300$.

Аналитические исследования (табл. 1, разрезы 1 и 2) показывают, что в дерново-глеявых насыщенных почвах содержание гумуса в верхней части гумусового горизонта более 10% и книзу уменьшается плавно. Количество поглощенных Са и Mg в гумусовом слое высокое (50 мг экв и более) и лишь в горизонте АВ резко уменьшается. Насыщенность основаниями высокая (в поверхностном слое около 85—90%, а ниже 50 см — 95—100%). Реакция водной суспензии слабокислая в верхней части почвенного профиля и нейтральная (или даже близкая к слабощелочной) ниже 50 см. Исследования механического состава не обнаруживают перемещения илстой фракции по почвенному профилю.

В морфологии и химизме оподзоленных дерново-глеявых почв отмечаются отчетливые признаки оподзоленности (табл. 1, разрезы 3 и 4). В них обособляется осветленный горизонт A_1A_2 . Содержание обменных Са и Mg в оподзоленных горизонтах по сравнению с аккумулятивными и иллювиальными значительно ниже. Степень насыщенности основаниями в верхних частях почвенного профиля не превышает 70—75%. Водная и солевая суспензии по сравнению с неоподзоленными (насыщенными) вариантами более кислые. Отличаются они также меньшим содержанием гумуса и более резким уменьшением его к низу гумусового горизонта. Все это, а также профильная дифференциация илстой фракции и физической глины свидетельствуют о заметном проявлении подзолообразовательного процесса.

Подзолистые почвы со вторым гумусовым горизонтом (табл. 1, разрез 5) занимают промежуточное положение между дерново-глеявыми и

Таблица 1

Физико-химические свойства и механический состав исследованных почв

Почва	Горизонт	Глубина, см	Гигроскопическая влага, %	L _{тюрн} по Льюису, %	Потери при прокаливании, %	pH		Поглощенные основания, м.экв			Гидролитическая кислотность, мг-экв	Насыщенность основаниями, %	Сумма фракций, %	
						в водной суспензии	в растворе KCl	Ca	Mg	Ca+Mg			<0,001 мм	<0,01 мм
Дерново-глиево-насыщенная тяжелосуглинистая (р. 1)	A ₀	0-7	10,7	—	95,7	4,4	3,6	—	—	—	—	—	—	—
	A ₀	7-14	12,1	—	93,4	5,3	4,3	—	—	—	—	—	—	—
	A ₁	0-5	4,7	12,3	14,6	5,2	4,2	44,0	9,5	53,5	8,5	86	31	46
	A ₁	0-18	4,4	8,2	11,3	5,5	4,6	40,5	10,0	50,5	6,0	89	27	46
	A ₁	28-38	4,5	6,5	10,5	6,2	4,8	39,5	11,5	51,0	4,9	91	39	56
	A ₂	48-58	3,9	6,4	9,3	6,3	5,0	39,0	11,5	50,5	4,0	93	37	55
	A ₂	73-83	3,0	1,3	7,1	6,6	4,8	26,0	6,5	32,5	1,5	95	33	52
	B _q	100-110	2,5	0,5	6,9	6,8	5,0	24,0	6,0	30,0	1,0	97	33	54
	C _q	160-170	2,2	—	6,0	6,9	5,6	16,5	5,5	22,0	0,8	97	26	43
	A ₀	0-10	10,3	—	91,0	5,5	4,8	—	—	—	—	—	—	—
Дерново-глиево-насыщенная на древнем супесчаном аллювии (р. 2)	A ₀ A ₁	0-10	11,1	31,0	55,0	6,1	5,0	110,0	13,0	123,0	17,3	88	22	33
	A ₀ A ₁	10-20	7,5	24,1	22,3	6,6	5,6	95,0	10,5	105,5	6,0	95	16	29
	A ₁	30-40	2,6	6,4	7,0	7,0	5,8	38,0	6,0	44,0	1,5	97	28	41
	A ₁ B _q	50-60	1,8	1,6	6,1	7,1	5,5	24,5	6,0	30,5	0,7	97	27	38
	B _q	80-90	1,2	0,4	5,0	7,2	5,4	15,0	5,0	20,0	0,7	98	22	44
	BC _q	140-150	1,5	—	4,0	7,4	5,4	9,5	3,5	13,0	0,3	98	13	28
	C _q	190-200	1,6	—	2,9	7,4	5,1	6,0	3,0	9,0	0,1	99	7	9
	A ₀	0-5	12,6	—	93,1	6,2	5,3	—	—	—	—	—	—	—
	A ₁	0-8	4,2	11,3	11,2	5,2	4,3	25,5	10,0	35,5	9,8	78	29	45
	A ₁ A ₂	15-25	2,9	4,7	7,5	5,3	4,0	13,5	3,0	16,5	7,0	70	26	49
Дерново-глиево-оподзоленная тяжелосуглинистая (р. 3)	A ₁ A ₂	35-45	2,4	3,8	6,0	5,3	4,0	12,0	4,0	16,0	5,3	75	19	43
	A ₂ B _q	53-63	2,1	2,4	5,0	5,4	4,2	11,0	4,5	15,5	5,2	75	17	39
	B ₁ q	90-100	1,8	0,6	5,9	5,9	4,3	11,0	4,5	15,5	5,2	75	17	39
	BC _q	140-150	2,4	—	5,9	6,1	4,6	15,0	7,0	22,0	1,8	92	35	54
	C _q	190-200	1,7	—	5,3	6,4	4,9	13,5	6,5	20,0	1,5	93	29	45
	A ₀	0-4	11,7	—	95,4	5,4	4,7	—	—	—	—	—	—	—
	A ₁	0-10	4,1	8,8	21,6	6,9	5,9	15,5	6,5	22,0	8,8	71	29	43
	A ₁ A ₂	10-20	3,4	4,0	10,4	6,9	4,2	15,0	5,5	20,5	7,3	74	29	48
	A ₂ B _q	25-35	2,8	3,3	7,7	4,9	4,1	14,0	6,0	20,0	7,0	74	24	46
	A ₂ B _q	43-53	2,3	1,4	5,1	4,7	3,8	12,5	7,5	20,0	3,8	84	20	39
Дерново-глиево-оподзоленная мелкодерново-глубокосредне-подзолистая со вторым гумусовым горизонтом тяжелосуглинистая (р. 5)	B ₂ q	100-110	2,7	0,4	5,4	5,4	4,0	18,0	10,0	28,0	1,5	95	35	48
	A ₀	0-10	10,9	—	92,4	5,1	4,7	—	—	—	—	—	—	—
	A ₁ A ₂	0-5	2,8	4,7	11,1	5,9	4,4	12,0	6,5	18,5	8,3	69	18	32
	A ₂ A ₃	10-20	1,9	1,3	4,8	4,6	3,9	9,0	4,5	13,5	4,5	75	14	39
	A ₂ A ₃	30-40	1,9	1,4	5,0	4,7	4,0	12,0	4,5	16,5	3,7	82	22	42
	B ₁	43-55	2,3	0,6	5,3	4,9	4,0	17,5	5,0	22,5	2,7	89	29	45
	B ₂	70-80	2,7	0,5	5,0	5,2	4,5	17,0	5,0	22,0	1,7	89	29	42
	B ₂	100-110	2,5	0,4	4,2	5,8	5,1	16,5	6,0	22,5	1,0	96	24	39
	A ₀	0-4	11,5	—	89,2	5,4	4,7	—	—	—	—	—	—	—
	Глубокосильноподзолистая тяжелосуглинистая (р. 6)	A ₁ A ₂	0-5	1,5	3,7	6,6	4,7	3,5	5,5	3,5	9,0	8,3	53	12
A ₂		10-20	1,1	1,1	3,1	4,5	3,6	3,0	2,5	4,0	4,0	44	9	31
A ₁ B		27-37	1,4	0,6	3,3	4,6	3,6	7,0	2,5	9,5	3,7	72	15	39
B ₁		40-50	2,7	0,6	2,3	4,8	3,8	16,0	5,0	21,0	3,2	90	31	49
B ₂		60-70	2,8	0,5	4,9	5,1	4,0	17,5	7,0	24,5	2,2	92	31	44
B ₂		90-100	3,2	0,5	4,8	5,4	4,6	20,5	7,5	28,0	1,3	96	32	46
B ₂		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B ₂		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B ₂		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B ₂		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Мелкодерново-глубокосредне-подзолистая со вторым гумусовым горизонтом тяжелосуглинистая (р. 5)	B ₂ q	100-110	2,7	0,4	5,4	5,4	4,0	18,0	10,0	28,0	1,5	95	35	48
	A ₀	0-10	10,9	—	92,4	5,1	4,7	—	—	—	—	—	—	—
	A ₁ A ₂	0-5	2,8	4,7	11,1	5,9	4,4	12,0	6,5	18,5	8,3	69	18	32
	A ₂ A ₃	10-20	1,9	1,3	4,8	4,6	3,9	9,0	4,5	13,5	4,5	75	14	39
	A ₂ A ₃	30-40	1,9	1,4	5,0	4,7	4,0	12,0	4,5	16,5	3,7	82	22	42
	B ₁	43-55	2,3	0,6	5,3	4,9	4,0	17,5	5,0	22,5	2,7	89	29	45
	B ₂	70-80	2,7	0,5	5,0	5,2	4,5	17,0	5,0	22,0	1,7	89	29	42
	B ₂	100-110	2,5	0,4	4,2	5,8	5,1	16,5	6,0	22,5	1,0	96	24	39
	A ₀	0-4	11,5	—	89,2	5,4	4,7	—	—	—	—	—	—	—
	Глубокосильноподзолистая тяжелосуглинистая (р. 6)	A ₁ A ₂	0-5	1,5	3,7	6,6	4,7	3,5	5,5	3,5	9,0	8,3	53	12
A ₂		10-20	1,1	1,1	3,1	4,5	3,6	7,0	2,5	4,0	4,0	44	9	31
A ₁ B		27-37	1,4	0,6	3,3	4,6	3,6	7,0	2,5	9,5	3,7	72	15	39
B ₁		40-50	2,7	0,6	2,3	4,8	3,8	16,0	5,0	21,0	3,2	90	31	49
B ₂		60-70	2,8	0,5	4,9	5,1	4,0	17,5	7,0	24,5	2,2	92	31	44
B ₂		90-100	3,2	0,5	4,8	5,4	4,6	20,5	7,5	28,0	1,3	96	32	46
B ₂		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B ₂		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B ₂		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B ₂		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

подзолистыми. Поэтому в морфологии и химизме их имеются свойства, сближающие их и с первыми, и со вторыми. При слабых степенях оподзоленности они тяготеют к дерново-глеевым оподзоленным. С увеличением оподзоленности степень выраженности второго гумусового горизонта ослабевает и они приближаются к подзолистым почвам.

Для подзолистых почв Причунского плато свойственны все основные признаки (табл. 1, разрез 6), которыми, по общепринятым представлениям, характеризуются наиболее типичные почвы данного типа. Реакция водной и солевой суспензий сильнокислая в верхних горизонтах и кислая в иллювиальном. Оподзоленный горизонт обеднен обменными Ca и Mg (4 мг·экв), с переходом в горизонт B количество их резко увеличивается до 20 мг·экв и более. Насыщенность основаниями в верхних горизонтах (A₁A₂ и A₂) около 40—50%, а в горизонте B резко возрастает до 90% и более. Столь же контрастные различия отмечаются в профильной дифференциации гигроскопической влаги, потерь при прокаливании, иллитой и глинистой фракции и т. д.

Для более углубленной характеристики исследованных почв подсчитывались послойные запасы гумуса и азота. Сопоставление полученных данных с показателями близких по морфологии и химизму почв европейской части страны [7] показало, что дерново-глеевые насыщенные почвы по запасам гумуса (420 т/га в слое 0—50 см) и азота близки к черноземам выщелоченным; дерново-глеевые оподзоленные (около 250 т/га) занимают промежуточное положение между черноземами выщелоченными и серыми лесными почвами; подзолистые со вторым гумусовым горизонтом (около 200 т/га) являются переходными от серых лесных к подзолистым; подзолистым почвам Причунья свойственны такие же запасы гумуса (60 т/га) и азота, какие характерны для типичных представителей этого типа.

Анализ фракционно-группового состава гумуса (табл. 2) производился по схеме И. В. Тюрина в модификации В. В. Пономаревой [8].

В верхних 10-сантиметровых слоях гумусовых горизонтов дерново-глеевых почв доминируют фульвокислоты (в насыщенных — отношение ГК:ФК около 0,8, а в оподзоленных — 0,6—0,7). К низу ГК:

Таблица 2

Состав гумуса (в % к общему С) исследованных почв

Почва	Горизонт	Глубина, см	Валовое содержание			Гуминовые кислоты			Фульвокислоты			Сумма фракций	ГК ФК	Растворимые в 0,1 н. H ₂ SO ₄ % к сухой почве				
			C	N	C:N	1	2	сумма	1а	1	2			сумма	R ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	Al ₂ O ₃	Ca
Дерново-глеевая насыщенная тяжелосуглинистая (р. 1)	A ₁	0-5	7,13	0,59	12,2	13,5	9,5	23,0	3,9	13,7	11,5	29,1	0,79	1,38	0,29	1,09	1,28	0,19
	A	8-18	4,76	0,35	13,6	10,7	18,5	29,2	4,9	10,2	16,8	31,6	0,93	1,42	0,34	1,08	1,18	0,24
	A _q	28-38	3,77	0,35	10,8	8,0	33,8	41,8	5,5	4,1	16,8	26,4	1,68	1,66	0,34	1,32	1,08	0,36
	A _q	47-57	3,73	0,32	11,7	6,4	36,7	42,1	5,6	2,6	17,0	25,2	1,71	1,60	0,33	1,30	1,10	0,33
	AB _q	73-83	0,73	0,06	12,2	1,7	16,5	18,2	8,8	—	—	36,2	0,50	1,54	0,34	1,21	0,72	0,32
	B _q	100-110	0,26	0,02	10,0	2,3	3,5	5,8	12,3	—	—	29,2	0,20	1,28	0,29	1,00	0,54	0,32
	A ₀ A ₁	0-10	17,40	1,09	16,0	12,8	9,8	22,6	4,9	17,4	6,1	28,4	0,80	0,98	0,14	0,84	2,49	0,62
	A ₀ A ₁	10-20	14,15	1,00	14,2	11,6	14,1	25,7	2,7	13,5	15,6	31,8	0,81	1,38	0,19	1,20	2,45	0,55
	A	30-40	3,69	0,35	10,5	4,0	35,4	39,4	5,6	2,2	21,0	28,8	1,37	1,54	0,34	1,19	1,18	0,43
	AB _q	50-60	0,94	0,08	11,8	5,3	28,0	33,3	8,3	—	—	39,4	0,85	1,60	0,38	1,22	0,76	0,43
Дерново-глеевая оподзоленная (р. 3)	B _q	110-120	0,24	0,02	10,0	0,4	3,3	3,7	4,6	3,3	9,2	13	0,40	1,59	0,46	1,13	0,54	0,41
	A ₁	0-8	6,57	0,60	11,0	15,8	5,8	21,6	3,2	16,5	9,5	29,2	0,74	1,37	0,24	1,13	0,54	0,38
	A ₁ A ₂	15-25	2,74	0,22	12,5	22,0	11,1	33,1	3,9	16,0	12,4	32,3	1,02	1,02	0,20	0,96	0,29	0,29
	A ₂ A ₂	35-45	2,18	0,23	9,5	36,0	18,0	54,0	3,1	9,5	10,9	23,5	2,30	1,19	0,29	0,90	0,27	0,29
	A ₂ A ₂	53-63	1,39	0,14	12,6	26,6	32,0	58,6	4,1	6,2	11,5	21,8	2,68	1,18	0,31	0,86	0,35	0,28
	B ₁ q	90-100	0,32	0,03	10,0	0,6	10,6	11,2	12,2	—	—	39,7	50	1,28	0,26	1,00	0,44	0,34
	A ₁	0-10	5,13	0,25	20,6	14,9	1,0	15,9	4,2	12,5	11,9	28,6	0,56	1,11	0,17	0,94	0,52	0,38
	A ₁ A ₂	10-20	2,34	0,16	23,4	19,7	7,4	27,1	6,7	3,1	17,7	27,5	2,38	1,27	0,31	0,96	0,45	0,19
	A ₂ A ₂	25-35	1,90	0,12	15,8	23,4	29,1	52,5	4,7	6,0	11,4	22,1	3,00	1,29	0,29	1,00	0,42	0,07
	A ₂ B _q	45-53	0,79	0,06	13,7	29,6	43,3	84,3	8,4	5,4	22,2	36,0	1,20	1,22	0,34	0,86	0,46	0,29
Мелкодерново-глубокоосредне-подзолистая со вторым гумусовым горизонтом желосуглинистая (р. 5)	B ₁ q	100-110	0,30	0,03	10,0	2,0	7,0	9,0	10,0	10,0	20,6	41	0,29	1,24	0,26	0,97	0,47	0,25
	A ₁ A ₂	0-5	2,67	0,23	11,6	13,4	6,0	19,4	6,8	14,2	16,3	37,3	0,52	1,14	0,29	0,85	0,39	0,16
	A ₂	10-20	0,82	0,07	11,7	6,7	14,2	20,8	14,2	13,5	8,8	36,5	0,57	1,22	0,36	0,86	0,30	0,18
	A ₂ h	30-40	0,66	0,06	11,0	8,8	31,0	39,8	11,8	10,6	7,9	30,3	1,32	1,31	0,26	1,04	0,47	0,46
	B ₁	45-55	0,49	0,03	12,3	0,6	9,6	10,0	13,7	3,9	14,9	32,5	0,31	1,46	0,29	1,15	0,62	0,17
	B ₂	100-110	0,25	0,02	10,0	0,8	5,2	6,0	10,0	—	—	30,0	0,20	1,24	0,29	0,95	0,42	0,31
	A ₁ A ₂	0-5	2,16	0,14	15,4	12,0	3,2	15,2	5,7	15,7	3,2	24,6	0,62	1,13	0,34	0,79	0,17	0,12
	A ₁ A ₂	10-20	0,62	0,06	10,4	8,5	—	8,5	17,7	18,4	3,9	40,0	0,21	1,03	0,36	0,67	0,17	0,10
	B ₁	40-50	0,32	0,03	10,0	0,6	3,1	3,7	16,6	3,7	20,3	40,6	0,10	1,43	0,36	1,06	0,49	0,24
	B ₂	90-100	0,32	0,03	10,0	0,6	6,9	7,5	11,2	0,9	13,8	25,9	0,28	1,54	0,38	1,15	0,67	0,24

ФК постепенно расширяется, достигая максимума в нижней части гумусового горизонта (1,4—1,7 в насыщенных вариантах и 2,4—2,7 в оподзоленных). С переходом в горизонт В в составе гумуса снова начинают доминировать фульвокислоты (КГ:ФК=0,3—0,5).

Своеобразен характер изменения группового состава гумуса в подзолистых почвах со вторым гумусовым горизонтом (разрез 5). Горизонт A₂h отчетливо выделяется резким увеличением отношения ГК:ФК (до 1,3), в то время как в остальных горизонтах оно не превышает 0,6.

В подзолистых почвах (разрез 6) наиболее высокие значения ГФ:ФК наблюдаются в горизонте A₁A₂ (около 0,6). Ниже они резко уменьшаются (до 0,2 в горизонте A₂ и 0,1 в горизонте В).

В составе ГК дерново-глеевых насыщенных почв доминируют кислоты, связанные с Са (фракция 2). Некоторое исключение составляет лишь небольшая (5—10 см) верхняя часть гумусового горизонта, в котором с незначительным перевесом преобладают кислоты, связанные с подвижными R₂O₃ (фракция 1). В нижних частях гумусовых горизонтов содержание ГК фракции 2 в 5—10 раз выше, чем фракции 1.

Для дерново-глеевых насыщенных почв характерно высокое содержание Са в сернокислотной вытяжке (в перегнойном горизонте до 2,5%, ниже около 1%). В остальных исследованных почвах содержание Са, как правило, не превышает 0,5%.

В обоих вариантах дерново-глеевых почв содержание ФК, связанных с подвижными R₂O₃ (фракция 1), невелико (4—5% от общего С). Аналогичное явление, как известно, характерно и для почв «черноземовидных». Преобладающая часть ФК извлекается лишь после декальцинирования (фракция 2). Относительное содержание этой фракции от верхних частей гумусового горизонта к нижним увеличивается.

В рассматриваемых почвах определены коэффициенты оптической плотности (с одним синим светофильтром с длиной волны 435 мкм) различных групп гумусовых веществ (по методу Т. А. Плотниковой и В. В. Пономаревой [9]), оптические плотности гуминовых кислот при различных длинах волн, пороги коагуляции гуминовых кислот.

В дерново-глеевых почвах коэффициенты оптической плотности (E_c, мг/мл) ФК невелики (около 2,0—2,5) и довольно стабильны по профилю. Для ГК характерны более высокие значения E_c с контрастными изменениями по вертикали (от 14 в верхней части горизонта А до 28 в горизонте АВ). Примерно такие же значения данного показателя характерны и для гумусовых горизонтов «черноземовидных» почв [6]. Под гумусовым горизонтом в дерново-глеевых почвах значения E_c ГК резко снижается до 7 (рис. 1).

Сопоставление закономерностей в изменении величин E_c различных групп гумусовых веществ дерново-глеевых почв и подзолистых с гори-

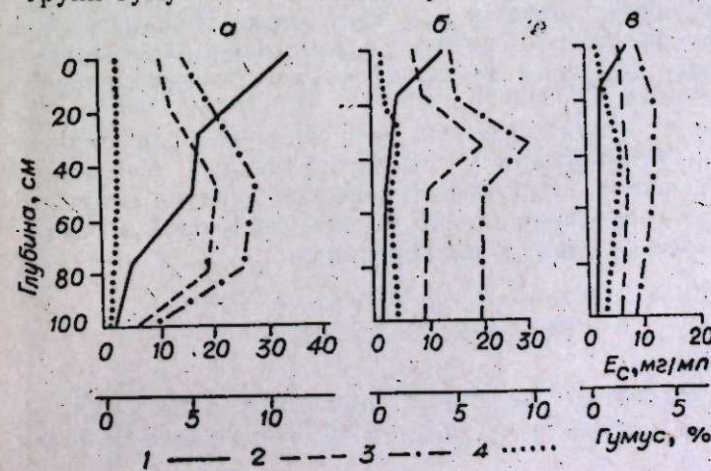


Рис. 1. Профильные кривые коэффициентов оптической плотности гумусовых веществ.

а) дерново-глеевая насыщенная почва (р. 1); б) мелкодерново-подзолистая почва со вторым гумусовым горизонтом (р. 5); в) подзолистая почва (р. 6). 1 — гумус по Тюриу, %; 2 — E_c, мг/мл гумусовых веществ; 3 — E_c, мг/мл гуминовых кислот; 4 — E_c, мг/мл фульвокислот.

зонтом A_2h , а также собственно-подзолистых показывает, что от первых к последним значения E_c ФК постепенно увеличиваются (от 2,0—2,5 в дерново-глеевых до 5 в подзолистых почвах).

По величине E_c ГК и характеру их профильных изменений почвы подзолистые с горизонтом A_2h , несмотря на значительную оподзоленность, более близки к дерново-глеевым насыщенным, чем к собственно-подзолистым. Второй гумусовый горизонт отчетливо выделяется резким увеличением E_c ГК.

Для подзолистых почв характерны невысокие значения E_c ГК со сравнительно мало контрастным профильным изменением (от 8 до 12).

Определения коэффициентов оптических плотностей ГК при различных длинах волн (рис. 2) показали, что в верхних частях гумусовых горизонтов дерново-глеевых почв крутизна кривых примерно такая же,

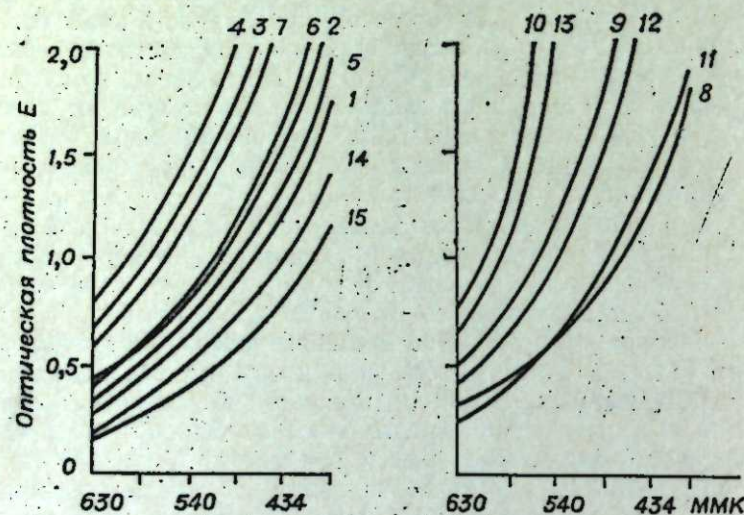


Рис. 2. Оптические плотности гуминовых кислот.

1 — дерново-глеевая насыщенная почва (р. 1), слой 0—5 см; 2 — то же, 8—18 см; 3 — то же, 23—38 см; 4 — то же, 47—57 см; 5 — дерново-глеевая насыщенная почва (р. 2), 0—10 см; 6 — то же, 15—25 см; 7 — то же, 35—45 см; 8 — дерново-глеевая оподзоленная почва (р. 3), 0—8 см; 9 — то же, 15—25 см; 10 — то же, 35—45 см; 11 — дерново-глеевая оподзоленная почва (р. 4), 0—10 см; 12 — то же, 10—20 см; 13 — то же, 25—35 см; 14 — мелко-дерновоподзолистая почва со вторым гумусовым горизонтом (р. 5), 0—5 см; 15 — подзолистая почва (р. 6); 0—5 см.

как у типичных серых лесных почв европейской части СССР. К низу гумусовых горизонтов крутизна кривых все более возрастает. Коэффициенты оптической плотности значительно превышают те значения, которые принято считать оптимальными для черноземов. Нижние горизонты оподзоленных дерново-глеевых почв по сравнению с насыщенными характеризуются более высокими коэффициентами оптической плотности.

Для гуминовых кислот дерново-глеевых почв Причунья характерна сравнительно невысокая устойчивость к коагулирующему действию электролита (в верхних частях гумусовых горизонтов полное осаждение геля происходит при добавлении 10—15 мг экв $CaCl_2$ на 1 л гумата, а в нижних — при вдвое меньших концентрациях).

ВЫВОДЫ

1. Современные ландшафтные условия Причунского плато благоприятствуют интенсивному проявлению подзолообразовательного процесса.

2. Подзолистые почвы занимают около 80% всей площади. Около половины указанной площади приходится на долю подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом. По соседству с последними под зеленомошными и зеленомошно-травяными елово-пихтовыми и пихтовыми лесами встречаются почвы дерново-глеевые (насыщенные и оподзоленные), близкие по морфологии и большинству химических показателей к луговым.

3. Дерново-глеевые почвы и вторые горизонты подзолистых почв — реликты прошлого почвообразования. Основаниями для такого заключения могут служить структура почвенного покрова; морфология и химизм почв дерново-глеевых и подзолистых со вторым гумусовым горизонтом; реконструкция палеогеографии ландшафтов и эволюция климата на протяжении голоцена.

4. Для гумусовых веществ дерново-глеевых почв характерно отношение ГК:ФК более 1; в составе ГК доминирует фракция, связанная с Са; для ГК характерны высокие коэффициенты оптической плотности, неустойчивость ГК к коагулирующему действию электролитов.

5. В составе гумуса дерново-глеевых почв к низу гумусового горизонта увеличивается содержание ГК и особенно его фракции, связанной с Са; возрастают коэффициенты оптической плотности ГК; снижается устойчивость ГК к осаждающему действию электролитов.

Институт географии Сибири
и Дальнего Востока,
Иркутск

Поступила в редакцию
1/IV 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Крауклис А. А. 1969. Структурно-динамический анализ южнотаежного ландшафта Нижнего Приангарья. — В кн.: Южная тайга Приангарья. Л., «Наука», с. 32—119.
2. Крауклис А. А., Войлошиников В. А., Злобина Э. М., Кремер Л. К., Медведев Ю. А., Хисматуллин Ш. Д. 1967. Сезонный ритм темнохвойной тайги Нижнего Приангарья. — Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока, № 14, Иркутск, с. 18—33.
3. Снытко В. А. 1969. Геохимия южнотаежных фаций. — В кн.: Южная тайга Приангарья. Л., «Наука», с. 120—165.
4. Хисматуллин Ш. Д. 1970. Почвенный покров и особенности главнейших почв Ангаро-Бирюсинского междуречья. — Почвоведение, № 2, 30—43.
5. Хисматуллин Ш. Д. 1970. К вопросу об эволюции почвенного покрова южнотаежной подзоны Средней Сибири в голоцене. — В кн.: Почвы юга Средней Сибири и их использование. Иркутск, с. 5—13.
6. Хисматуллин Ш. Д. 1970. Основные черты режима влажности почв темнохвойных лесов Нижнего Приангарья. — Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока, № 27, Иркутск, с. 67—75.
7. Кононова М. М. 1963. Органическое вещество почвы. М., Изд-во АН СССР, 314 с.
8. Пономарева В. В. 1957. К методике изучения состава гумуса по схеме И. В. Тюрина. — Почвоведение, № 8, с. 66—71.
9. Плотникова Т. А., Пономарева В. В. 1967. Упрощенный вариант метода определения оптической плотности гумусовых веществ. — Почвоведение, № 7, с. 73—84.

Sh. D. Khismatullin

SODDY-GLEY SOILS OF DARK-CONIFEROUS FORESTS IN THE PRECHUNSK PLATEAU OF THE NIZHNEE PRIANGAR'YE

Combinations of soddy-gley soils, soddy-podzolic with the second humus horizon and podzolic soils are spread in the Prechunsk plateau of the Nizhnee Priangar'ye under the greenmossy and greenmossy-herbaceous dark-coniferous forests. The latter correspond to the

present bioclimatic condition. Soddy-gley and the second humus horizons of podzolic soils are the relics of the past (of the epoch of holocene climatic optimum) soil formation. Soddy-gley soils are similar according to the stock of humus and nitrogen, group and fractional humus composition, its properties to the meadow soils.

УДК 631.413.41(3)

П. С. ПАНИН, И. Б. ДОЛЖЕНКО

ИЗМЕНЕНИЕ ЗАСОЛЕННОСТИ И СОЛОНЦЕВАТОСТИ КОРКОВЫХ СОЛОНЦОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ ХИМИЧЕСКИХ МЕЛИОРАНТОВ И ПРОМЫВОК

В лабораторных условиях изучалось влияние химических мелиорантов и промывок на рассоление и рассолонцевание пахотного и подпахотного горизонтов содовых солонцов.

Показано, что внесение гипса по эквиваленту поглощенного натрия и насыщенные солонцов 1%-ным раствором серной кислоты до полевой влагоемкости значительно улучшают их водопроницаемость и выщелачивание солей. При этом происходит полное вытеснение обменного натрия из пахотного горизонта и уменьшение его содержания в нижележащей толще почв.

Солонцы и их комплексы отличаются низким естественным плодородием. Однако потенциальная продуктивность этих земель довольно высока и может проявиться лишь на основе химических и агротехнических мелиораций.

Экспериментальные и производственные опыты, проведенные рядом исследователей в Западной Сибири, касаются в основном вопросов освоения солонцеватых почв путем агротехнических мероприятий и гипсования в богарных условиях [1—5]. В последние годы в этом регионе разрабатывается новый метод мелиорации содовых солонцов путем внесения минеральных кислот [6—8]. Однако эффективность химических мелиорантов, особенно слаборастворимого гипса, в богарных условиях степной зоны резко снижается из-за недостатка влаги, вследствие чего продукты обменных реакций остаются в верхних горизонтах почв и препятствуют нормальному развитию растений. Более перспективна химическая мелиорация солонцов на фоне орошения, так как в этом случае вторичные соли удаляются промывными поливами [9—11].

Объем промывной воды, необходимый для рассоления и рассолонцевания корковых солонцов при гипсовании и кисловании, мы попытались установить при моделировании указанных процессов в лабораторных условиях. Результаты этих исследований рассматриваются в настоящем сообщении.

Объектом исследований служили монолиты корковых солонцов, отобранные в металлические цилиндры диаметром 195 мм на лиманно-орошаемых сенокосах колхоза «Путь к коммунизму» Алтайского края. Методика устройства таких монолитов описана ранее [12]. Промывали наиболее трудномелиорируемый и практически водонепроницаемый слой почвы 0—40 см; пахотный горизонт (0—20 см) которой предварительно подвергали рыхлению.

Гипс тщательно перемешивали с рыхлым слоем почвы. Доза его, рассчитанная по содержанию в мелиорируемой толще поглощенного натрия, который определяли методом декантационных гипсовых вытяжек [13], составила 49,4 т/га. Серную кислоту применяли в виде 1%-ного раствора, которым почвенные монолиты насыщали до полевой

влагоемкости, а в дальнейшем промывки вели пресной водой. Расход концентрированной кислоты равнялся 7,8 т/га, или 780 м³/га ее 1%-ного раствора.

Исследованные солонцы сформировались в условиях капиллярного подпитывания содово-сульфатных, магниевонариевых грунтовых вод, залегающих на глубине 140—200 см. Сумма солей в них от весны к осени возрастает с 90 до 140 мг·экв/л, а общая щелочность с 18 до 40 мг·экв/л.

Тяжелый механический состав, высокая плотность и насыщенность почв обменным натрием определяют неудовлетворительные агрометрические свойства их. Засоление пахотного горизонта почв не превышает 0,3% (табл. 1). В подсолонцовом горизонте сумма солей возрастает

Таблица 1

Водно-физические и химические свойства корковых солонцов

Глубина, см	Объемный вес, г/см ³	В % к объему		Частицы, < 0,01 мм, %	В % к весу			рН
		МГ	ППВ		гумус	CaCO ₃	Σ солей	
0—10	1,45	7,5	36,6	26,1	2,21	2,0	0,23	8,6
10—20	1,52	8,7	42,1	37,0	2,03	2,8	0,39	9,0
20—30	1,50	8,0	37,1	36,2	1,44	3,6	0,49	9,1
30—40	1,57	8,8	39,6	38,5	0,93	7,9	0,46	9,0
40—50	1,59	8,3	39,8	33,1	0,61	8,4	0,51	8,8

до 0,5—0,7%, а в более глубоких слоях снижается до 0,2%. Общая щелочность солонцового горизонта достигает 4,5—5,0 мг·экв на 100 г почвы, а рН вытяжки — 9,1.

К положительным свойствам исследованных солонцов следует отнести наличие в них карбонатов, необходимых при мелиорации почв путем кислования. В этом случае кальций карбонатов под воздействием минеральных кислот переходит в растворимое состояние и активно вытесняет натрий из поглощающего комплекса [6, 7, 10, 11].

Водопроницаемость почв в период значительного их иссушения, когда запас влаги не превышает 40% от предельной полевой влагоемкости (ППВ), остается низкой. Столб воды, впитывающейся с поверхности почвы за первые 30 мин, 4 и 8 ч, составил соответственно 17,0; 22,4 и 26,6 мм. К концу 9-го ч наблюдаемой инфильтрации влаги снизилась до 0,012 мм/мин, а в последующем совсем прекратилась. Поэтому промывки таких почв без внесения химических мелиорантов не дают положительных результатов.

В наших опытах после внесения химических мелиорантов корковые солонцы промывали пресной водой в два этапа с перерывом 130 сут, в течение которого почва подсыхала и пахотный слой ее снова рыхлился. В первый период промывок, продолжавшийся 35 дней, скорость фильтрации воды при кисловании почв снизилась с 2,49 до 0,0065 мм/мин, а при гипсовании — с 2,38 до 0,0086 мм/мин. За это время объем профильтрованной воды составил соответственно 2900 и 3000 м³/га. Следовательно, в обоих случаях средняя водопроницаемость солонцов первоначально была примерно одинаковой, хотя доза внесенного гипса (49,4 т/га) значительно превышала расход серной кислоты (7,8 т/га).

Дальнейшие наблюдения за водопроницаемостью мелиорируемых солонцов свидетельствуют о более резком снижении скорости фильтрации воды в варианте с серной кислотой. Так, к концу второго периода промывок (285 сут) скорость фильтрации и объем профильтрованной воды при гипсовании почв составили соответственно 0,00184 мм/мин и 7600 м³/га, а при кисловании — только 0,00051 мм/мин и 2700 м³/га. Такая низкая водопроницаемость почв в конце промывок свидетельствует

Баланс солей в корковом солонце (слой 0—40 см) при мелиорации, т/га

Показатели	Na_2CO_3	$\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$	$\text{Mg}(\text{HCO}_3)_2$	NaHCO_3	CaSO_4	MgSO_4	Na_2SO_4	NaCl	Сумма солей
------------	--------------------------	-----------------------------	-----------------------------	------------------	-----------------	-----------------	--------------------------	---------------	-------------

Промывка с H_2SO_4 — 7,8 т/га ($Q_a=5600 \text{ м}^3/\text{га}$)

S_{II} по водным вытяжкам	0,38	0,78	0,74	15,95	Нет	Нет	4,60	1,40	23,85
S_o »	Нет	1,65	1,84	6,0	»	»	2,43	0,53	12,45
$S_{\text{ф}}$ вымыто водой	7,10	0,34	0,66	15,41	»	»	9,97	0,77	34,25
$S_{\text{II}}=S_{\text{ф}}+S_o$	7,10	1,99	2,50	21,41	»	»	12,40	1,30	46,70
$S_2=S_{\text{II}}-S_{\text{II}}$	6,62	1,21	1,76	5,46	»	»	7,80	-0,10	22,85

Промывка с гипсом — 49,4 т/га ($Q_a=10600 \text{ м}^3/\text{га}$)

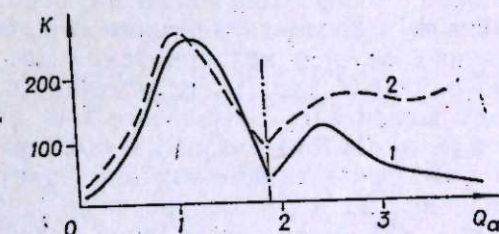
S_{II} по водным вытяжкам	0,38	0,78	0,74	15,95	Нет	Нет	4,60	1,40	23,85
S_o »	Нет	2,72	Нет	Нет	1,63	1,91	3,11	0,49	9,86
$S_{\text{ф}}$ вымыто водой	1,26	1,45	1,59	7,29	0,21	0,74	32,32	1,01	45,87
$S_{\text{II}}=S_{\text{ф}}+S_o$	1,26	4,17	1,59	7,29	1,84	2,65	35,43	1,50	55,73
$S_2=S_{\text{II}}-S_{\text{II}}$	0,88	3,39	0,85	-8,66	1,84	2,65	30,83	0,10	31,88

сернокислого кальция, образовавшегося при взаимодействии серной кислоты с почвенными карбонатами, но и под действием кальция самих карбонатов. Это привело к образованию и вымыванию из почвы большого количества (12 т/га) вторичной соды (табл. 2). Подобное явление наблюдалось нами ранее при обычных промывках содовозасоленных почв [8, 11, 14].

В процессе промывок почв прослеживается закономерное изменение отношения (K) суммы натрия и магния, образующих с анионами токсичные соли, к кальцию — сильному коагулянту диспергированных коллоидов. Увеличение K свидетельствует о возрастании доли токсичных солей в фильтратах и возможностей осолонцевания промываемых почв. В наших опытах величина K первоначально возросла и при промывочной норме, равной II , достигала максимума: при кислотности почв — 275, при гипсовании — 263. В дальнейшем она быстро снижалась, особенно в варианте с гипсом (рис. 3). Аналогично изменялось отношение $(\text{Na}+\text{Mg}):\text{Ca}$ в фильтратах и в период второго этапа промывки почв.

В варианте с серной кислотой из-за недостатка внесенного мелиоранта даже кальций почвенных карбонатов, переходящий в растворимое состояние, практически полностью расходовался на обменные реакции, что обеспечило высокую величину K и высокую концентрацию общей щелочности в фильтратах до конца промывок (см. рис. 2 и 3).

Расчеты солевого баланса в промываемом слое почв показывают, что основную массу токсичных солей, вынесенных с фильтратами ($S_{\text{ф}}$), составляют сульфаты и бикарбонаты натрия. Причем при гипсовании почв в сумме вымытых солей преобладают суль-

Рис. 3. Изменение отношения $(\text{Na}+\text{Mg}):\text{Ca}$ в фильтратах при промывке почв с гипсом (1) и серной кислотой (2).

о том, что примененные нормы химических мелиорантов, особенно серной кислоты, оказались, по-видимому, недостаточными для полной коагуляции диспергированных коллоидов и поддержания высокой скорости фильтрации воды в течение длительного срока.

Вместе с тем затухание скорости фильтрации воды со временем часто наблюдается при промывках засоленных земель [10, 14, 15]. Особенно резко снижается водопроницаемость солонцеватых почв, промываемых без внесения химических мелиорантов [8, 15, 16].

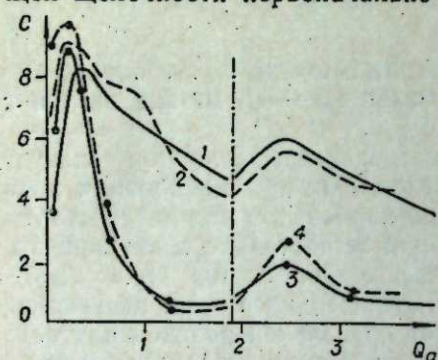
Процессы рассоления и рассолонцевания почвы при промывках во многом определяются ее фильтрационными свойствами. При этом улучшение водопроницаемости тяжелосуглинистых солонцеватых почв путем внесения химических мелиорантов приводит к более интенсивному вымыванию солей [5, 8, 10, 15]. В наших опытах гипс и серная кислота также существенно повышали не только водопроницаемость, но и солеотдачу корковых солонцов.

Минерализация фильтрационных вод первоначально достигала 8—9 г/л, а к концу промывок снизилась до 4—3 г/л (рис. 1). Хлор в основном был вынесен из почвы объемом профильтровавшейся воды (Q_a), равным 1,2 полевой влагоемкости (II). При промывке с серной кислотой основную массу выщелачиваемых солей составляли сульфаты, карбонаты и бикарбонаты натрия. Концентрация SO_4 в фильтратах в процессе промывок снизилась с 63 до 5 мг-экв/л. Концентрация общей щелочности первоначально также имела тенденцию к снижению

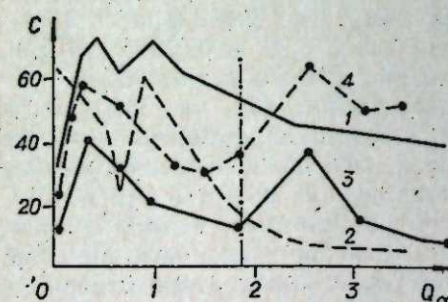
(с 59 до 30 мг-экв/л), но при промывочной норме II она стала постепенно возрастать и на втором этапе промывок достигла 64 мг-экв/л. В дальнейшем наблюдалось небольшое снижение, а к концу опыта повышение концентрации общей щелочности в фильтратах (рис. 2).

В варианте с гипсом в фильтратах сульфат натрия значительно преобладал над его бикарбонатом, что обусловлено интенсивным вытеснением натрия из поглощенного состояния кальцием гипса. Концентрация SO_4 в процессе промывок снизилась с 74 до 40 мг-экв/л, а общей щелочности — с 41 до 7 мг-экв/л. Сода в фильтратах и почвах в конце промывок вообще не обнаруживалась. Зато в них появились сульфаты щелочных земель. В варианте с серной кислотой сода присутствовала не только в фильтратах, но и в небольшом количестве в водных вытяжках промытых почв.

Такие различия в солевом составе водных вытяжек и фильтрационных вод, полученных при промывках гипсованных и кислотных содовых солонцов, обусловлены явным недостатком серной кислоты для полной нейтрализации щелочности и вытеснения обменного натрия. В результате рассолонцевание почв протекало не только под влиянием

Рис. 1. Изменение концентрации солей (C) в фильтратах при промывках почв с гипсом (1, 2) и серной кислотой (3, 4).

Q_a — здесь и далее промывная норма в единицах II ; 1 и 2 — сумма солей, г/л; 3 и 4 — хлор, мг-экв/л. Здесь и далее вертикальная линия разделяет первый и второй этапы промывок.

Рис. 2. Изменение концентрации (C , мг-экв/л) анионов в фильтратах в процессе промывок почв с гипсом (1, 2) и серной кислотой (3, 4).

1, 2 — сульфат-ион; 3 и 4 — общая щелочность.

фаты, а при кислотности — карбонаты и бикарбонаты натрия (см. табл. 2). Такие различия обусловлены недостаточной дозой серной кислоты и участием кальция карбонатов в рассолощивании почв. При гипсовании солонцов полной дозой наблюдалось не только вымывание, но и поглощение двууглекислой соды, вследствие чего в балансе солей обнаружен ее дефицит в количестве 8,66 т/га.

Исходное засоление (S_n) почв, вычисленное по сумме вынесенных и остаточных (S_o) солей, превысило начальное солесодержание (S_n) в почвах, определенное по водным вытяжкам, в варианте с кислотой почти в два, а с гипсом в 2,3 раза. Превышение S_n над S_o связано с образованием вторичных солей (S_2) в результате обменных реакций между

Таблица 3

Изменение засоления почв (в мг-экв/100 г почвы) в результате химической мелиорации и промывок

Глубина, см	CO_3^{2-}	HCO_3^-	Cl ⁻	SO_4^{2-}	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺	Сумма ионов
0—20	Нет	2,98	0,36	0,55	0,26	0,10	3,48	7,73
20—40	0,24	4,14	0,42	1,65	0,32	0,24	5,67	12,64
Гипс — 49,4 т/га ($Q = 10600 \text{ м}^3/\text{га}$)								
0—20	Нет	0,52	0,17	2,10	1,35	0,41	1,03	5,58
20—40	»	0,60	0,14	1,22	0,58	0,65	0,73	3,92
H_2SO_4 — 7,8 т/га ($Q_a = 5600 \text{ м}^3/\text{га}$)								
0—20	Нет	0,76	0,13	0,75	0,43	0,44	0,77	3,28
20—40	»	3,14	0,18	0,40	0,26	0,41	3,05	7,44

кальцием гипса и карбонатов и поглощенными основаниями. Сумма вторичных солей вымытых из солонцов при кислотности и гипсовании, составила соответственно 22,85 и 31,88 т/га.

Под влиянием химических мелиорантов и промывок значительно изменился солевой состав водных вытяжек почв (табл. 3). При гипсовании и промывках (норма 10 600 м³/га) сумма ионов мелиорируемого слоя солонцов снизилась с 10,18 до 4,75 мг-экв, а pH — с 8,9 до 7,5. Сода в составе солей вообще отсутствовала, доля сульфатов щелочных земель и бикарбоната кальция существенно возросла. В варианте с серной кислотой, несмотря на интенсивное выщелачивание с фильтрами, двууглекислая сода обнаруживалась и в водных вытяжках нижних горизонтов промытых почв (до 2—3,5 мг-экв). В целом под влиянием кислотности и промывок (норма 5600 м³/га) содержание токсичных солей в мелиорируемом слое уменьшилось в 2,1 раза. Особенно заметное рассоление отмечалось в пахотном слое почв. Здесь общая щелочность снизилась с 2,98 до 0,76 мг-экв, количество натрия — с 3,48 до 0,77 мг-экв, pH — с 8,8 до 7,7.

Внесение химических мелиорантов способствовало не только рассолению, но и рассолощиванию корковых солонцов при промывках (табл. 4). Гипсование полной дозой обеспечило рассолощивание всей промываемой толщи почв. Насыщение солонцов 1%-ным раствором серной кислоты до ППВ по методу К. Г. Теймурова [17] привело к вытеснению обменного натрия из пахотного горизонта и уменьшению его содержания в нижележащих слоях почв.

Таблица 4

Изменение содержания обменных катионов (в мг-экв/100 г почвы) в корковом солонце в результате химической мелиорации и промывок

Глубина, см	До мелиорации		После мелиорации			
	Na ⁺	Mg ⁺⁺	гипс — 49,4 т/га		H_2SO_4 — 7,8 т/га	
0—10	9,30	2,12	Нет	0,84	0,37	1,36
10—20	9,20	1,80	0,07	0,54	0,42	3,00
20—30	12,77	1,80	0,91	1,50	1,89	4,74
30—40	13,15	2,60	0,81	4,62	10,85	4,68

Количество обменного магния в среднем на мелиорируемую толщу при гипсовании и промывках солонцов уменьшилось незначительно, а при кислотности даже возросло с 2,08 до 3,44 мг-экв. Увеличение доли магния в составе обменных оснований в процессе промывок почв свидетельствует о недостаточной дозе внесенной серной кислоты и участии магния карбонатов в вытеснении поглощаемого натрия [10, 13, 14].

В заключение отметим, что испытанные химические мелиоранты значительно улучшают водопроницаемость корковых солонцов и тем самым способствуют более интенсивному вымыванию не только первичных солей, но и вторичных сульфатов натрия и соды.

Гипсование по эквиваленту обменного натрия в слое 0—40 см и последующие промывки обеспечивают полное рассолощивание и рассоление пахотного и подпахотного горизонтов содовых солонцов. Одновременно происходит перемещение поглощенного магния из верхних горизонтов почв в нижние, однако в среднем в мелиорируемой толще его содержание практически не изменяется.

Насыщение почв 1%-ным раствором серной кислоты до ППВ и промывки способствуют удалению 95,7 и 68,3% обменного натрия соответственно из пахотного и подпахотных горизонтов. Величина поглощенного магния при этом уменьшается только в слое 0—10 см, а в нижележащей толще она увеличивается более чем в 2 раза.

В целом проведенные исследования свидетельствуют о реальных возможностях освоения корковых солонцов путем внесения химических мелиорантов на фоне орошения.

Институт почвоведения
и агрохимии СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
1/IV-1974

ЛИТЕРАТУРА

- Орловский Н. В. 1959. О приемах использования и окультуривания солонцов и солонцовых почв в Алтайском крае. — В кн.: Повышать культуру сельскохозяйственного производства. Барнаул, с. 24—25.
- Баркан Я. Г. 1959. Улучшение комплексных солонцовых почв Алтайского края для возделывания кормовых культур. — Научная конф. «Природа и природные ресурсы Алтайского края». Бийск, с. 30—32.
- Мигуцкий А. С. 1966. Пути освоения и повышения плодородия солонцовых почв Западной Сибири. М., «Колос».
- Соколов В. Н., Пастух В. И., Шаврыгин П. И. 1972. Приемы улучшения солонцовых почв Северной Кулунды. — В кн.: Мелиорация солонцов. ч. II. М., с. 209—217.
- Мурашов Н. А. 1973. Улучшение высоких и среднестолбчатых солонцов Северной Кулунды. — Сб. тезисов: Новое в мелиорации солонцов. Омск, с. 106—107.
- Кобзев В. В. 1968. Некоторые физико-химические особенности мелиорации содовых солонцов гипсом и отходами промышленности. — В кн.: Мелиорация солонцов. ч. II. М.
- Березин Л. В. 1973. Кислотность солонцов в Западной Сибири. — Сб. тезисов: Новое в мелиорации солонцов. Омск, с. 114—115.
- Долженко И. Б. Влияние химических мелиорантов на водопроницаемость содовозасоленных почв и выщелачивание солей. Там же, с. 131—132.
- Можейко А. М. 1946. Взаимодействие гипса с коллоидным комплексом солонцеватых почв. — Зап. Харьк. СХИ, 5 (52); с. 199—224.

10. Агабабян В. Г. 1972. Содовое засоление почв Араратской равнины и применение серной кислоты при их мелиорации.— Автореф. докт. дис. Ереван, с. 60.
11. Панин П. С., Рябова Т. Н. 1972. Изменение засоленности и обменных оснований солонцов Барабы под влиянием промывки.— В кн.: Мелиорация солонцов. М., с. 177—184.
12. Бушманис П. 1970. Исследования впитывания и очистки сточных вод на почвенных монолитах.— Тр. ЛСХА, вып. 31, Елгава.
13. Панин П. С. 1974. Опыт химической мелиорации корковых солонцов в богарных условиях Барабы.— Сиб. вестник с.-х. науки, № 3.
14. Панин П. С. 1968. Процессы солеотдачи в промываемых толщах почв. Новосибирск. 285 с.
15. Абдуев М. Р. 1968. Почвы с делювиальной формой засоления и вопросы их мелиорации, Баку, Изд. АН АзССР, 273 с.
16. Ахмедов В. А. 1970. Изменение некоторых физических свойств тяжелых засоленных почв Карабахской степи под влиянием промывки на фоне химической мелиорации.— Матер. V юбилейной научно-технич. конф. Баку.
17. Теймуров К. Г., Искандеров М. Я., Эминов С. А. 1970. Промывка тяжелых засоленных почв с предварительным насыщением растворами минеральных кислот в производственных условиях.— Тезисы докл. IV делегатскому съезду почвоведов. Алма-Ата.

P. S. Panin, I. B. Dolzhenko

CHANGE OF THE SALINITY AND SOLONETZICITY OF THE CRUST SONONETZ AS INFLUENCED BY CHEMICAL AMELIORANTS AND WASHINGS

Under laboratory conditions the effect was studied of chemical ameliorants and washings on the desalinization and desolonetzization of the plowing and subsurface horizons of the soda solonchets.

It was shown, that gypsum application according to exchangeable sodium equivalent and saturation of the solonchets with 1% sulphuric acid solution up to field capacity improve greatly their water permeability and salt leaching. In this case a complete replacement of the exchangeable sodium from the plowing horizon and decrease in its content in the underlying soil profile.

А. М. ШМОНОВ

КЕДР СИБИРСКИЙ В РАВНИННЫХ ЛЕСАХ КУЗБАССА И ДИНАМИКА ЕГО АРЕАЛА

В работе на основании анализа большого фактического материала — более 25 тыс. таксационных выделов, имеющих в своем составе любое представительство кедра, дается лесоводственная характеристика кедровников равнинных лесов Кемеровской области, распространение их по лесохозяйственным зонам, участие кедра в насаждениях других пород и изменение ареала под влиянием антропогенных факторов.

О кедровых лесах Кемеровской области нет достаточно полных материалов, в литературе затронуты лишь отдельные вопросы в связи с их топологией и районированием [1—6].

В настоящей статье приведены основные сведения о распространении кедра в равнинных лесах области и динамика его ареала применительно к лесохозяйственным зонам, выделяемым Г. В. Крыловым [1].

Методика. Особенности состояния, размещение кедровников и динамику ареала кедра сибирского изучали на основании анализа лесоустроительных материалов и маршрутных исследований.

Из таксационных описаний сделана выборка всех выделов, где присутствует кедр в любом количестве, включая подрост. Таких выделов оказалось более 25 тыс. Все основные

показатели по каждому выделу заносили в специальную карточку и в зависимости от интересующего нас признака сортировали их. Всего произведено 8 сортровок: в пределах каждого лесничества по формациям, бонитету, классам возраста, полнотам, типам леса и наличию подроста.

Работа проведена в 1973—1974 гг.

Характеристика района исследований. Площадь равнинных лесов 970,8 тыс. га, что не превышает 19% всех лесов области. Сюда включается узкая территория северных и западных предгорий Кузнецкого Алатау, восточные предгорья Салаира, вся Кузнецкая котловина, западная часть Минусинской котловины и часть громадной геоморфологической области — Западно-Сибирской равнины.

Климат района по степени континентальности занимает промежуточное положение между климатом Западной и Восточной Сибири. Он характеризуется более равномерным распределением осадков и более увлажнен, чем в других сходных районах Сибири [7]. Средняя температура января (-18°) — (-19°), средняя температура июля ($+18^{\circ}$) — ($+19^{\circ}$). Сумма осадков за год и гидротермический коэффициент (ГТК) — показатель влагообеспеченности вегетационного периода по Г. Т. Селянинову) составляют соответственно: в зоне южной тайги 450—550 мм и 1,4, в зоне остепненных лесов 300—450 мм и 1,1—1,3.

По лесохозяйственному районированию [1] равнинные леса входят в состав двух зон: южной тайги (часть Енисейско-Чулымского пихтovo-осново-березового лесорастительного округа) и остепненных лесов (Предкузнецкий островностепной, часть Мариинско-Назаровского слабоувалистого лесостепного и Салаирско-Кузнецкий лесостепной лесорастительные округа).

В целом район равнинных лесов по степени увлажнения — основному биотическому фактору существования кедра — и другим почвенно-климатическим условиям более полно отвечает экологии кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), чем аналогичные равнинные территории Сибири.

Эдификаторная площадь кедра в равнинных лесах области составляет 22,5 тыс. га, что не превышает 3% их площади и 12% всех кедровников области. Общий ареал его значительно шире: площадь 330,2 тыс. га, или 42% всех равнинных лесов.

Кедровники равнинных лесов представляют собой интересный объект для исследования. Прежде всего равнинные леса представляют собой одновременно северный и западный пределы распространения кедра в Алтае-Саянской горной системе и южный предел распространения его на Западно-Сибирской равнине. В недалеком прошлом кедровники этих геоморфологических областей занимали значительно большие пространства и имели несколько областей соприкосновения. Предполагается, что кедр в послеледниковый период распространился с Алтае-Саянских предгорий по Западно-Сибирской равнине, Уралу и далее на Запад [2, 4]. Подтверждением этому служит факт существования на юго-западных склонах Кузнецкого Алатау (Горная Шория) знаменитого Кузнецкого «липового острова» с комплексом неморальных реликтов, который был открыт в 1891 г. и впервые описан П. Н. Крыловым.

По хозяйственному назначению кедровые леса отнесены к категории неэксплуатационных. Общий запас древесины в них составляет 4 млн. м³, из них 12% падает на молодняк, 67 — на средневозрастные, 19 — на приспевающие и только 2% на спелые. Здесь сосредоточены наиболее доступные для освоения массивы лесов с участием кедра, которые служат базой для заготовки семенного ореха. Размещение кедровников в непосредственной близости от крупных промышленных центров индустриального Кузбасса, в верховьях рек и ручьев в со-

четании с другими насаждениями определяет их большую почвозащитную, водорегулирующую, санитарно-гигиеническую и ландшафтно-эстетическую роль.

Результаты исследований. Общий ареал кедр в равнинных лесах совпадает с границей лесной зоны. В естественном состоянии кедр отсутствует в березовых, осиновых колках и островных сосновых борах остепненных лесов. Эдификаторная часть ареала имеет разорванный характер и представлена большим количеством кедровников, редко превышающих площадь в 100 га. Исключение составляет почти сплошной массив кедр в зоне остепненных лесов, площадь которого более 1,5 тыс. га. Это кедровники Маринского лесхоза, расположенные в средней части бассейна р. Антибесс (левый приток р. Кня). Размещение кедровников в равнинных лесах тесно связано с почвенно-климатическими условиями. Чаще всего они встречаются на избыточно увлажненных положениях с торфяно-болотными или в различной степени оподзоленными суглинистыми и супесчаными почвами. Четко про-

Таблица 1

Характеристика участия кедр в насаждениях равнинных лесов (в тыс. га)

Участие кедр в насаждениях, %	Площадь с участием кедр			В том числе по лесохозяйственным зонам					
	всего	% от эдификаторной площади		южная тайга			остепненные леса		
		% от общей площади с кедром в древостое	% от эдификаторной площади	% от общей площади с кедром в древостое	всего	% от эдификаторной площади	% от общей площади с кедром в древостое	всего	% от эдификаторной площади
100	0,9	4,0	0,3	0,1	0,7	0,1	0,8	10,1	0,5
90	0,5	2,2	0,2	0,2	1,4	0,1	0,3	3,8	0,2
80	0,6	2,7	0,2	0,5	3,4	0,4	0,1	1,3	0,1
70	1,5	6,7	0,5	1,1	7,5	0,8	0,4	5,1	0,2
60	2,2	9,8	0,7	1,7	11,6	1,2	0,5	6,3	0,3
50	2,7	12,0	0,9	2,3	15,8	1,6	0,4	5,1	0,2
40	5,4	24,0	1,7	3,6	24,7	2,6	1,8	22,8	1,0
30	8,7	38,6	2,8	5,1	34,9	3,7	3,6	45,5	2,0
Всего эдификаторной площади	22,5	100,0	7,2	14,6	100,0	10,5	7,9	100,0	4,5
20	29,3		9,3	14,6		10,5	14,7		8,4
10	73,0		23,2	27,6		19,9	45,4		25,9
Плюсовое	72,3		23,0	34,3		24,7	38,0		21,7
Единичное	117,1		37,3	47,7		34,4	70,4		40,1
Всего насаждений с участием кедр менее 30%	291,7		92,8	124,2		89,5	167,5		95,5
Итого с участием кедр в древостое	314,2		100,0	138,8		100,0	175,4		100,0
Возобновление ¹	16,0	71,1	5,1	6,3	43,2	4,5	9,7	122,8	5,5
Всех насаждений с кедром	330,2			145,1			185,1		

¹ Возобновление кедр под пологом других пород без участия кедр в древостое.

слеживается уменьшение площадей с севера на юг (табл. 1). Основная площадь — 65% всех кедровников — сосредоточена на северо-востоке в правобережной части бассейна р. Кня, который с юга ограничивается р. Тяжин и входит в состав лесохозяйственной зоны южной тайги.

В типологическом отношении кедровые леса этой зоны представлены разнообразным спектром типов леса. Большее представительство имеют кедровники травяно-болотной группы типов леса IV класса бонитета (64%), сфагновой группы V класса бонитета (11%) и разнотравной группы III—IV классов бонитета (11%). Кедровники травяно-болотной и сфагновой групп встречаются в виде отдельных островов среди сфагновых болот и насаждений других пород по понижениям и

западинам. Кедровники разнотравной группы приурочены к повышенным элементам рельефа — увалам и гривам. Широколистные, сложные, папоротниковые и мшистые кедровники представлены незначительно. Отмечается большая мозаичность этих типов леса в связи с многообразием переходных форм лесорастительных условий между типами С₄—С₃. Состав древостоев характеризуется большим участием пихты, ели, березы и осины: 4КЗП1Е1Б1Ос. На повышенных положениях изредка можно встретить сосну. Как правило, насаждения условно разновозрастные, средний возраст 118 лет, полнота 0,57, бонитет III, 8. Распределение кедр в насаждении куртинное, пространство между куртинами (на гектаре 2—3 куртины диаметром до 50 м) заполнено пихтой, елью в возрасте 100—120 лет, с вкраплениями перестойной березы и осины или елово-пихтовым подростом и молодняком различной сомкнутости. В условиях с избыточным увлажнением кедр стремится занять повышенные места. По данным лесоустроительных материалов и учетам лесного фонда, за последние 15 лет площадь кедровников этой зоны сократилась на 5 тыс. га.

Основная масса кедровников зоны остепненных лесов представлена Антибесским массивом (32%) и яшкинскими припоселковыми кедровниками (24%), расположенными в бассейне р. Сосновка (справый приток р. Томи). Остальные кедровники встречаются небольшими островками на пониженных формах рельефа в узкой полосе, прилегающей к зонам низкогорных лесов и южной тайге. Типологический спектр их значительно сужается, в основном это четыре группы типов леса: сфагновая, IV—V классов бонитета, —17%, разнотравная, I—III классов, —22%, широколистная, II—III классов, —29% травяно-болотная, IV класса бонитета, —30%. Фрагментарность и мозаичность типов леса еще больше, чем в зоне южной тайги. Древостой кедровников слагают почти все лесобразующие породы. В сфагновой группе типов леса встречается лиственница. Состав древостоя 5К2П2Е1Б+ОседСЛст, средний возраст 126 лет, полнота 0,48, бонитет III, 5. Распределение кедр в насаждении более равномерное, хотя куртинный характер сохраняется.

Кедровники этой зоны имеют большую производительность, чем кедровники зоны южной тайги, несмотря на снижение полноты древостоя. Лучшие из них расположены на границе ареала кедр: яшкин-

Таблица 2

Характеристика распространения кедр в лесных формациях равнинных лесов (в тыс. га)

Формация	Всего				В том числе по зонам							
	покрытая лесом площадь	в том числе с участием кедр ¹	встречаемость ²	% от общей площади с участием кедр	южная тайга				остепненные леса			
					покрытая лесом площадь	в том числе с участием кедр	встречаемость	% от общей площади с участием кедр	покрытая лесом площадь	в том числе с участием кедр	встречаемость	% от общей площади с участием кедр
Сосняки	42	4	10	1,5	10	1,5	15	1	32	2,5	8	1,5
Листвяги	5	4	80	1,5	1	0,5	50	0,5	4	3,5	88	2
Ельняки	36	27	75	9	8	6	75	4,5	28	21	75	12
Пихтачи	245	136	56	44	59	39	66	30	186	97	52	54,5
Березняки	154	56	36	18	46	26	57	20	108	30	28	17
Осинники	306	81	26	26	122	57	47	44	184	24	13	13
Итого	788	308	39	100	246	130	53	100	542	178	33	100

¹ Включены площади и без участия кедр в древостое, но с наличием его в подросте.

² Отношение площадей с кедром к покрытой лесом площади, занимаемой лесной формацией и выраженной в процентах.

ские кедровники I—III классов бонитета. Это свидетельствует о высокой биологической устойчивости кедр на современных границах его распространения. Аналогичная особенность кедр отмечается и на границах других районов его ареала [8, 9]. За последние 15 лет площадь кедровников в этой зоне сократилась на 1, 2 тыс. га.

Распределение равнинных кедровников по возрастным группам свидетельствует о том, что в Кемеровской области спелых и перестойных древостоев в два раза меньше, чем по Сибири [10] и отдельным ее областям. Это уменьшение произошло за счет рубки в прошлом кедровников в возрасте 150—200 лет, т. е. наиболее продуктивных по плодородию.

Насаждения других пород с участием кедр показаны в табл. 2. В зоне южной тайги их меньше, чем в зоне остепненных лесов. Это зависит от распространения формации в зоне и встречаемости кедр в формации.

В равнинных лесах кедр наиболее часто произрастает в листвягах, ельниках, пихтачах и березняках. Однако большая часть площади с участием кедр представлена пихтачами и осинниками. Встречаемость кедр в сосняках в зоне остепненных лесов снижается по сравнению с зоной южной тайги, а в листвягах имеет обратную тенденцию. Это следствие приуроченности сосны в зоне южной тайги, а лиственницы в зоне остепненных лесов к местообитаниям с избыточным увлажнением, где кедр имеет большую конкурентоспособность по отношению к этим породам.

Встречаемость кедр в ельниках существенно не различается в обеих зонах, но в связи с большим распространением ели, обладающей более широким экологическим ареалом, в зоне остепненных лесов площади с участием кедр в этой формации почти в четыре раза больше.

В остальных формациях встречаемость кедр в зоне остепненных лесов значительно снижается, особенно в осинниках и березняках. Более широкое распространение кедр в составе других насаждений этой зоны обеспечивается главным образом благодаря его высокой встречаемости в темнохвойных формациях — ельниках и пихтачах. Фитоклиматические особенности древостоев этих пород (влажность воздуха и верхнего слоя почвы) сглаживают отрицательные факторы экологической обстановки для кедр — повышение аридности условий местообитания. И в связи с этим южная граница ареала кедр по Западно-Сибирской равнине на территории Кемеровской области и его северная и западная границы по Алтае-Саянской горной системе во многом определяются глубиной проникновения этих пород и в особенности ели в остепненные пространства.

Остановимся коротко на характеристике состояния кедровников и динамике ареала. Чистые кедровники и насаждения со значительным участием кедр в древостое характеризуются слабым возобновлением кедр. Подрост кедр в кедровниках имеется при следующих четырех условиях: наличии хорошо развитого мохового покрова, полуразложившегося валежа, повышенной влажности воздуха и отсутствии резкого влияния прямых и косвенных антропогенных факторов. Кедр в подросте под пологом древостоев других пород значительно больше, чем в самих кедровниках. Особенно заметно это различие, если кедр хотя бы в незначительном количестве присутствует в древостое или в ближайших к кедровникам насаждениях. Существенную роль в сохранении кедр, в особенности в зоне остепненных лесов, играют рубка леса и пастбища скота. Неумеренный выпас приводит к полному уничтожению возобновления кедр.

В равнинных лесах сплошными рубками ежегодно вырубается 8 тыс. га, в том числе хвойных насаждений 3 тыс. га. В 50—60-е годы рубка леса в этом районе проводилась в несколько раз интенсивнее.

Сейчас при проведении лесохозяйственных мероприятий стремятся повсеместно оставлять весь кедр на вырубемых площадях в качестве семенников и семенных куртин. Этим сохраняется источник семян на вырубке и для близлежащих территорий. Но лесоводственный эффект при проведении длительно-постепенных рубок с сохранением всего кедр после первой рубки в этом отношении значительно выше.

В заключении можно сделать следующие выводы.

1. Наличие высокопродуктивных кедровников и успешность возобновления кедр под пологом древостоев всех лесобразующих пород на пределах его распространения по сравнению с кедровниками, произрастающими в оптимальной для них обстановке, свидетельствует о расширении экологического ареала кедр сибирского.

2. В результате длительного влияния человека на формирование природных ландшафтов в районе исследования сложились очень резкие границы между лесными и безлесными пространствами, которые не способствуют реализации экологической обстановки для расширения общего ареала кедр сибирского естественным путем.

3. Улучшение экологической обстановки используется для увеличения площадей с участием кедр в составе других пород внутри ареала.

4. За счет рубки площадь кедровников в последние 15 лет сократилась на 6,2 тыс. га. Насаждения с участием кедр сократились на площади 100 тыс. га и продолжают ежегодно уменьшаться на 4 тыс. га.

5. Площадь кедровников можно восстановить лесохозяйственными мероприятиями — рубками ухода и длительно-постепенными рубками. Благодаря постепенным рубкам в насаждениях с участием кедр две единицы можно увеличить площадь кедровников на 29 тыс. га, или более чем вдвое.

6. Расширение экологического ареала позволяет изменить существующие границы распространения кедр сибирского за счет его культур.

Кемеровское управление
лесного хозяйства

Поступила в редакцию
24/11 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Крылов Г. В., Потапович В. М., Кожеватова Н. Ф. 1958. Типы леса Западной Сибири (практическое руководство для лесоустроителей). Новосибирск, с. 210.
2. Крылов Г. В. 1961. Леса Западной Сибири, М., с. 254.
3. Крылов Г. В. 1962. Лесные ресурсы и лесорастительное районирование. Новосибирск, с. 240.
4. Поварницын В. А. 1944. Кедровые леса СССР. Красноярск, с. 220.
5. Шипулин А. Я. 1960. Кедр сибирский в условиях Мариинского лесхоза Кемеровской области.— Тр. по лесному хозяйству Сибири, вып. 6. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, с. 67—70.
6. Шипулин А. Я., Калинин А. М., Никифоров Г. В. 1970. Леса Кузбасса. Кемеровск. кн. изд-во, с. 223.
7. Куминова А. В. 1950. Растительность Кемеровской области. Новосибирск, с. 167.
8. Коновалов Н. А., Зубов С. А., 1973. Кедровые леса Урала, их охрана и воспроизводство.— Тр. Биол. ин-та СО АН СССР, вып. 20. Новосибирск, «Наука», с. 57—64.
9. Бех И. А. Некоторые вопросы динамики кедровых лесов на южной границе распространения кедр в Приобье.— В кн.: Использование и воспроизводство кедровых лесов. Новосибирск, «Наука», с. 216—224.
10. Крылов Г. В., Мухин А. Ф. 1960. Состояние кедровых лесов РСФСР и задачи их использования и воспроизводства.— Тр. по лесному хозяйству Сибири, вып. 6. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, с. 5—14.
11. Колесников Б. П., Смоляногов Е. П. 1960. Некоторые закономерности возрастной и восстановительной динамики кедровых лесов Зауралья Приобья.— Тр. по лесному хозяйству Сибири, вып. 6. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, с. 21—31.

SIBERIAN CEDAR IN FLAT FORESTS OF KUZBAS
AND DYNAMICS OF ITS AREA

On the basis of analysis of great factual material more than 25 000 forests valuation sections having any representation of cedar in its composition — forestry feature of cedar forests of flat forests of Kemerovo region, their spreading in forestry zones, cedar participation in plantation other species and the area change under the influence of anthropogenic factors are given.

УДК 631.0.116.64

З. Н. ПОЛЕЖАЕВА, В. К. САВОСТЬЯНОВ
КОРНЕВАЯ СИСТЕМА ТОПОЛЯ ЧЕРНОГО
В ПОЛЕЗАЩИТНЫХ ПОЛОСАХ

Изучалась корневая система тополя черного в 5—6-летнем возрасте в полезащитных полосах с шахматным размещением растений (2×6 и 2×8 м) на южных и обыкновенных черноземах. Установлено, что роль стержневого корня у тополя черного выполняют многочисленные якорные корни, уходящие вглубь до 130—150 см. Хорошо развиты горизонтальные корни. Развитие поверхностной корневой системы зависит от влагообеспеченности. Больше всего горизонтальных корней идет вдоль лесной полосы. Основная их масса расположена в верхнем полуметровом слое. Насыщенность почвы корнями по генетическим горизонтам в 5—6-летнем возрасте насаждения с шахматным размещением растений небольшая. Общая насыщенность корнями в метровом слое почвы составила на обыкновенных черноземах 387 г/м², на южных — 603—625 г/м². Это свидетельствует о том, что у тополя черного в лесных полосах, созданных шахматным способом, с размещением 2×6 и 2×8 м возможно дальнейшее развитие корневых систем.

В защитном лесоразведении культура тополей занимает значительное место. Тополя широко распространены в полезащитных полосах Миусинской впадины. Они хорошо приживаются и быстро растут. Техника создания тополевых насаждений проста. Устойчивость их во многом зависит от степени развития корневых систем.

В 1973—1974 гг. мы изучали корневые системы тополя черного в полезащитных полосах Хакасского стационара Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. Стационар расположен в Ширинской степи.

Климат района резко континентальный, сухой, с большими суточными и годовыми амплитудами температур воздуха и почвы. Среднегодовая температура воздуха —0,4°, абсолютный минимум —49°, абсолютный максимум +36°. Годовое количество осадков 311 мм; 86% их выпадает в теплый период. Устойчивого снежного покрова не образуется. Часты юго-западные ветры со скоростью 10—15 м/с и более. Почва промерзает до 2,5—3 м, а в отдельные зимы до 4 м. Полностью оттаивает лишь в первой декаде августа [1].

Рельеф сложный. Доминируют мелкопочные образования, чередующиеся с приозерными котловинами.

Корневые системы тополя черного изучали в лесных полосах № 32, 33 и 49, созданных шахматным способом. Ширина полос № 32 и 33 (без закраек) 6 м, число рядов 4, размещение деревьев в первой 2×6 м; во второй 2×8 м. Ширина полосы № 49 8 м, число рядов 5, размещение 2×6 м. Высота насаждений около 4,5 м. Первые две полосы созданы в 1969 г., последняя — в 1968 г.

Лесные полосы расположены на типичных для Ширинской степи почвах — южных (№ 32, 33) и обыкновенных (№ 49) черноземах. Почвы обладают сравнительно благоприятными лесорастительными свойствами (табл. 1). Для них характерны небольшая мощность гумусового

Таблица 1

Горизонт	Глубина, см	Гумус, %	pH H ₂ O	CO ₂ , %	Волокна, %		Поглощенные катионы, м.экв на 100 г почвы			Частицы		Подвижные, мг на 100 г почвы		Гипс, %
					N	P ₂ O ₅	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na	<0,01 мм	<0,001 мм	P ₂ O ₅	K ₂ O	
р. 908, чернозем южный малощелочный (лесная полоса № 32)														
A _{пах}	0—5	1,7	6,8	1,2	0,14	0,15	22,0	2,0	Нет	28,6	14,2	1,2	18,0	Нет
A _{пах}	5—15	1,2	7,2	1,4	0,15	0,13	16,0	16,0	—	30,4	14,9	1,2	16,0	—
B	20—30	0,7	8,1	1,3	0,09	0,13	16,0	22,0	—	35,5	16,7	0,6	12,5	—
C _{1к}	40—50	0,3	8,6	11,1	0,03	0,12	12,0	14,0	0,6	38,1	20,3	Не опр.	Не опр.	—
C _{2к}	80—90	Не опр.	9,3	7,5	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	1,8	39,8	22,5	—	—	—
C _{3к}	150—160	—	9,4	6,8	—	—	—	—	1,0	26,8	6,1	—	—	2,28
р. 1, чернозем обыкновенный среднелощный (лесная полоса № 49)														
A _{пах}	0—12	2,5	7,1	2,2	0,20	0,14	24,0	5,0	Нет	38,3	23,0	4,1	26,0	Нет
B	16—26	1,4	8,0	3,0	0,13	0,14	23,2	12,4	—	40,7	25,7	1,2	14,5	—
C _{1к}	47—57	0,5	8,2	12,9	0,14	0,13	14,0	10,8	—	50,3	28,8	Не опр.	Не опр.	—
C _{2к}	83—93	0,3	8,7	9,0	0,15	0,11	9,6	8,8	—	43,8	25,9	—	—	—
C _{3к}	113—123	Не опр.	8,9	6,5	Не опр.	Не опр.	6,8	6,0	—	34,1	22,0	—	—	—
C _{4к}	166—176	—	8,9	7,3	—	—	4,8	15,6	—	39,9	25,8	—	—	—

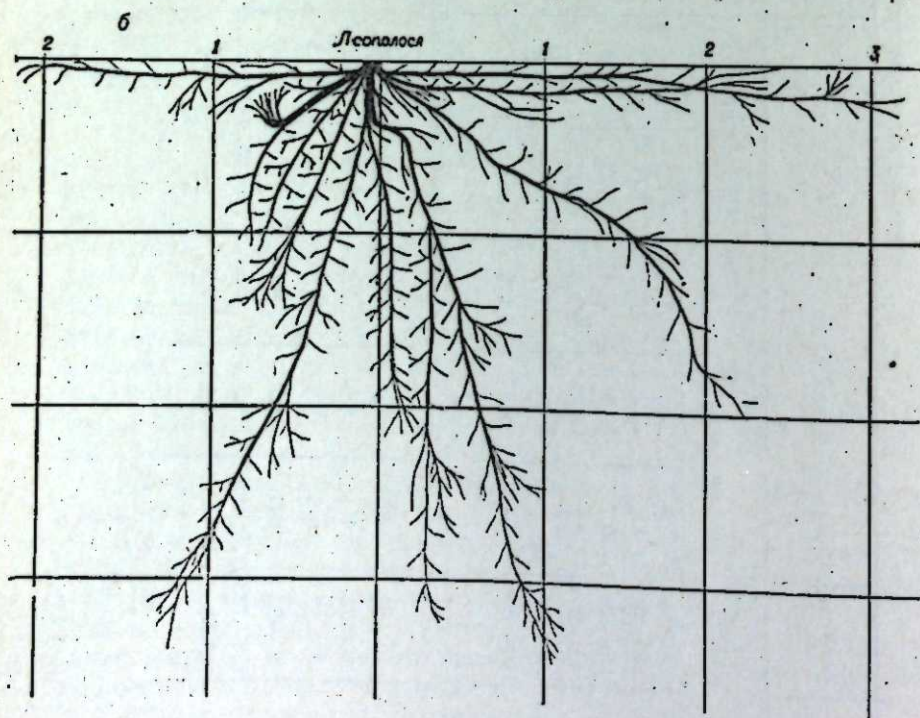
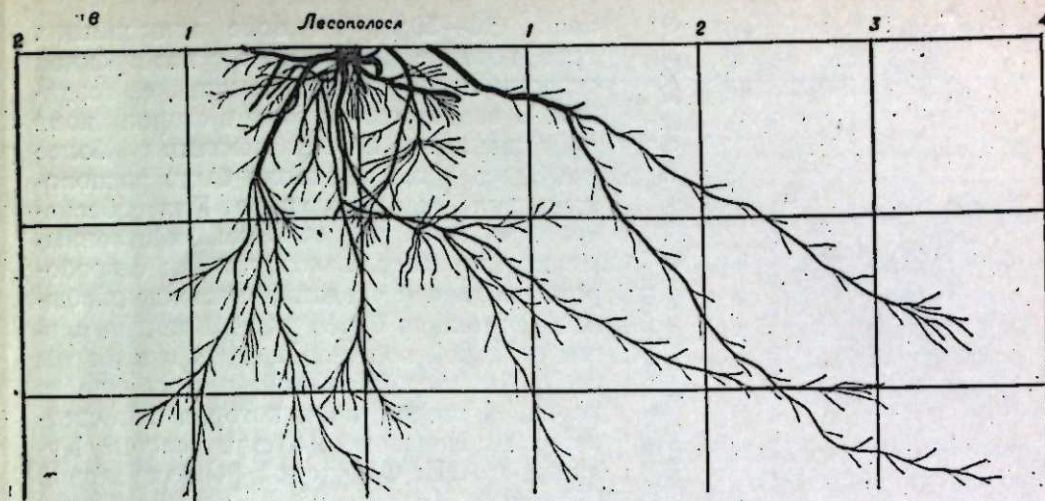
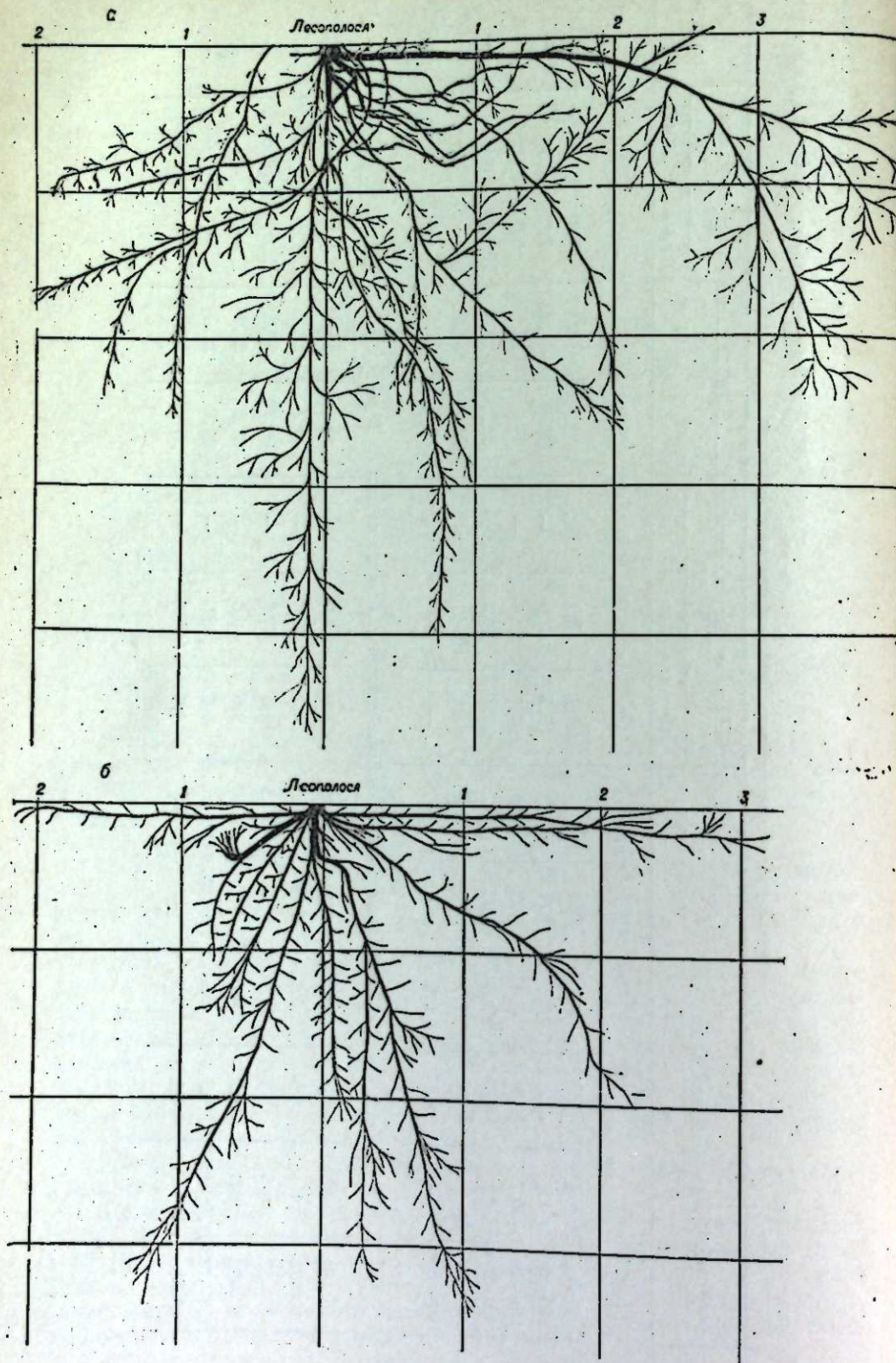


Рис. 1. Поверхностные корни тополя черного на южном черноземе при размещении растений 2×6 м (а), 2×8 м (б) и на обыкновенном черноземе при размещении растений 2×6 м (в).

горизонта (25—40 см), низкое содержание гумуса (1,6—3,2%), суглинистый механический состав, большая мощность рыхлой толщ почвы-грунта (до 1,5—2 м), легкая подверженность эрозийным процессам, опесчаненность пахотного слоя. Карбонатно-иллювиальный горизонт хорошо выражен у южных черноземов и залегает широким поясом на глубине от 40—50 до 80—90 см. Карбонатов в этом горизонте содержится 9—12%. В сухие периоды года почва здесь отличается высокой плотностью. На обыкновенных черноземах высокое содержание карбонатов обнаруживается с глубины 50—80 см, однако карбонатно-иллювиальный горизонт выражен слабо. Почвы не засолены, но для южных черноземов на глубине 150—160 см характерно повышенное содержание легкорастворимых солей и гипса. Водный режим почв относится к непромывному типу. Грунтовые воды залегают на большой глубине, поэтому влагообеспеченность почв определяется в основном осадками. Максимальная глубина сезонного промачивания почв не превышает 1,2—1,6 м.

При раскопке корневых систем использовали траншейный метод с выделением сухой раскопкой 1/2 части корневой системы и метод монолитов [2] с описанием почвенных разрезов.

Для раскопки на лесополосе № 32 были отобраны модели высотой 4,4 м, диаметром на высоте пруды 5,2 см. Поверхностные корни на глубине 5—20 см размещены близко к стволу, на расстоянии 1,0—1,5 м от него они устремляются вниз и идут на глубине 25—30 см. Окончания их углубляются иногда на 40 см. От горизонтальных корней на различном расстоянии от ствола отходят многочисленные якорные корни. Чем ближе к стволу, тем их больше. Преобладающее количество якорных корней расположено на первом метре от ствола. Горизонтальные корни уходят далеко за пределы проекции кроны деревьев (превышая их в два с лишним раза), разветвляясь через 1—3 м на тонкие проводящие корешки. На глубине 50—80 см расположен второй ярус горизонтальных корней. Это связано, видимо, с более легким механическим составом почвы в этом слое и меньшей их плотностью.

Развитие поверхностной корневой системы зависит от влагообеспеченности почвы. Больше всего площади питания одного дерева влагообеспеченность почв во все годы жизни насаждений, за исключением засушливых 1973 и 1974 гг., оптимальная (70—90% от диапазона активной влаги). Протяженность корней вдоль лесной полосы 4—5 м. В наветренном ряду в сторону поля протяженность корней невелика — около 2,5 м. Это связано с почти постоянной низкой влагообеспеченностью

Распределение корней тополя по почвенному профилю, г/м²

Слой поч- вы, см	Лесополосы								
	№ 32			№ 33			№ 49		
	фракции корней, мм								
	<1	1-5	итого	<1	1-5	итого	<1	1-5	итого
0-20	10,6	154,8	165,4	11,0	252,6	263,6	9,0	231,6	240,6
20-30	4,3	179,7	184,0	1,7	93,2	94,9	2,8	26,8	29,6
30-40	1,9	67,0	68,9	2,2	37,3	39,5	1,8	27,8	29,6
40-80	4,9	178,8	183,7	5,4	167,2	172,6	3,3	83,0	86,3
80-140	1,9	38,6	40,5	2,6	50,8	53,4	1,0	17,9	18,9

ных корней направлено вдоль лесополосы. Протяженность их в сторону поля в крайнем подветренном ряду достигает 4 м. Большая протяженность корней в сторону поля по сравнению с южными черноземами связана с лучшей влагообеспеченностью сельскохозяйственных культур в почвозащитном севообороте с полем чистого пара.

Вертикальные корни представлены якорными, уходящими на глубину до 140 см. Отходящие от горизонтальных, вертикальные корни, сосредоточены в основном вблизи ствола (рис. 2, в). Следует отметить, что на южных черноземах сильнее развиты поверхностные корни, здесь же несколько лучше развиты вертикальные. В целом мощность корневой системы тополя на обыкновенных черноземах ниже.

Это вполне согласуется с исследованиями А. П. Тольского [5], который показал, что на более богатой почве корней меньше, чем на бедной, и в первом случае преобладает развитие корней, идущих вертикально в глубину, во втором, наоборот, развитие поверхностных корней.

Определение насыщенности почвы корнями осокоря выявило (табл. 2), что основная масса их расположена в верхнем полуметровом слое. Здесь же сосредоточено 70-80% всех сосущих корней (до 1 мм). С глубиной количество корней резко уменьшается. Преимущественное развитие основной массы корней в верхнем полуметровом слое почвы обусловлено лучшей его влагообеспеченностью, наличием питательных веществ. Преобладающая масса корней расположена выше карбонатно-иллювиального горизонта, отличающегося высокой плотностью.

Большая часть и крупных, и мелких корней расположена ближе к стволу — соответственно 60-90 и 40-70%, в средней части корневой системы их 7-20 и 17-46%, на периферийной части — 3-18 и 9-28%. В середине и на периферии корневой системы преобладают уже мелкие корни. Глубина проникновения их в почву не превышает 60-90 см.

Насыщенность почвы корнями по генетическим горизонтам в 5-6-летнем возрасте насаждения с шахматным размещением растений небольшая. В метровом слое почвы она составила в лесополосе № 32 625 г/м², № 33 603 г/м² и № 49 387 г/м². Меньшая насыщенность корнями тополя обыкновенных черноземов объясняется лучшим их водным и пищевым режимом. Небольшая в целом насыщенность почвы корнями обыкновенных и южных черноземов обусловлена возрастом посадок. Это свидетельствует о том, что у тополя в возрасте 5-6 лет в лесных полосах с площадью питания 12-16 м² есть еще большие возможности для освоения почвы корнями.

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

Поступила в редакцию
3/II 1975

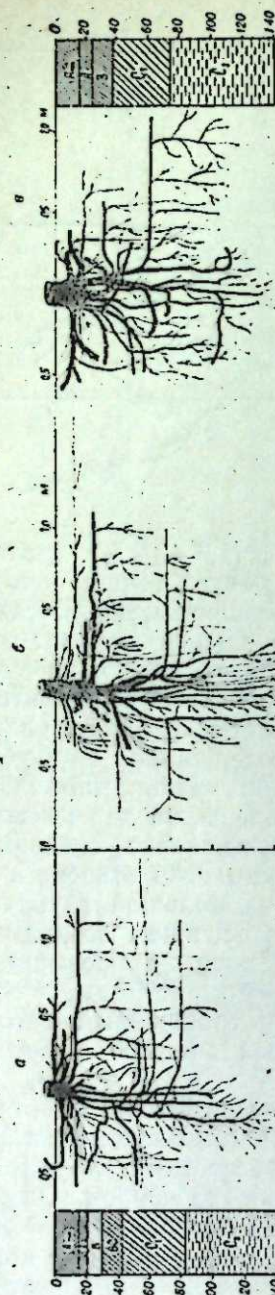


Рис. 2. Вертикальные корни тополя черного на южном черноземе при размещении растений 2X6 м (а), 2X8 (б), и на обыкновенном черноземе при размещении растений 2X6 м (в).

почв (20-50%) на поле многолетних трав, которое расположено с наветренной стороны лесополосы с момента ее создания. В подветренном ряду в сторону поля протяженность корней немногим более 3 м. Здесь в год раскопки было расположено поле стерневого пара. Влагообеспеченность почв под сельскохозяйственными культурами в почвозащитном севообороте с момента создания насаждений была значительно более низкой, чем на площади лесной полосы. В связи с этим мы не наблюдали большой протяженности корней в сторону поля, которая отмечается А. Д. Нехаевым [3] для условий Кунды и А. И. Федоровой [4] для условий Северного Казахстана. У деревьев, расположенных в среднем ряду, поверхностные корни, проникающие вглубь до 130 см лесной полосы сравнительно равномерно (рис. 1, а).

Вертикальные корни также хорошо развиты. Ясно выраженного стержневого корня нет. Его роль выполняют якорные корни распределяются по площади и усиленно разветвляющиеся на глубине 20-60 см (рис. 2, а).

На лесополосе № 33 для раскопки были отобраны модели высотой 4,6 м, диаметром на высоте груди 5,4 см. Поверхностные корни вблизи ствола размещены на глубине 0-30 см. На глубине 60-80 см находится второй ярус горизонтальных корней. Многочисленные вертикальные корни, отходящие от них, сосредоточены в основном на первом метре от ствола. Поверхностные корни уходят также далеко за пределы проекции крон деревьев, разветвляясь на 2-3 м от ствола. Преобладающее количество корней располагается вдоль лесной полосы, их протяженность около 3,5 м. В крайнем ряду в сторону дороги в результате большой плотности почвы корни далее 2 м не идут (рис. 1, б). В средних рядах у деревьев

поверхностные корни распределяются по лесной полосе равномерно. Вертикальные корни хорошо развиты, роль стержневого корня выполняют многочисленные якорные, уходящие вглубь до 150 см и усиленно ветвящиеся даже на глубине 70-80 см (рис. 2, б).

Таким образом, при увеличении площади питания с 12 до 16 м² протяженность поверхностных корней изменяется незначительно, вертикальные же корни проникают несколько глубже. Такое проникновение их вглубь связано с различиями в плотности почвенных горизонтов и сравнительно большими площадями питания на обеих лесополосах.

Модели, отобранные для раскопки на лесополосе № 49, имели высоту 4,5 м, диаметр на высоте груди 5,7 см. Поверхностные корни расположены на глубине 5-25 см (рис. 1, в). Чем дальше от ствола, тем глубже они уходят в почву. Преобладающее количество горизонталь-

ЛИТЕРАТУРА

1. Романенко В. Р., Полежаева З. Н., Ступников В. Г. 1974. Температурный режим черноземов Хакасии.— В кн.: Почвенные условия выращивания защитных насаждений. Красноярск, Изд. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, с. 46—57.
2. Красильников П. К. 1950. К вопросу о методике изучения корневых систем древесных пород при экспедиционных геоботанических исследованиях.— Бот. ж., № 1, 35, с. 57—67.
3. Нехаев А. Д. 1974. Опыт полезащитного лесоразведения в совхозе «Кулундинский», М., «Лесная промышленность», 116 с.
4. Федорова А. И. 1966. Корневые системы и устойчивость тополя бальзамического и вяза мелколистного в лесных полосах Северного Казахстана.— В кн.: Защитное лесоразведение в Сибири и Северном Казахстане. Красноярск, Изд. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, с. 87—93.
5. Тольский А. П. 1905. Материалы по изучению формы и развития корней сосны и других древесных пород.— Тр. опытных лесничеств, вып. 3. СПб., с. 1—61.

S. N. Polezhayeva, V. K. Savostjanov

ROOT SYSTEM OF BLACK POPLAR IN FOREST PROTECTION BELTS

In 5—6 years old forest protection belts created by a chess manner there are great possibilities for further development of root system, good growth of which is ensurance of stand viability.

УДК 581.526.323

Г. Д. ЛЕВАДНАЯ

ИЗУЧЕНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ ПЕРИФИТОНА В НОВОСИБИРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Изучалось количественное развитие и фотосинтез перифитона в Новосибирском водохранилище. Опыт проводился в 1962 г. на предметных стеклах, установленных горизонтально на трех глубинах в небольшом заливе у Академгородка. Установлено, что биомасса перифитона максимальна в июле — 1580 мг/10 см². Фотосинтез колебался летом в пределах 1,5—6 мг O₂/10 см² с наибольшим значением в июне. Суточная кислородная продукция 1 мг сырого веса перифитона изменялась в течение вегетационного периода от 0,01 до 0,18 мг. Коэффициент П/Б равен 0,12. Время обращения органического вещества перифитона составляет в среднем 8,5 суток, за вегетационный период оно может вступить в оборот до 17 раз.

В общем балансе органического вещества водоемов, особенно на мелководьях, большую роль играют донные водоросли и перифитон, обрастающий стебли и листья высших водных растений. Определить продуктивность этих группировок на естественных субстратах методически трудно, поэтому для решения ряда вопросов, характеризующих продуктивность перифитона, — определения биомассы (Б) и первичной продукции (Ф), вычисления скорости новообразования (П/Б), обращаемости (Д/Б) и времени обращения (Б/Д) органического вещества перифитона — мы использовали метод постановки предметных стекол.

В 1962 г. проводилось изучение количественного развития и фотосинтеза перифитона, а также деструкции органического вещества этого биоценоза в небольшом заливе у Академгородка (г. Новосибирск). Предметные стекла помещали горизонтально в специальных подставках на глубинах 0,5; 1; 2 м (последняя глубина соответствует средней прозрачности воды по белому диску). Учитывая опыт О. Г. Кафтаниковой [1], установившей, что в Москве-реке обрастания наиболее продуктивны на пятый-шестой день с момента постановки опыта, мы в сибирских условиях экспонировали стекла в период открытой воды семь

суток, зимой — две недели, после чего все стекла снимали и ставили новые. Биомассу перифитона учитывали счетно-объемным способом. Фотосинтез водорослей и деструкцию органического вещества определяли кислородным методом [2], для чего обрастания на стекле помещали в склянки объемом 130 мл, наполненные профильтрованной водой из водохранилища. Склянки подвешивали на уровне горизонтов, соответствующих глубинам экспозиции стекол. Опыт ставили в трех повторностях. Летом склянки выдерживали в воде одни сутки, зимой — семь суток, что допускается при низких температурах воды [2].

В Новосибирском водохранилище осуществляется сезонное регулирование стока. В мае 1962 г. после вскрытия водохранилища произошло наполнение его паводковыми водами Оби, в июне — августе поддерживался уровень нормального подпорожного горизонта, в осенне-зимний период производилась сработка уровня воды, при этом минимальные значения его отмечены в марте-апреле [3].

Ледовый покров (до 3 см толщиной) образовался в заливе в конце октября 1962 г. В январе-марте толщина льда в водохранилище достигала 130 см, в проруби в среднем 70—72 см. В зимний период прорубь заносилась снегом толщиной до 25 см. В мае после освобождения ото льда вода прогревалась до 14°C, в июне до 22°. Максимальный прогрев воды (23—24°) наблюдался в июле. В августе—сентябре температура снижалась до 17—14°. В октябре составляла 8—5°, декабре — около 4°.

Опытные наблюдения были начаты в первых числах января 1962 г. После двухнедельной экспозиции на стеклах обнаружены *Ampthora ovalis* Kütz., *Cocconeis pediculus* Ehr., *Diatoma vulgare* Boyu, *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs и другие водоросли. Биомасса на глубине 0,5 м была низкой — 0,06 мг/10 см². Фотосинтез едва улавливался — 0,05 мг O₂/10 см²/7 суток. В середине февраля и во второй декаде марта при снеговом покрове толщиной 23 см обрастания не развивались. В начале апреля снег на поверхности льда растаял, толщина льда в проруби была 36 см. В это время обрастания состояли из тех же диатомовых водорослей, что и в январе, биомасса их не превышала 0,01 мг/10 см². Фотосинтез был выражен слабо — 0,24 мг/10 см²/7 суток.

Весна 1962 г. была ранняя и теплая. В мае отмечена обильная вегетация диатомовых, главным образом *Cymbella affinis* Kütz., *C. ventricosa* Kütz., *Gomphonema olivaceum* (Lyngb.) Kütz., *G. parvulum* (Kütz.) Grun. Биомасса на глубине 0,5 м составляла 93,3 мг, на глубине 200 см — 0,02 мг/10 см². По наблюдениям 25—26 мая на глубине 0,5 м обрастания в процессе фотосинтеза выделяли 5,2 мг, в придонном слое — всего 2 мг/10 см².

Во второй декаде июня биомасса на глубине 0,5 м возросла до 393,4 мг/10 см², на глубине 1 м она была 93,6 мг/10 см², а в придонном слое — в 8 раз меньше. Наряду с диатомовыми появились разнообразные хлорококковые и зеленые нитчатые водоросли. Наиболее активным фотосинтез был у поверхности — 6,2 мг O₂/10 см², понижаясь у дна до 1,8 мг.

В июле опыт ставили в первой и во второй декадах. Вода прогревалась до 23—24,2°, прозрачность ее по белому диску 108—120 см. Это период наибольшего видового разнообразия водорослей [4], биомасса которых на глубине 0,5 м в начале месяца составляла 613,5 мг, во второй декаде — 1578,6 мг/10 см². При столь различной биомассе фотосинтез выражался сравнительно близкими величинами, соответственно 5,46—4,61 мг O₂/10 см². На глубине 1 м биомасса была меньше — 27,5—140 мг/10 см². Фотосинтез при этом шел довольно энергично, выделялось 4,56—4,74 мг O₂/10 см². На глубине 2 м биомасса перифитона в начале месяца не превышала 14 мг, а во второй декаде возрастала

до 360 мг/10 см². Выделение кислорода колебалось в пределах 3,4—2,69 мг/10 см².

В августе погода была пасмурной и дождливой. Биомасса перифитона на глубине 0,5 м составляла 396,47 мг, у дна — всего 29 мг/10 см². У поверхности выделялось 2,64 мг O₂/10 см², у дна — 0,57 мг O₂/10 см².

В сентябре обрастания состояли главным образом из диатомовых водорослей. Наиболее высокий показатель их биомассы — 165,46 мг/10 см² — отмечен на глубине 0,5 м к концу первой декады сентября, где зафиксирован и наиболее активный процесс фотосинтеза — 3,93 мг O₂/10 см². В придонном слое биомасса составляла 132 мг, фотосинтез — всего 0,08 мг O₂/10 см². Во второй половине месяца при общем снижении биомассы перифитона до 120—44 мг/10 см² на разных глубинах максимальный фотосинтез на глубине 0,5 м равнялся 1,3 мг O₂/10 см².

В начале октября перифитон составляли исключительно диатомовые водоросли, биомасса на глубине 0,5 м была 6 мг, на глубине 1 м — 9 мг, у дна — 12,1 мг/10 см². Выделение кислорода в количестве 0,24 мг O₂/10 см² за одни сутки было заметно только на глубине 1 м. В конце октября двухнедельные обрастания фотосинтезировали также лишь на глубине 1 м, в это время наблюдалась вспышка развития *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun. (до 190 тыс. кл./10 см²).

В середине ноября биомасса перифитона на глубине 0,5 м составляла менее 1 мг/10 см². Обрастания включали в основном клетки *Navicula* sp. sp. и *Rh. curvata*, выделившие в процессе фотосинтеза 1,34 мг O₂/10 см² за 7 суток. В придонном слое (в связи со сбросом воды из водохранилища глубина была 130 см) названных водорослей не обнаружено. Здесь на стеклах из толщи воды осели клетки *Melosira granulata*, биомасса 3,82 мг/10 см². Выделения кислорода в последнем случае не зафиксировано.

В декабре, учитывая едва заметное развитие обрастаний в предыдущем месяце, стекла выдерживали в воде 3 недели. В результате на них обнаружены нити *Lyngbya* sp., *Oscillatoria* sp., биомасса которых на глубине 0,5—1 м была около 1 мг/10 см². Выделение кислорода после недельной экспозиции едва фиксировалось — 0,03—0,08 мг O₂/10 см². На стеклах у дна биомасса *M. granulata* достигала 12,44 мг/10 см². Однако выделения кислорода, как и в ноябре, не замечено.

В результате наблюдений выявлено, что наиболее интенсивно перифитон развивается с конца мая по август в слое воды 0,5 м (рис. 1), когда биомасса (Б) изменяется от 100 до 1580 мг/10 см² с наибольшим показателем в июле. Количество кислорода, выделяемое водорослями (Ф), наибольшее в первую половину лета. Максимальное значение валовой продукции фотосинтеза перифитона (6,2 мг O₂/10 см²) зафиксировано в июле на глубине 0,5 м. Осенью на стеклах встречались главным образом планктонная *M. granulata*, оседавшая после окончания вегетации в толще воды [5]. Скопления ее на стеклах в ноябре и декабре (при прозрачности воды 112—190 см) не фотосинтезировали, хотя клетки мелозиры, извлеченные зимой с грунта, при просмотре в люминесцентном микроскопе светились красным цветом. По-видимому, на дне в осенне-зимний период мелозира находится в состоянии анабиоза. Таким образом, вегетационный период перифитона продолжается в среднем с середины мая по сентябрь, т. е. 4,5 месяцев, или 135 суток.

Суточная кислородная продукция 1 мг сырого веса перифитона (коэффициент Ф/Б) изменялась в течение вегетационного периода на горизонте 0,5 м от 0,01 до 0,18 мг O₂/мг водорослей с наибольшим значением в середине сентября, минимальным — в начале июля. На глубине 1 м показатель Ф/Б колебался в тех же пределах, но с максимальным значением 0,16 мг O₂/мг биомассы в первой половине июля.

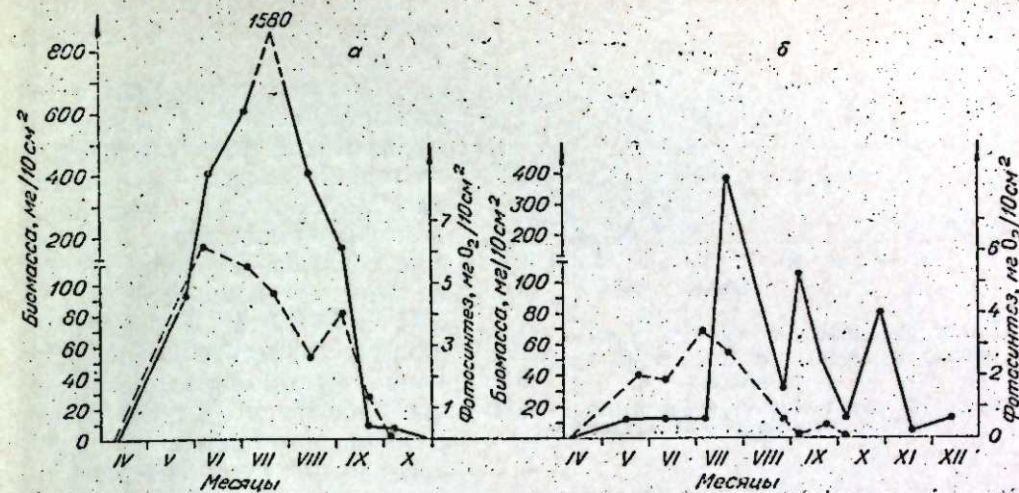


Рис. 1. Динамика сезонных изменений биомассы и фотосинтеза перифитона: а) на глубине 0,5 м; б) на глубине 2 м. Сплошной линией обозначена биомасса, прерывистой — фотосинтез.

Наиболее высокая скорость новообразования органического вещества перифитона (П/Б) на глубине 0,5 м отмечена в сентябре — 0,34, летом колеблется от 0,01 до 0,17 (табл. 1). На глубине 1—2 м сравнительно высокие показатели П/Б (0,16—0,4) зафиксированы в июне и частично в июле, т. е. летом максимальная скорость новообразования органического вещества наблюдается не у поверхности воды, а на глубине 1—2 м. Средняя суточная величина П/Б для всех трех горизонтов 0,12.

Обращаемость органического вещества за сутки (Д/Б) наиболее высокая (0,11) в июне на глубине 2 м. В остальные летние месяцы (табл. 1) скорость разрушения органического вещества усиливается в придонных горизонтах на глубине 1—2 м. В сентябре процесс разрушения ослабевает.

Среднее значение коэффициента Д/Б для трех горизонтов 0,02.

Время обращения органического вещества (Б/Д) перифитона на стеклах, помещенных на глубине 0,5 и 2 м, составляет в среднем 7,7 суток. Следовательно, за вегетационный период органическое вещество перифитона может вступить в оборот до 17,5 раз. На глубине 1 м время обращения органического вещества равно 10 суткам, возможность вступления его в оборот в течение вегетационного периода снижалась до 13,5 раз. Время обращения органического вещества перифи-

Таблица 1
Отношение продукции к биомассе (П/Б) и обращаемость (Д/Б) органического вещества перифитона на глубине 0,5—2 м

Коэф. за сутки*	Глубина, м	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Средняя
		П/Б	0,5	0,17	0,06	0,01	
	1	—	0,16	0,18	0,06	0,02	0,10
	2	0,08	0,40	0,05	0,06	0,008	0,13
Д/Б	0,5	0,04	0,01	0,004	0,005	0,02	0,02
	1	—	0,04	0,04	0,01	0,005	0,02
	2	0,02	0,11	0,01	0,01	0,002	0,03

Примечание. П — 80% от валовой первичной продукции (Ф) перифитона; Б — биомасса перифитона в калориях, учитывая, что 1 мг сырой биомассы при доминировании диатомовых водорослей равен 0,8 кал. [6]; Д — 20% от валовой первичной продукции (Ф) перифитона; П, Б, Д выражены в калориях на 10 см² при оксикалорийном коэффициенте 3,33.

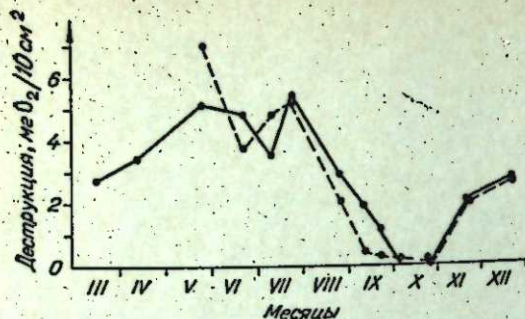


Рис. 2. Сезонные изменения деструкции органического вещества, оседающего на предметные стекла.

Сплошной линией обозначена деструкция на глубине 0,5 м, прерывистой — на глубине 2 м.

и 3,7 мг O₂/10 см² у дна. Процесс деструкции усилился во второй половине июля до 5,44—5,38 мг O₂/10 см² (в период пасмурной погоды), в августе уменьшился до 2 мг, в сентябре до 1 мг O₂/10 см². В октябре поглощение кислорода в небольшом количестве (0,24—0,26 мг O₂/10 см²) зарегистрировано только на глубине 1 м, в ноябре—декабре этот процесс шел с одинаковой интенсивностью на всех трех горизонтах (рис. 2). Компенсационная точка располагалась летом на глубине около 1 м, в сентябре опустилась до 1,5 м (при прозрачности воды до дна в последнем случае).

На основании полученных данных ориентировочно подсчитано количество солнечной энергии, усвоенной водорослями, и определена деструкция органического вещества на стеклах обрастания за вегетационный период (табл. 2). Все величины выражены в ккал/м² при окислительном коэффициенте 3,38.

Как видно из табл. 2, деструкция органического вещества на всех глубинах превышает его синтез, особенно на стеклах, установленных у дна. Следовательно, биотический баланс отрицателен, а значительная доля органического вещества, подвергающегося деструкции, аллохтонного происхождения.

В заключение для сравнения приведен основной состав водорослей, встреченных на стеклах обрастания в заливе (грунт песчаный) и на дне (в иле с растительным детритом) среди разрезанных зарослей высших водных растений на глубине 1—2 м у деревень Крутиха, Масляха и Усть-Алеус (табл. 3). Оба фитоценоза близки по видовому составу, но в составе перифитона количественно преобладают виды родов *Diatoma* и *Cymbella* со значительной примесью *Navicula* и *Melosira*. На грунте основная масса фитобентоса складывается из навиклоидных диатомовых, хотя для некоторых видов — *Synedra ulna*, *Rhoicosphenia curvata*, *Epithemia sorex*, *Cocconeis*, *Gomphonema*, типичных для обрастаний, максимальные показатели отмечены на дне. Колонии *Melosira varians*, как правило, чаще встречаются среди обрастаний. Планктонная *Melosira granulata* постоянно присутствует среди обрастаний и на дне, причем количество ее на твердом субстрате увеличивается дважды: летом, в период максимального развития в планктоне, и осенью, в октябре—ноябре, после окончания вегетации.

тона на трех изученных горизонтах составляло в среднем 8,5 суток.

Процесс деструкции органического вещества, оседающего на стекле, шел в течение всего года. В феврале—марте, когда обрастания не развивались, поглощение кислорода на стеклах составляло около 2,5 мг, в апреле увеличилось до 3,44 мг O₂/10 см². В мае в придонном горизонте зафиксировано максимальное поглощение кислорода 7 мг O₂/10 см². В июне поглощение уменьшилось до 4,8 мг у поверхности

Таблица 2

Энергетический баланс перифитона на стеклах обрастания (ккал/м²)

Глубина, м	Кол-во утилиз. энергии Ф ₁	Деструкция Д ₁	Баланс Ф ₁ - Д ₁
0,5	1960	2183	-223
1	1200	1663	-463
2	680	1573	-893

Таблица 3

Количество водорослей на стеклах обрастаний и в грунтах мелководий (глубина 1—2 м) Новосибирского водохранилища летом 1962 г. (тыс. кл/10 см²)

Водоросли	Стекла обр.		Крутиха, 6 авг.	Масляха, 4 авг.	Усть-Алеус, 4 авг.
	19 июля	28 авг.			
<i>Melosira granulata</i> (Ehr.) Ralfs	167	78	12	25	42
<i>M. varians</i> Ag.	115	168	0,1	175	—
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehr.	6	4	17	17	12
<i>Diatoma</i> sp.	122	20	12	8	—
<i>Cocconeis</i> sp.	16	14	50	21	517
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun.	7	4	150	150	450
<i>Cymbella</i> sp.	65	84	55	40	27
<i>Epithemia sorex</i> Kütz.	17	—	50	37	400
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) Müll.	11	22	17	12	26
<i>Gomphonema</i> sp.	21	22	60	13	771
<i>Navicula</i> sp. sp.	210	35	555	526	317
<i>N. radiosa</i> Kütz.	33	4	25	187	25
<i>N. rhynchocephala</i> v. <i>omica</i> Gor.	61	—	50	65	25
<i>Gyrosigma kuetzingii</i> (Grun.) Cl.	—	—	10	9	55
<i>Cymatopleura solea</i> (Bréb.) Sm.	—	—	5	9	—
Итого . . .	851	455	1068	1294	2667

Таким образом, анализ основных комплексов водорослей перифитона и грунтов мелководий показал, что они представляют собой экологически неоднородные группировки, включая формы, характерные для обрастаний, дна и планктона. Количество отдельных компонентов может варьировать в зависимости от сезона года. Фитоценозы на искусственном субстрате (стекле) и естественном субстрате (грунтах) — очень близки по видовому составу.

Центральный Сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Поступила в редакцию
11/II 1975

ЛИТЕРАТУРА

- Кафтанникова О. Г. 1961. Интенсивность фотосинтеза обрастаний и фитобентоса р. Москвы.— В кн.: Биоценозы обрастаний в качестве биопоглопителя. Изд-во МГУ, с. 221—234.
- Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск, Изд-во АН БССР, с. 3—330.
- Бейром С. Г., Вострякова Н. В., Широков В. М. 1973. Изменение природных условий в Средней Оби после создания Новосибирской ГЭС. Новосибирск, «Наука», с. 38—84.
- Левадная Г. Д. 1964. Наблюдения над процессом обрастания в водохранилище Новосибирской ГЭС.— Тр. ЦСБС СО АН СССР, вып. 8, с. 63—68.
- Кукси М. С. 1964. Вертикальное распределение фитопланктона в Новосибирском водохранилище.— В кн.: Водоросли и грибы Западной Сибири. Тр. ЦСБС СО АН СССР, вып. 8, с. 43—56.
- Михеева Т. М. 1970. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона.— В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., «Наука», с. 50—70.

G. D. Levadnaya

THE STUDY OF THE PERIPHYTON PRODUCTIVITY
IN NOVOSIBIRSK RESERVOIR

The study of periphyton productivity was made by means of the glass slide method in 1962. The production rate of periphyton was large in July, biomass was 1580 mg/10 cm². The photosynthetic activity of periphyton algae (6,2 mg O₂/10 cm²) was maximum in June. Coefficient P/B was 0,12. Turnover was 8,5 of days.

УДК 591.526.325

Т. С. ЧАЙКОВСКАЯ

ФИТОПЛАНКТОН ЕНИСЕЯ ОТ КЫЗЫЛА ДО ДИВНОГОРСКА

В результате обследования верхнего Енисея (июль — декабрь 1973 г.) обнаружено 170 видов водорослей, из них 123 диатомовых. Содержание фитопланктона крайне низкое — 34—144 мг/м³. По мере продвижения вод от истока (г. Кызыл) до вступления в пределы Красноярского водохранилища прослеживалось увеличение концентрации доминирующих видов (главным образом *Nitzschia acicularis*, видов р. *Melosira*), сток водорослей возрастал. Сток фитопланктона из водохранилища, по сравнению с его поступлением из Енисея изменялся в основном лишь качественно. Ниже плотины Красноярской ГЭС (у г. Дивногорска) высокую биомассу в толще воды дали наряду с планктонными видами бентосные водоросли, обильно развивающиеся в нижнем бьефе.

В 1973 г. было проведено обследование отрезка Енисея от истока (г. Кызыл) до г. Дивногорска с целью изучения содержания и характера трансформации фитопланктона по мере продвижения вниз по течению. Сбор фитопланктона производится в июле — начале августа, т. е. в период максимального прогрева воды, наибольшего содержания водорослей в Енисее и водохранилище [1—6]. Пробы воды отбирались на 16 гидробиологических разрезах (по 3 станции на каждом), 6 из которых (у городов Кызыла, Шагонара, у рек Сосновки, Гремячки, пос. Черемушки, г. Минусинска) расположены в верхнем течении реки, 9 разрезов (у с. Лебяжьего, поселков Усть-Ербы, Разлива, Новоселово, Куртака, Даурского, Вознесенки, Бахты и Хмельников) охватывали район Красноярского водохранилища, 1 разрез (у г. Дивногорска) характеризовал участок реки ниже Красноярского водохранилища. Кроме того, с июля по декабрь определялся сток водорослей в трех створах реки: у г. Кызыла, у пос. Никитино (в 15 км ниже плотины будущей Саянской ГЭС), у г. Дивногорска. При определении численности, биомассы и стока водорослей использовались общепринятые гидробиологические методики [7—9].

Енисей уже в верхнем течении представляет собой крупную (сток воды у Кызыла за 1973 г. — 36,6 км³, у Никитино — 55 км³), типично горную (скорость течения 2,5—4 м/с), олиготрофную (со слабо минерализованной, бедной биогенными элементами водой) реку [10]. От истока на протяжении 173 км он течет по Тувинской котловине, затем пересекает горный массив Западных Саян, образуя так называемый Саянский коридор (длина его 246 км, ширина 80—200 м). Выйдя из Саянских гор (в 25 км ниже створа Саянской ГЭС), Енисей проходит через Минусинскую котловину, ниже Абакана вступает в пределы среднего течения, верхний его отрезок (до Дивногорска) зарегулирован плотинной Красноярской ГЭС.

Фитопланктон верхнего Енисея (до створа Саянской ГЭС) впервые был изучен П. И. Усачевым, однако его материалы не опубликованы. В июле — сентябре 1969 г. этот участок реки в двух створах обследовала И. С. Трифонова [11], в результате чего в основном русле ею обнаружено 65 видов водорослей, из которых истинно планктонных — 40. Сток водорослей на данном отрезке реки до настоящего времени не определялся. Фитопланктон нижележащего участка Енисея (до Дивногорска) изучен более полно П. И. Усачевым [9], В. Н. Грезе [10, 12], Т. С. Чайковской [2—6, 8].

Фитопланктон Енисея выше Красноярского водохранилища. Всего в русле реки нами обнаружено 170 видов водорослей (включая 27 разновидностей и 2 формы), из которых 123 вида диатомовых; 22 хлорококковых, 2 вольвоксовых, 3 десмидиевых, 12 — синезеленых, 2 желтозеленых, 2 пиррофитовых, 1 эвгленовых, 3 золотистых водорослей. 60 видов — истинно планктонные организмы, остальные — бентосные диатомовые водоросли и обрывки синезеленых нитчаток (*Phormidium* sp., *Lyngbya* sp., *Oscillatoria* sp. и др.)

Фитопланктон на всем протяжении был относительно однородным, в количественном отношении крайне бедным (табл. 1). Основной фон составляли типично реофильные виды диатомовых *Nitzschia acicularis* W. Sm., *N. holsatica* Hust. (8—75 тыс. кл/л, с максимумом у пос. Черемушки и в Минусинской протоке) и в меньшей степени *Synedra acus* v. *acus* Kütz. et v. *angustissima* Grun., *S. ulna* (Nitzsch.) Ehr. (3—21 тыс. кл/л, с максимумом ниже впадения рек Сосновки и Гремячки), *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *C. ocellata* Pant. (11—18 тыс. кл/л), *Melosira distans* v. *distans* et v. *alpigena* Grun. (4—18 тыс. кл/л, с максимумом ниже р. Сосновки и у пос. Черемушки), *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs et v. *angustissima* (O. Müll.) Hust., *Asterionella formosa* Hass., *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Fragilaria crotonensis* Kitt., *Melosira varians* Ag., хотя и встречались почти на всех разрезах (до 6—10 тыс. кл/л), но часто в виде полуразрушенных клеток и пустых створок. Исключение составлял лишь участок Енисея ниже впадения р. Сосновки, где отмечалось заметное развитие *Melosira granulata* (24 тыс. кл/л).

Таблица 1

Содержание водорослей в Енисее на участке Кызыл — Минусинск в июле — начале августа 1973 г.¹

Водоросли	Створ						
	у г. Кызыла	у г. Шагонара	ниже устья р. Сосновки	ниже устья р. Гремячки	у пос. Черемушки	Минусинская протока у г. Минусинска	
Планктонные виды	Диатомовые	27 35	25 31	111 118	60 114	85 149	92 56
	Хлорококковые	12 3	14 3	48 7	5 5	21 2	50 7
	Всего ²	45 38	43 34	174 144	67 119	112 100	145 64
Бентосные виды	22 31	24 18	111 244	42 30	32 18	268 599	

¹ В числителе — численность, тыс. кл/л воды, средние данные по створу; в знаменателе — биомасса, мг/л.

² Остальные группы планктонных водорослей (золотистые, вольвоксовые и синезеленые) встречались очень редко и единично.

Постоянными компонентами фитопланктона были хлорококковые водоросли — *Ankistrodesmus pseudomirabilis* Korsch., *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb., *Sc. bijugatus* (Turp.) Kütz. и *Actinastrum hantzschii* Lagerh. (10—40 тыс. кл/л в общей сложности, с максимумом у р. Сосновки и в Минусинском протоке). Из остальных водорослей чаще других (1—10 тыс. кл/л) попадались *Dinobryon divergens* Imhof (у Шагонара, р. Сосновки, у пос. Черемушки), *Dactylococcopsis raphidioides* Hans. (у Кызыла, р. Сосновки, у пос. Черемушки, г. Минусинска), *Palmellocystis planctonica* Korsch. (у Минусинска), *Chlamydomonas monadina* Stein (у Кызыла, у рек Сосновки и Гремячки), *Schroederia spiralis* (Printz) Korsch., *Merismopedia glauca* (Ehr.) Näg. (у Шагонар, р. Сосновки). Остальные виды фитопланктона были встречены единично и не более, чем на 1—2 станциях, а *Coelosphaerium kuetingianum* Näg., *Dictyochloris globosa* Korsch., *Glenodinium penardii*, *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Anabaena scheremetievi* Elenk. (у Кызыла), *Schroederia setigera* (Schroed.) Lemm. (у р. Сосновки), *Trachelomonas* sp., *Oocystis borgei* Snow, *Mallomonas tonsurata* Teil. (у Шагонара и Минусинска) и некоторые другие обнаружены лишь в качественных пробах.

Наблюдения у г. Кызыла и пос. Никитино показали, что состав доминирующих видов водорослей в течение июля — декабря был постоянным. Наибольшая численность их (табл. 2), как и видовое разнообразие, отмечалась в конце июля — в августе, при этом у Кызыла она у всех представителей ведущего комплекса была приблизительно одинаковой, у Никитино преобладали *Nitzschia acicularis* и *Melosira distans* v. *alpigena* (45—64 тыс. кл/л). С сентября на обоих створах содержание фитопланктона начало снижаться, и к концу срока у Кызыла фитопланктон был представлен единичными экземплярами *Synedra acus* v. *acus* et v. *angustissima*, *Nitzschia acicularis*, *Anabaena scheremetievi*, а у пос. Никитино не обнаружен вовсе. В течение периода исследований в пробах всего участка в большом количестве попадались пустые створки диатомовых — до 50% от численности клеток с хроматофорами в осенние месяцы. К декабрю они исчезли.

Сток фитопланктона Енисея у Кызыла с июля по декабрь составил 0,5 тыс. т сырого веса, при этом большая часть его (65%) приходилась на летние месяцы, т. е. на время наибольших расходов воды и содер-

жания водорослей. Сток фитопланктона у Никитино за этот же период оказался равным 2,9 тыс. т, при этом на июль — август приходилось 73% от этой величины. Средняя за период наблюдений биомасса фитопланктона у Кызыла составила 28 мг/м³, у Никитино — 45 мг/м³.

Бентосные диатомовые водоросли в толще воды исследуемого отрезка Енисея, превосходя фитопланктон по видовому разнообразию, почти не уступали ему по численности и биомассе, а на участке ниже впадения р. Сосновки и в Минусинской протоке они значительно преобладали (см. табл. 1). Из них на всем протяжении встречались типичные реофилы — *Ceratoneis arcus* (Erh.) Kütz. et v. *amphioxys* (Rabh.) Brun., *Cymbella prostrata* (Berkeley) Cl., *C. stuxbergii* Cl., *C. ventricosa* Kütz., *Meridion circulare* Ag., *Rhoicosphaenia curvata* (Kütz.) Grun., *Diatoma hiemale* (Lyngb.) Heib. et v. *mesodon* (Erh.) Grun., *Synedra gouldardii* (Breb.) Grun. et v. *telezkoensis* Poretzky, *Navicula radiosa* Kütz., *N. aquaeductae* Kras. fo. *latiora*, *N. menisculus* Schum. и виды родов *Gomphonema* Ag., *Fragilaria* Lyngb., *Cocconeis* Erh., которые в общей сложности составляли 50—90% общей численности и биомассы.

На некоторых участках реки содержание отдельных видов повышалось, по-видимому, они играли здесь существенную роль в обрастающих. Так, у Шагонара значительную биомассу давали *Gyrosigma kuetingii* (Grun.) Cl., *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz. (8 мг/м³), ниже р. Сосновки — *Diatoma vulgare* Bory et v. *productum* Grun. (120 мг/м³), ниже р. Гремячки — *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt (14 мг/м³), в Минусинской протоке — виды р. *Surirella* Turp. (60 мг/м³). В пробах постоянно встречались пустые створки бентосных диатомовых, их численность превышала численность клеток с хроматофорами в 2—9 раз, наибольшее значение отмечено на горном участке Енисея — ниже впадения р. Гремячки и у пос. Черемушки.

Наблюдения у Кызыла и Никитино показали, что наибольшая численность в реке бентосных, как и планктонных водорослей, приходилось на июль — сентябрь, затем она резко падала, и в толще воды оставались преимущественно их пустые створки. Сток бентосных водорослей Енисея у Кызыла с июля по декабрь оказался равным 0,7 тыс. т, у Никитино — 1,8 тыс. т сырого веса. Большая часть биомассы (около 90%) через оба створа прошла в первые три месяца исследования. Средняя за период наблюдений биомасса фитобентоса у Кызыла и Никитино составила 40 мг/м³.

В целом наши данные по основному составу и численности водорослей близки к данным И. С. Трифоновой [11] для толщи этого участка реки в 1969 г. Но общий список водорослей нами значительно пополнен как бентосными видами, встречающимися в пробах часто, так и планктонными, из которых довольно постоянно и в заметных количествах попадалась лишь *Melosira distans* var. *alpigena*, остальные встречались крайне редко и единично. Из последних многие указываются И. С. Трифоновой для широко представленных в Тувинской котловине пойменных водоемов Енисея. По-видимому, отсюда они периодически заносятся в основное русло реки, но вследствие высоких скоростей течения дальнейшего развития здесь не получают.

Фитопланктон Красноярского водохранилища. В верховьях водохранилища (у с. Лебяжье), т. е. на участке резкого сокращения скоростей течения, фитопланктон по составу доминирующих видов и по степени развития (табл. 3) сохранял речной характер. Бентосные водоросли, характерные для верхнего Енисея, попадались значительно реже. Кроме того, данный участок отличался от выше- и нижележащих большим видовым разнообразием хлорококковых водорослей — *Lagerheimia quadriseta* (Lemm.) G. M. Smith., *L. genevensis* Chod., *Lambertia ocellata* Korsch. и др., что связано здесь с затоплением к моменту исследования обширной поймы с богатой флорой водорослей [2].

Таблица 2
Содержание водорослей в Енисее у г. Кызыла и пос. Никитино в 1973 г.¹

Водоросли	Сроки наблюдений														
	VII			VIII			IX			X			XI	XII	
	14	25	30	10	20	30	10	20	30	10	20	30	14	14	
Кызыл	Планктонные		43 34	83 51	114 101	43,1 33	23 28	69,5 18	28,5 15	23,5 21	5,5 2	3,6 2	6,5 6	3,0 1,5	4 0,8
	Бентосные		24 27	35,5 60	33 39	6,6 10	61,5 73	4,5 4	7 7	71 44	5,2 3,3	6,5 10	55 57	1,5 0,7	2 2,5
Никитино	Планктонные		112 16	43 35	81 35	27 25	180 92	26 30	47 44	37 31	13 10			4 1	0
	Бентосные		32 30	24 31	7,5 30	6,3 3	23 20	25 47	37 95	13,2 32	27 16			9 6	1 0,5

¹ В числителе — численность, тыс. кл/л воды; в знаменателе — биомасса, мг/м³.

Таблица 3

Фитопланктон Красноярского водохранилища в конце июля — начале августа 1973 г.¹

Водоросли	Разрезы								
	Хмель- ники, 28/VII	Бахта- 29/VII	Возне- сенка, 31/VII	Дзур- ское, 31/VII	Кур- так, 1/VIII	Ново- село- во, 7/VIII	Раз- лив 7/VIII	Усть-Ер- ба, 7/VIII	Лебязь, 6/VIII
Диатомовые	401 290	983 500	1377 658	1324 610	2071 910	2365 1114	3053 1430	2252 1046	81 102
Сине-зеленые	504 76	135 27	876 164	871 127	588 88	93 14	219 33	56 8	90 12
Пирофитовые	48 1340	7 180	3 84	21 480	3 60	2 4	6 20	24 512	3 80
Хлорококковые	183 23	18 3	6 8	16 1	15 2	12 2	—	22 2	9 1
Вольвоксовые	—	29 49	—	32 36	—	18 27	24 22	32 29	114 117
Общее количество	1175 751	1150 896	2265 908	2268 1315	2677 1061	2491 1199	3312 1604	2386 1597	336 300

¹ В числителе — численность, тыс. кл/л воды; в знаменателе — биомасса, мг/м³.

Ниже зоны переменного подпора (у Усть-Ербы) бентосные виды водорослей из толщи воды исчезли. Доминирующий выше комплекс речных видов фитопланктона стал встречаться крайне редко. В это время по всей длине водохранилища доминировали *Fragilaria crotonensis* (400—2655 тыс. кл/л) и в меньшей степени *Asterionella formosa*, *A. gracillima* (Hantzsch) Heib., *Melosira granulata* v. *granulata* et v. *angustissima*, *Attheya zachariasii* Grun (56—340 тыс. кл/л в общей сложности), с наибольшими показателями в августе в озеровидной части водохранилища (Усть-Ерба — Вознесенка). Постоянными спутниками их были синезеленые (*Aphanizomenon flos-aquae*; виды р. *Anabaena*), хлорококковые и пирофитовые водоросли, однако заметную биомассу давали лишь пирофитовые благодаря своим большим размерам. В целом численность и биомасса фитопланктона водохранилища в 1973 г. оказались ниже, чем в период его наполнения — 1967—1970 гг. [6]. Основной комплекс фитопланктона, определившийся уже к концу наполнения водохранилища, количественное соотношение доминирующих видов водорослей и характер их распределения по водоему были аналогичными тому, что наблюдалось в последние два года его становления. Исключением составляла лишь *Tabellaria fenestrata*, которая в 1973 г., в отличие от первых четырех лет, в планктоне почти не встречалась. Видовой состав сопутствующих видов также стал беднее.

С июля по декабрь из водохранилища в нижний бьеф (створ у г. Дивногорска) было сброшено 3,7 тыс. т фитопланктона, при этом 73% стока прошло в первые три месяца исследования. Фитопланктон в сбросной воде, поступающей большей частью из глубинных слоев верхнего бьефа, был представлен главным образом диатомовыми водорослями. Остальные группы планктона, встречающиеся, по наблюдениям 1967—1970 гг., преимущественно в поверхностных слоях водохранилища, в нижний бьеф попадали крайне редко. Общая численность фитопланктона составляла 21—334 тыс. кл/л (т. е. была в 10—60 раз ниже, чем в

водохранилище), средняя биомасса его 60 мг/м³, что почти соответствует биомассе фитопланктона верхнего Енисея у пос. Никитино.

В планктонных пробах из приплотинного участка водохранилища бентосные водоросли попадались единично или отсутствовали; водная толща ниже плотины ГЭС, как и на участке верхнего Енисея, вновь обогащалась ими, в основном это были перифитонные виды, обильно развивающиеся в нижнем бьефе: *Diatoma hiemale* et var. *mesodon*, *Didymosphenia geminata*, виды родов *Fragilaria*, *Gomphonema* и др. [1, 13]. Водоросли, как правило, отрывались течением от субстрата в виде клеток хорошей сохранности (с хроматофорами), пустые створки этих видов в воде у Дивногорска (ниже плотины) единичны. Сток бентосных водорослей на данном створе за июль—декабрь 1973 г. составил 1,8 тыс. т. Если принять среднюю ширину Енисея на этом участке равной 250 м и допустить, что фитобентос произрастает на всем ложе реки (глубина до 6 м), то с площади 1 м² за 6 месяцев поступило в воду 900 т диатомовых водорослей (сырой вес). Этот расчет свидетельствует о высокой продуктивности бентических диатомовых в нижнем бьефе Красноярского водохранилища, особенно если принять во внимание, что наличие полыньи способствует круглогодичной вегетации фитобентоса [13].

Таким образом, содержание фитопланктона (преимущественно диатомовых водорослей) в верхнем Енисее крайне низкое. По мере продвижения вод от истока до створа Саянской ГЭС численность доминирующих видов (главным образом *Nitzschia acicularis*, *Melosira*) слабо увеличивается, видовой состав и общая биомасса водорослей кратковременно обогащаются за счет пойменных водоемов реки, широко представленных в Тувинской и Минусинской котловинах, резко возрастает сток водорослей. Проведенное ранее [5] изучение стока фитопланктона Енисея на участке впадения в него р. Абакан (у с. Быстрой) показало, что отмеченные выше закономерности сохраняются до вступления реки в пределы Красноярского водохранилища (средняя биомасса фитопланктона у с. Быстрой 70 мг/м³). Содержание фитопланктона в стоке из водохранилища, по сравнению с поступлением его, изменяется в основном качественно.

Судя по содержанию в толще и стоку биомассы водорослей донных биоценозов и обрастаний верхнего Енисея, можно заключить, что они в общей сложности составляют здесь большую часть первичной продукции реки, а фитопланктон имеет подчиненное значение. В водохранилище основной биоэнергетический ресурс составляют истинно планктонные виды. Ниже плотины Красноярской ГЭС роль бентосных видов в общей альгологической продукции реки вновь возрастает.

Центральный Сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
15/1 1975

ЛИТЕРАТУРА

- Кузьмина А. Е., Левадная Г. Д., Чайковская Т. С. 1970. Изменения водорослей растительности р. Енисей при зарегулировании ее стока. — Матер. Всес. гидробиол. съезда, Кишинев, с. 202—203.
- Чайковская Т. С. 1972. Фитопланктон Енисея и водоемов его поймы на участке ложа Красноярского водохранилища. — В кн.: Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока, вып. 2 (4). Новосибирск, «Наука», с. 78—86.
- Чайковская Т. С. 1972. Первичная продукция Красноярского водохранилища в годы его наполнения. — Матер. к XIII пленуму Зап.-Сиб. отд. ИХТол. комис. МРХ СССР, Тюмень, с. 102—106.
- Чайковская Т. С. 1973. Первые сведения о фитопланктоне Красноярского водохранилища. — В кн.: Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск, «Наука», с. 3—14.

5. Чайковская Т. С. 1973. Фитопланктон Красноярского водохранилища (1967—1970 гг.). Автореф. канд. дис. Новосибирск, с. 1—24.
6. Popova T. G., Vershinin N. V., Blagovidova L. A., Setsko R. I., Chaikovskaja T. S. 1972. Biological characteristics of the first reservoir on the Ob and Genisey rivers.—Verh. Internat. verein. Limnol., Stuttgart, Bd. 18, p. 872—876.
7. Солоневская А. В. 1964. Динамика сезонного развития и сток фитопланктона верхней Оби на участке г. Камень — с. Дубровино.— В кн.: Водоросли и грибы Западной Сибири. Тр. Центр. сиб. бот. сада СО АН СССР, вып. 8, ч. 1, с. 69—81.
8. Чайковская Т. С. 1971. Динамика и сток фитопланктона ниже Красноярского водохранилища в первые три года его заполнения.— В кн.: Растительные богатства Сибири. Новосибирск, «Наука», с. 277—286.
9. Усачев П. И. 1928. Материалы к флоре водорослей Енисея.— Тр. Сиб. науч. рыбхоз. ст., 3, 2, с. 1—85.
10. Грезе В. Н. 1957. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. Изв. ГосНИОРХ, 41, с. 1—236.
11. Трифонова И. С. 1972. Фитопланктон верхнего Енисея до образования Саянского водохранилища.— Гидробиол. ж., 8, № 4, 5—10.
12. Грезе В. Н. 1961. Красноярское водохранилище. Водохранилища СССР и их водохозяйственное значение.— В сб.: Изв. ГосНИОРХ, 50, с. 213—224.
13. Кузьмина А. Е. 1973. Донная водорослевая растительность Енисея ниже плотины Красноярской ГЭС.— В кн.: Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск, «Наука», с. 20—29.

T. S. Chaikovskaja

THE PHYTOPLANKTON IN THE YENISEI FROM KISIL TO DIVNOGORSK

The observation of the Upper Yenisei has resulted in the discovery of 170 species of the algae. The phytoplankton content has been 34—144 mg/m³. The increase of concentration of dominating species of algae and the runoff has observed while water has been flowing to the Krasnojarsk reservoir. The phytoplankton runoff from the Krasnojarsk reservoir in the comparison with the phytoplankton inflow into it has changed by quality. The benthos algae in the plankton have the high biomass lower the Krasnojarsk reservoir (Divnogorsk).

УДК 582.26/27

Л. И. КРИВОШЕЕВА

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В ВЫРОСТНЫХ ПРУДАХ НОВОСИБИРСКОГО НЕРЕСТОВО-ВЫРОСТНОГО ХОЗЯЙСТВА

В 1972—1973 гг. проводилось альгологическое обследование выростных прудов Новосибирского нерестово-выростного хозяйства (Алтайский край). В результате обнаружено более 250 видов, разновидностей и форм водорослей. В основном фитопланктон был представлен тремя группами водорослей: синезелеными, зелеными и диатомовыми.

Новосибирское нерестово-выростное хозяйство — первый опыт построения рыбхозов в пойме Оби. Оно расположено на левом берегу Новосибирского водохранилища вблизи г. Камня-на-Оби. В хозяйстве пять выростных прудов для выращивания сеголетков сазана.

Все пруды, кроме четвертого, имеют независимое водоснабжение из оз. Каменное, которое связано каналом с Новосибирским водохранилищем. Заполнение их производится в конце мая — начале июня, спуск — в сентябре. Дно прудов песчаное и сильно фильтрующее, поэтому вода из озера подкачивается ежедневно. Максимальные глубины 1,5—2,5 м.

Вода прудов характеризуется средней общей минерализацией (173,9—202 мг/л) с преобладанием гидрокарбонатно-кальциевых ионов, окисляемость 2,92—5,77 мг О₂/л. Начиная с июля один раз в декаду все пруды удобряли аммиачной селитрой и суперфосфатом. Биогенные вещества, особенно минеральные формы азота, перед удобрением не обнаруживались. Прозрачность воды колебалась в пределах 30—50 см, лишь иногда увеличиваясь до 70 см.

Наблюдения проводили в 1972—1973 гг. на трех выростных прудах и на оз. Каменное. Для учета фитопланктона пробы объемом 1 л отбирали с июня по сентябрь ежедневно или один раз в неделю из поверхностных слоев воды на трех участках пруда — головном (место поступления свежей воды), среднем и хвостовом, на оз. Каменное — в районе водозабора. С целью получения более достоверных данных воду на каждом участке брали из 10 точек, затем составляли среднюю пробу. Для концентрации водорослей пользовались мембранными фильтрами № 6, для подсчета — камерой Нажотта.

Лето 1972 г. было относительно холодным и дождливым. Среднемесячная температура воздуха в районе Камня-на-Оби в июне приближалась к норме (17,3°C), в июле, августе и сентябре была ниже нормы на 1—2° (соответственно 16,2, 14,6 и 7,5°C). Наиболее дождливым был июль — 101,3 мм, в июне выпало 72,5 мм, в августе — 25,2 мм осадков. 1973 г. отличался более теплым и сухим летом. Среднемесячная температура воздуха в июне — сентябре превышала на 1—2° среднюю многолетнюю (в июне — 19,4°; июле — 19,4°, августе — 17,5°, сентябре — 11,4°). Осадков выпало гораздо меньше, чем в 1972 г.: в июне — 28,6 мм, июле — 72,6, августе — 4 мм [1].

Оз. Каменное характеризуется обильным развитием высшей водной растительности. Фитопланктон беден: в 1972 г. численность водорослей не превышала 0,5 млн., в 1973 г. — 1,2 млн. клеток/л, максимальное развитие отмечалось в августе и сентябре. Доминирующими группами водорослей в течение всего летнего периода были диатомовые: *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *St. dubius* (Fricke) Hust., *St. astreae* (Ehr.) Grun., *Cyclotella meneghiniana* Kütz., в конце августа и сентябре, кроме того, *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs и хлорококковые *Actinastrum hantzschii* Lagerh., виды рода *Scenedesmus*. По видовому составу и степени развития фитопланктон озера весьма сходен с фитопланктоном ближайшего участка р. Оби [2, 3].

Первый выростной пруд имеет площадь 30 га, глубину 1—1,2 м. Высшие водные растения отсутствуют. Берега пруда засеваются гречихой.

В 1972 г. в первую декаду июня (вскоре после заполнения) в фитопланктоне насчитывалось 1,18 млн. клеток/л (табл. 1). Половину этой численности давала *Anabaena* sp., остальное приходилось на долю диатомовых — *Stephanodiscus dubius*, *Cyclotella meneghiniana* Kütz. и хлорококковых, главным образом представителей родов *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Coelastrum*. Со второй декады июня до второй декады июля (температура воды в момент отбора проб 21—22°) численность фитопланктона была невысокая (0,12—0,26 млн. клеток/л), состав доминантов не изменился. С середины июля с появлением в планктоне синезеленых — *Anabaena spiroides* Klebs, *Anabaena* sp. — численность фитопланктона возросла и в конце месяца достигла максимума — 3,6 млн. клеток/л. В дальнейшем, с понижением температуры воды, фитопланк-

Таблица 1

Численность водорослей в выростных прудах Новосибирского нерестово-выростного хозяйства (млн. клеток/л)

Месяц	Декады	Первый пруд					Второй пруд				Пятый пруд			
		общая	диатомо-вых	синезеле-ных	хлорокок-ковых	вольвок-совых	общая	диатомо-вых	синезеле-ных	хлорокок-ковых	общая	диатомо-вых	синезеле-ных	хлорокок-ковых
1972 г.														
VI	1	1,2	0,4	0,6	0,2	Ед.	—	—	—	0,5	0,2	0,1	0,2	
	2	0,3	0,1	Ед.	0,2	Ед.	0,6	0,3	Р.	0,2	0,7	0,2	Ед.	0,5
	3	0,1	Ед.	Ед.	0,1	Ед.	0,1	Р.	Р.	Р.	0,3	Ед.	Ед.	0,2
VII	1	0,3	0,1	0,1	0,1	Ед.	0,1	Ед.	Ед.	0,1	0,6	Р.	0,1	0,4
	2	1,3	0,3	0,6	0,3	Ед.	1,3	0,2	Р.	1,0	4,3	0,1	0,3	3,9
	3	3,6	0,1	3,5	0,1	Ед.	4,9	0,4	4,0	0,4	9,1	0,1	0,5	8,5
VIII	1	0,3	Р.	Р.	0,2	Ед.	1,0	0,2	0,2	0,4	23,8	1,2	16,7	5,8
	2	1,4	0,1	0,1	0,6	0,6	1,2	0,6	Ед.	0,6	16,9	0,2	15,5	1,2
	3	0,3	0,1	Ед.	0,2	Р.	1,1	0,4	Р.	0,5	8,5	1,3	2,5	4,7
IX	1	0,4	Ед.	Р.	0,3	0,1	0,3	0,1	0,1	0,1	12,2	0,1	4,4	7,7
1973 г.														
VI	2	1,4	0,1	Ед.	0,5	0,8	0,2	Р.	Ед.	0,1	0,6	Ед.	Ед.	0,6
	3	1,0	Ед.	0,1	0,9	Р.	0,4	Р.	Ед.	0,3	0,3	Ед.	Ед.	0,3
VII	1	1,1	0,1	0,2	0,7	0,1	0,7	0,2	Р.	0,4	0,6	Р.	Ед.	0,5
	2	13,0	2,6	0,7	7,0	2,3	1,3	0,4	0,7	0,2	0,6	0,2	0,1	0,3
	3	11,0	0,2	5,7	4,0	0,6	1,0	0,2	0,4	0,3	19,6	1,4	13,2	4,7
VIII	1	7,9	0,4	5,3	2,0	Ед.	2,8	0,5	0,4	1,9	—	—	—	—
	2	3,8	0,1	2,7	1,0	Ед.	6,4	1,5	0,1	4,8	2,7	0,1	0,1	2,4
	3	77,1	0,4	71,7	4,9	Ед.	7,2	3,6	Р.	3,5	4,1	0,3	2,9	0,8
IX	1	145,4	1,0	136,6	7,6	Ед.	7,9	2,9	0,2	4,7	2,7	0,2	1,2	1,3

Примечание. Ед — единицу; Р — редко.

тон обеднел и стал в основном хлорококковым. Доминанты — *Coelastrum sphaericum* Naeg., *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb., *S. acuminatus* (Lagern.) Chod. Лишь в середине августа отмечалось заметное развитие вольвоксовых — *Eudorina elegans* Ehr., *Pandorina morum* (Mull.) Vogt — и общее количество водорослей доходило до 1,42 млн. клеток/л.

В целом фитопланктон в этом году был развит слабо. Численность только одной *Anabaena* sp. превышала 1 млн. клеток/л (табл. 2).

В 1973 г. фитопланктон был значительно богаче. В июне и начале июля общее количество водорослей колебалось в пределах 1—1,4 млн. клеток/л. Преобладали хлорококковые — *Scenedesmus quadricauda*, *S. bijugatus* (Turp.) Kütz., *Coelastrum speciosum* (Wolle) Bruñ., *Pediastrum duplex* Meyen, а в середине июня, кроме того, вольвоксовые — *Pandorina morum*; диатомовые и синезеленые встречались изредка. В середине июля интенсивно развивались хлорококковые — *Coelastrum speciosum*, *Pediastrum duplex* (7 млн. клеток/л), в меньшей степени диатомовые — *Stephanodiscus dubius*, *Melosira granulata*, *Cyclotella meneghiniana*, *C. kuetzingiana* — и вольвоксовые — *Pandorina morum*. В это время появились синезеленые — *Microcystis aeruginosa* Kütz., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Anabaena* sp., которые позже, с конца июля и до

спуска прудов, доминировали, а в конце августа — сентябре вызывали «цветение» воды. Во второй половине лета субдоминантами были хлорококковые (те же виды), диатомовые присутствовали в небольшом количестве, вольвоксовые выпали из планктона.

В связи с общим более высоким уровнем развития водорослей в 1973 г. более разнообразным оказался и состав доминирующих видов (8 видов имели численность свыше 1 млн. клеток/л, табл. 2).

Второй выростной пруд имеет площадь 50 га, глубину 1,5—2,5 м. В прибрежной полосе встречаются отдельные растения рогаза, камыша, тростника, частухи подорожниковой, сусака зонтичного.

В июне и в первой декаде июля 1972 г. численность фитопланктона была небольшая (0,12—0,50 млн. клеток/л), доминировали диатомовые *Stephanodiscus dubius*, *St. Hantzschii*, *Cyclotella meneghiniana* и хлорококковые — *Scenedesmus quadricauda*, *Coelastrum sphaericum*. Со второй половины июля количество водорослей повысилось, достигнув максимума в конце месяца (4,9 млн. клеток/л) благодаря развитию *Anabaena* sp. Диатомовые в это время были представлены в основном *Melosira granulata*, *Melosira* sp. В августе — начале сентября фитопланктон стал диатомово-хлорококковым с преобладанием *Stephanodiscus dubius* var. *dispersus* Hust., *Cyclotella meneghiniana*, *Scenedesmus quadricauda*, *Pediastrum duplex*.

В июне — июле 1973 г. фитопланктон развивался слабо. Максимальное развитие водорослей наблюдалось в августе — сентябре (до 7,9 млн. клеток/л). В течение всего лета в планктоне доминировал диатомово-хлорококковый комплекс. Синезеленые в небольших количествах попадались в пробах лишь в июле. Состав водорослей был таким же, как в предыдущем году.

Пятый выростной пруд имеет площадь 30 га, глубину 1—1,5 м. Берега кое-где зарастают рогазом, сусаком зонтичным, частухой подорожниковой; на акватории пруда есть небольшие участки с рдестом.

В первую половину лета (до середины июля) в годы исследований фитопланктон, как и в других прудах, был небогат (до 0,6 млн. клеток/л). На первом месте по численности стояли хлорококковые — *Coelastrum sphaericum*, *Coelastrum microporum* Naeg., *Scenedesmus acuminatus*, *S. arcuatus* Lemm. Со второй декады июля и до спуска пруда количество водорослей держалось на относительно высоком уровне (в 1972 г. — 4,3—23,8 млн. клеток/л, в 1973 г. — 2,7—19,6 млн. клеток/л). В июле 1972 г. доминировали хлорококковые (виды те же), в первые две декады августа также синезеленые — *Anabaena* sp., *Aphanizomenon flos-aquae*. В 1973 г. синезеленые обнаруживались в планктоне в значительном количестве только в последнюю декаду июля. Таким образом, в пятом пруду, в отличие от первых двух, фитопланктон был лучше развит в 1972 г.

Все три пруда и оз. Каменное имеют сходный видовой состав фитопланктона. В общей сложности в этих водоемах обнаружено более 250 видов, разновидностей и форм водорослей. Большинство из них встречается редко или единично.

Кроме видов, перечисленных выше, в пробах постоянно присутствовали эвгленовые — *Trachelomonas planctonica* Swir., *T. intermedia* Dang., *Phacus parvulus* Klebs., *Strombomonas schauinslandii* (Lemm.) Dett., *Euglena acus* Ehr., вольвоксовые — *Pteromonas aculeata* Lemm., *Pteromonas torta* Korschik., десмидиевые — *Staurastrum paradoxum* Meyen, *Closterium moniliferum* (Bory) Ehrenb., *Cosmarium punctulatum* var. *subpunctulatum* (Nordst) Börg., золотистые — *Dinobryon divergens* Imh., *D. sertularia* Ehr., *Mallomonas* sp., желтозеленые — *Centritractus belonophorus* Lemm., *Goniochloris mutica* (A. Br.) Fott, *G. smithii* (Bourr.) Fott. Из хлорококковых и диатомовых кроме видов, широко распростра-

Новосибирского нерестово-выростного хозяйства

Вид	1972 г.					
	VI			VII		
	1	2	3	1	2	3
Перый						
<i>Stephanodiscus</i> + <i>Cyclotella</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Anabaena spiroides</i> + <i>Anabaena</i> sp.	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Microcystis aeruginosa</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Coelastrum microporum</i> + <i>C. speciosum</i> + <i>C. sphaericum</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Scenedesmus quadricauda</i> + <i>S. acuminatus</i> + <i>S. bijugatus</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Pediastrum duplex</i> + <i>P. boryanum</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Pandorina morum</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
Второй						
<i>Stephanodiscus</i> + <i>Cyclotella</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Anabaena spiroides</i> + <i>Anabaena</i> sp.	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Coelastrum microporum</i> + <i>C. speciosum</i> + <i>C. sphaericum</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Scenedesmus quadricauda</i> + <i>S. acuminatus</i> + <i>S. bijugatus</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
Пятый						
<i>Stephanodiscus</i> + <i>Cyclotella</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Anabaena spiroides</i> + <i>Anabaena</i> sp.	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Coelastrum microporum</i> + <i>C. speciosum</i> + <i>C. sphaericum</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Scenedesmus quadricauda</i> + <i>S. acuminatus</i> + <i>S. bijugatus</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Pediastrum duplex</i> + <i>P. boryanum</i>	=====	=====	=====	=====	=====	=====

Примечание. ===== до 100 тыс. клеток/л; ===== до 1 млн. клеток/л; ===== выше 1 млн. клеток/л.

ненных, обнаружены некоторые сравнительно редко встречающиеся — *Tetraedron enorme* (Ralfs) Hansgirg., *T. gracile* (Reinsch) Hansgirg, *Sorastrum spinulosum* Naeg., *Treubaria triappendiculata* Bern., *Lagerheimia wratislaviensis* var. *trisetigera* G. M. Smith, *Dictyochloris globosa* Korschik, *Crucigenia lauterbornei* Schmidle) Korschik., *Pediastrum simplex* (Reinsch) Korschik., *Lambertia calcalifera* J. Kiss., *Amphora submontana* Hust., *A. veneta* Kütz., *Navicula rhynchocephala* var. *omica* Goriat., *N. viridula* var. *capitata* May., *N. pupula* var. *rectangularis* (Greg.) Grun., *N. radiosa* Kütz., *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz., *Cocconeis placentula* Ehr., *Nitzschia acuta* Hantzsch, *N. frustulum* var. *subsalina* Hust., *Neidium iridis* var. *ampliatum* (Ehr.) Cl., *Cymbella tumida* var. *borealis* Grun. Некоторые из отмеченных выше видов ранее были найдены в Оби и Новосибирском водохранилище [2—4], что говорит о значительном влиянии

пруд	1973 г.													
	VIII			IX	VI			VII			VIII			IX
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	
пруд														
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
пруд														
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
пруд														
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	
=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	

клеток/л.

Оби на фитопланктон прудов. В планктонных пробах постоянно встречались бентосные формы (от 10 до 190 тыс. клеток/л), свидетельствующие о хорошем перемешивании водных масс.

Относительно благоприятный период для развития водорослей и в прудах, и в оз. Каменное — вторая, более теплая, половина лета (с середины июля).

Численность водорослей в прудах, особенно в июле — сентябре, заметно выше, чем в озере. Возможно, это связано с тем, что пруды меньше, чем озеро, зарастали высшими водными растениями, которые могут сдерживать развитие фитопланктона (или такие растения совсем отсутствовали), и с тем, что в пруды регулярно вносили минеральные удобрения. Однако по сравнению с удобряемыми прудами Ояшинского рыбхоза, расположенными в той же почвенно-климатической зоне [5, 6], продуктивность прудов Новосибирского хозяйства не-

высокая. Это можно объяснить повышенным водообменом в связи с хорошей фильтрацией воды через ложе прудов. В результате удобрения быстро выносятся и эффективность их снижается. Такое же явление отмечалось в прудах, построенных в пойме р. Псекупс в Краснодарском крае [7—9].

В целях повышения эффективности минеральных удобрений и увеличения продуктивности фитопланктона (а следовательно, и рыбопродуктивности) в прудах подобного типа необходимо проведение специальных мероприятий по уменьшению фильтрации воды через грунт.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
16/IX 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Метеорологический ежемесячник, 1973, ч. 2, вып. 20, № 6, 7, 8, 9, Новосибирск.
2. Якубова А. И. 1961. Основные черты водорослевой растительности реки Оби в ее верхнем течении.— В кн.: Материалы по изучению природы Новосибирского водохранилища. Изд. СО АН СССР, с. 65—80.
3. Куксен М. С. 1965. Фитопланктон Новосибирского водохранилища и его формирование.— Автореф. канд. дис. Новосибирск, с. 24.
4. Левадная Г. Д. 1972. Заметки о некоторых видах диатомовых водорослей верхней Оби и Новосибирского водохранилища.— В сб.: Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока, ч. 2, с. 45—50.
5. Андросова Е. Я. 1970. Наблюдения за развитием фитопланктона Ояшинских рыбоводных прудов Новосибирской области.— В сб.: Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока, ч. 1 (3), Новосибирск, с. 87—94.
6. Андросова Е. Я. 1973. Влияние сроков и доз внесения удобрений на фитопланктон рыбоводных прудов Ояшинского рыбоинтотника.— В сб.: Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск, «Наука», с. 68—76.
7. Киселев И. А. 1957. Состав и динамика развития фитопланктона в прудах Рыбцово-Шемайного питомника.— Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, вып. VII, с. 31—38.
8. Киселев И. А. 1955. Новый вид *Lambertia korschik* из прудов Краснодарского края.— В кн.: Ботанические материалы отдела споровых растений, т. X. Изд-во АН СССР, с. 39—40.
9. Любезнов Ю. Е. 1973. Фитопланктон прудов Тедженского рыбхоза.— Изв. АН СССР, сер. биол. наук, № 5.

L. I. Kriwoscheewa

SPECIES COMPOSITION AND DYNAMIC OF DEVELOPMENT OF PHYTOPLANKTON IN GROWING PONDS OF NOWOSIBIRSK NEREST FARM

In 1972—1973 yy. algae investigation of growing ponds of Nowosibirsk nerest farm was made. More than 250 species, variety and forms of algae were detected. Mostly phytoplankton is consisted of three groups: bluegreen, green and diatoms.

М. В. ШТЕРНШИС, Н. И. СЕВЕРИНА, В. В. ГУЛИЯ

ПОВЫШЕНИЕ АКТИВНОСТИ ВИРУСА — ВОЗБУДИТЕЛЯ ГРАНУЛЕЗА ОЗИМОЙ СОВКИ

При изыскании способов повышения биологической активности вируса — возбудителя гранулеза озимой совки — проведено разделение гранул по массе. Получено пять фракций гранул, характеризующихся различной плавучей плотностью, содержанием ДНК и биологической активностью. Фракция гранул, имеющая средние показатели плавучей плотности, обладает наибольшей вирулентностью и при заражении гусениц обеспечивает максимальное получение вирусных включений. Однократный пассаж гранул этой фракции через организм восприимчивых насекомых не приводит к реверсии возбудителя по признаку содержания ДНК. Фракция гранул с наибольшей плавучей плотностью отличается низким уровнем содержания гистидина, глицина, аланина и имеет наименьшую биологическую активность.

Изучение энтомопатогенных вирусов и практическое применение их в защите растений от вредных насекомых имеют недавнюю историю. Однако многочисленные опыты, проведенные в СССР и зарубежных странах, показывают, что препараты, созданные на основе энтомопатогенных вирусов, по эффективности не уступают химическим соединениям и даже имеют важные преимущества, основное из которых — высокая селективность действия. В связи с промышленным производством вирусных препаратов для защиты растений возникает острая необходимость изыскания способов повышения биологической активности возбудителей полинедрозов и гранулезозов. Работа в этом направлении только начинается [1, 2].

Исследование генетических особенностей энтомопатогенных вирусов и применение экспериментального мутагенеза с целью получения более активных форм патогенов встречают серьезные методические трудности, которые могут быть преодолены лишь с решением проблемы культивирования клеток насекомых или получением линий насекомых, освобожденных от латентных вирусов. Во втором случае необходимо иметь четкие тесты, позволяющие постоянно контролировать чистоту линий.

Для получения относительно однородного инфекционного материала мы провели разделение гранул на фракции по массе, предполагая, что эти фракции могут различаться по биологической активности и сопряженным с этим признаком биохимическим показателям: по качественному и количественному составу аминокислот, нуклеиновых кислот и, возможно, характеру тканевого тропизма. Указанные признаки важно было установить для всех полученных фракций с целью последующего использования их в качестве критериев при изоляции наиболее активных фракций возбудителя гранулеза.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исходные гранулы озимой совки разделяли на фракции с помощью центрифугирования в непрерывном градиенте концентрации сахарозы.

На полученный градиент 10—40% сахарозы наслаивали 2—4 мл суспензии гранул озимой совки в дистиллированной воде. Одновременно четыре пробирки по 50 мл центрифугировали при 3000 об/мин 2 ч при 4°C. Использовали центрифугу К-23, ротор с откидными стаканами.

По окончании центрифугирования дробно откачивали жидкость распределившимися по высоте пробирки гранулами на пять равных по объему фракций. Каждую фракцию освобождали от сахарозы центрифугированием при 5000—6000 об/мин в течение 1 ч, промывали водой и высушивали в вакуум-эксикаторе.

В исходных гранулах озимой совки, во фракциях этих гранул, разделенных при центрифугировании в градиенте сахарозы, а также в гранулах, полученных из гусениц

Показатели веса тела гусениц и концентрации гранул на 1 г патологического материала

Характеристика	Фракции			Исходные гранулы
	1	3	5	
Вес гусениц . . .	0,038 ± 0,004	0,054 ± 0,001	0,031 ± 0,004	0,029 ± 0,003
Концентрация гранул . . .	0,55 ± 0,12 (·10 ¹²)	5,03 ± 2,14 (·10 ¹²)	5,62 ± 0,49 (·10 ¹¹)	0,91 ± 0,2 (·10 ¹²)

при пассаже фракционированных гранул, определяли содержание белка по методу Лоури [3]. Из пяти фракций использовали первую, третью и пятую соответственно уменьшив их веса. Эти фракции пассировали на гусеницах третьего возраста.

Для определения содержания белка сухие гранулы суспендировали (1 мг/мл в 1%-ном растворе Na₂CO₃) и перемешивали при комнатной температуре 3—4 ч. Затем суспензию центрифугировали при 10 000 об/мин 10 мин. Из надосадочной жидкости отбрасывали по 0,4 мл для определения содержания белка, которое проводили по методу Лоури [3].

Сухие гранулы (по 40—60 мг) суспендировали в 3 мл 0,5 М HClO₄ и нагревали при 96° в течение 45 мин. Суспензии охлаждали и центрифугировали при 13 000 об/мин 20 мин. Из надосадочной жидкости брали пробы по 1 мл для определения содержания ДНК по методу Бартона [4].

Для установления аминокислотного состава белковой оболочки исходных гранул озимой совки и трех фракций белок гранул растворяли в щелочной смеси 0,05 М Na₂CO₃—0,05 М NaCl (из расчета 1 мл щелочного раствора на 5 мг сухих гранул). Сухие гранулы суспендировали в этой смеси и выдерживали при комнатной температуре с перемешиванием 3—4 ч. Затем центрифугировали при 5 000 об/мин 15 мин для удаления грубых примесей. Надосадочную жидкость повторно центрифугировали при 18 000 об/мин в течение 1 ч для освобождения от вирусных частиц. Полученный центрифугат представлял собой раствор белка. В этот раствор добавляли трихлоруксусную кислоту до выпадения осадка белка. Выпавший в осадок белок ставили на диализ против дистиллированной воды при 4° в течение недели. Диализированный белок центрифугировали при 1000 об/мин 20 мин и сушили в вакуум-экспикаторе. Навеску сухого белка 10—20 мг заливали 20—30 мл 6-нормальной соляной кислоты и гидролизовали при 110° в запаянных стеклянных ампулах в течение 24 ч.

В гидролизате определяли качественное и количественное содержание аминокислот с помощью автоматического анализатора производства экспериментальных мастерских Академии наук СССР.

Кроме того, определяли восприимчивость озимой совки к различным фракциям возбудителя гранулеза. В процессе работы использовали 3 фракции вируса и для каждой фракции и исходных гранул методом скользящих средних определяли LD₅₀. Для определения LD₅₀ брали 5 последовательных десятикратных разведений вируса с первоначальными концентрациями гранул в суспензии: для первой фракции — 1,04 · 10⁸ в 1 мл; для третьей фракции — 1 · 10⁶ в 1 мл; для пятой фракции — 0,7 · 10⁷ в 1 мл.

Во всех опытах использовали личинки озимой совки третьего возраста. В каждом варианте было 20 особей. Опыты повторяли три раза. Насекомых содержали индивидуально. Мерой эффективности отдельных фракций гранул служили интенсивность гибели личинок и количество вирусных включений на одну погибшую гусеницу.

В связи с трудностью подсчета гранул прямым микроскопированием использовали два приема. Первый — иммунофлуоресцентный. Второй способ определения количественного выхода патологического материала заключался в подсчете гранул в суспензии по методу Борсани [5] с последующим пересчетом на одну гусеницу (сухой вес) и на 1 г сухого инфекционного материала из каждого варианта опыта. Подсчет включений проводили в неочищенном от тканевого детрита материале.

Красителем при подсчете гранул в суспензии вируса служил 1%-ный водный раствор корифосфина. Соотношение раствора красителя и исследуемой суспензии 1:5. Оптимальный срок окрашивания 15—20 мин. Препараты просматривали в люминесцентном микроскопе при освещении через объектив.

Результаты исследований были обработаны статистически с применением дисперсного анализа (уровень значимости 0,01 и 0,05) и методов оценки достоверности разницы между взвешенными средними арифметическими выборочных совокупностей.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В результате разделения гетерогенной популяции возбудителя гранулеза озимой совки в непрерывном градиенте плотности сахарозы было отобрано пять фракций гранул. Исследованы три из них: первая, третья и пятая.

LD₅₀ этих фракций и нативных гранул исходной взвеси следующие: для первой 1,04 · 10⁴ гранул/мл; для третьей 1 · 10³ гранул/мл; для пятой 1,15 · 10⁴ гранул/мл, для нативных гранул 1,06 · 10⁴ гранул/мл.

Высушенные трупы гусениц, погибших от полинедроза, служили показателем количества полученного патологического материала, а также были необходимы для установления количества гранул на одну гусеницу и на 1 г сухого веса инфекционного материала. В результате улавливалась тенденция к увеличению веса погибших гусениц по мере уменьшения дозы вводимого вируса, что можно объяснить увеличением

инкубационного периода инфекционного процесса. Наибольшего веса достигают насекомые, зараженные меньшей дозой вируса. При этом лучшие результаты получены при заражении озимой совки третьей фракцией вируса гранулеза (табл. 1).

При пересчете гранул на одну гусеницу (по сухому весу) оказалось, что наибольшее количество их получено при инфицировании озимой совки третьей фракцией вируса гранулеза в дозе 1 · 10³ гранул/мл. Количество гранул до очистки 4,61 · 10¹⁰ в 1 мл, а после двукратной очистки центрифугированием 3,36 · 10¹⁰ в 1 мл. На 1 г сухого веса соответственно 0,86 · 10¹³ и 0,62 · 10¹² г/мл.

При инфицировании личинок озимой совки летальной дозой первой фракции (1,04 · 10⁴ г/мл) количество гранул на одну гусеницу составило 1,3 · 10¹⁰, а при пересчете на 1 г сухого веса — 0,32 · 10¹². Заражение озимой совки летальной дозой пятой фракции вируса гранулеза не дало существенных отличий по выходу патологического материала от первой фракции.

Дисперсионный анализ цифровых материалов, полученных в результате экспериментального заражения насекомых, показал их достоверность.

В результате определения биологической активности гранул озимой совки, фракционированных в непрерывном градиенте плотности сахарозы, и подсчета количества инфекционного материала, полученного в результате заражения гусениц отдельными фракциями, установлено, что третья фракция имеет существенные отличия по этим показателям.

В ходе работы проведена биохимическая оценка всех пяти фракций исходной популяции вируса гранулеза с целью установления возможной связи между признаками вирулентности, патогенности и биохимическими показателями. Результаты определения содержания белка и ДНК в исходных гранулах озимой совки (I), фракциях первой (II), третьей (III), пятой (IV) и пассированных фракциях первой (V), третьей (VI), пятой (VII) представлены ниже (в % на сухую навеску гранул).

Образцы	I	II	III	IV	V	VI	VII
Белок	93	93	93	93	93	93	93
ДНК	0,50	0,45	0,57	0,65	0,50	0,52	0,53

Таким образом, все исследованные образцы оказались одинаковыми по содержанию белка. Содержание ДНК близки к исходному, лишь во фракциях первой, третьей, пятой наблюдается незначительное увеличение содержания ДНК от первой фракции к пятой. Известно, что образцы с большим содержанием ДНК обладают большей плавучей плотностью. Это соответствует распределению фракций по их весу.

Более всего отличается по составу аминокислот от исходных гранул пятая фракция. Так, для всех исследуемых образцов содержание гистидина одинаково и равно 3,15, в белке пятой фракции обнаружены лишь его следы. Наблюдается также заметно меньшее количество глицина и

Таблица 2
Содержание аминокислот в г на 100 г белка

Аминокислоты	Исходные гранулы	Фракции		
		1	2	3
Лизин	5,35	5,38	5,32	4,16
Гистидин	3,12	3,20	3,15	следы
Аргинин	8,50	9,50	7,10	8,50
Аспарагин	13,86	13,20	13,80	13,60
Треонин	5,20	4,97	5,10	5,20
Серин	4,94	4,85	4,24	4,24
Глутамин	12,70	12,14	12,40	12,40
Пролин	6,24	6,17	5,96	6,04
Глицин	3,30	3,22	3,24	2,30
Аланин	3,10	3,13	3,48	2,70
Валин	4,00	4,00	4,00	4,14
Метионин	2,58	2,44	2,25	2,32
Изолейцин	5,08	5,00	5,60	5,20
Лейцин	10,40	10,04	10,10	10,32
Тирозин	7,30	7,20	7,00	7,32
Фенилаланин	10,84	10,88	10,90	10,58

аланина в белковой оболочке пятой фракции по сравнению с остальными фракциями и с исходными гранулами. В дальнейшем предполагается провести более детальное химическое исследование образцов: изучение последовательности аминокислот в белках полиэдров; изучение аминокислотного состава белка вирусных частиц, освобожденных от пеплоса; изучение нуклеотидного состава вирусов каждой фракции.

Результаты аминокислотного состава белковой оболочки исходных гранул озимой совки (I), фракций первой (II), третьей (III), пятой (IV) представлены в табл. 2.

По результатам проведенных экспериментов можно сделать следующие выводы:

1) исходные вирусные включения возбудителя гранулеза озимой совки гетерогенны;

2) центрифугирование исходных гранул в непрерывном

градиенте плотности сахарозы позволяет получить ряд фракций, различающихся плавучей плотностью, содержанием ДНК и биологической активностью;

3) третья фракция гранул, имеющая средние показатели плавучей плотности, обладает наибольшей вирулентностью и при заражении гусениц обеспечивает максимальное получение вирусных включений;

4) однократный пассаж гранул третьей фракции через организм восприимчивых насекомых не приводит к реверсии возбудителя по признаку содержания ДНК;

5) качественный и количественный состав аминокислот в первой и третьей фракциях не имеет существенных различий;

6) пятая фракция гранул, обладающая наибольшей плавучей плотностью и сниженным содержанием гистидина, глицина и аланина, имеет наименьший уровень биологической активности.

Институт химизации сельского хозяйства
СО ВАСХНИЛ,
г. Новосибирск

Поступила в редакцию
24/II 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Дикасова Е. Т. 1969. Гранулез озимой совки и применение его для борьбы с этим вредителем. Ташкент, с. 145—146.
2. Орловская Е. В. 1970. Вирусы насекомых и их применение в защите растений. ВНИИТЭИСХ, М., с. 41—42.
3. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. S. 1951. Protein measurement with Folin phenol reagent. — J. Biol. Chem., 193, n. 1, 265—275.
4. Burton K. 1956. A study of the conditions and mechanism of diphenylamine reaction for the colorimetric estimation of DNA. — Biochem. J., 62, 315—321.
5. Borzani W. 1960. A simple technic for direct counting of microorganisms. — Stain technol., 35, 1—10.

M. V. Shternshis, N. I. Severina, V. V. Gull

THE INCREASING OF ACTIVITY OF GRANULOSIS VIRUS OF AGROTIC SEGETUM SCHIFF

Granules of *Agrotis segetum* Schiff, granulosis virus have been separated by mass at the researching of ways to increase of virus biological activity. Five fractions of these granules with various floating density, DNA content and biological activity have been obtained. The granule fraction with the mean floating density had the greatest virulence and ensured maximum production of virus inclusions at caterpillar infection.

A single passage of the third fraction through the organism of susceptible insects didn't involve the agent reversion according DNA content. The fifth fraction of the granules with the greatest floating density was notable for low content of histidine, glycine and alanine and possessed the lowest biological activity.

УДК 591.39

М. И. ТЕРСКОВА

ОБ УРАВНЕНИИ, ОПИСЫВАЮЩЕМ РОСТ ЭМБРИОНОВ ПТИЦ

Рассматривается применимость уравнения $x = x_0(t+1)^a$ для описания изменения ряда параметров, характеризующих развитие эмбрионов птиц. Весь период зародышевого развития птиц делится на четыре этапа. Рост на любом из них может быть описан уравнением

$$x = x_0 (t^{(1)} + 1)^{a_1 - a_2} (t^{(2)} + 1)^{a_2 - a_3} \dots (t^{(k-1)} + 1)^{a_{k-1} - a_k} (t + 1)^{a_k}$$

Построен обобщенный логарифмический график роста эмбрионов птиц.

Для аналитического описания показателей роста позвоночных животных был предложен ряд эмпирических уравнений. В работах [1, 2] дается детальный разбор основных уравнений.

Специфичность эмбрионального периода заключается в резких морфологических и физиологических изменениях при интенсивном росте и относительно небольшой его протяженности. Кроме того, периоды дифференциации, как отмечал Шмальгаузен [3], при которых рост замедляется, сменяются периодами усиленного роста. Все это создает трудности в применении ростовых уравнений. Так, использование уравнения Робертсона для математического описания только одного основного показателя развития куриного эмбриона — веса — встретило серьезные возражения [4]. Оказалось, что уравнение описывает изменение веса как функцию от времени только для небольших произвольно выбранных частей ростового цикла. Введение же поправок с целью распространения уравнения на весь период сводит к минимуму биологический смысл, в некоторых случаях приводит к результатам, не соответствующим действительности.

Применение экспоненциального уравнения для описания изменения параметров на протяжении эмбрионального развития не оправдало себя, так как взаимодействие интенсивно закладывающихся органов уже на 3—4-й день уводит экспериментальную кривую от теоретической.

Используя свои экспериментальные данные о росте куриных эмбрионов и зародышей мышей, Мюррей, Мак-Доуэлл и Шмальгаузен почти одновременно предложили способ аналитического описания ростовых изменений в эмбриогенезе с помощью формулы параболического роста (см. [5]). Однако парабола, хорошо описывающая изменения относительной скорости роста сухого веса на отдельных участках эмбриональ-

ного периода, дает результаты, сильно отклоняющиеся от экспериментальных точек при экстраполяции на весь период. На этот факт указывали и сами авторы и другие ученые, исследовавшие эмбриональный период развития у птиц. Так, Лернер, рассматривая кривую роста куриных зародышей, обратил внимание на то, что прямая линия зависимости логарифмов веса куриных эмбрионов от логарифма времени инкубации с 5-го до 19-го дня, построенная Мюрреем, имеет заметное отклонение после 12-го дня [6]. Обработав свои и литературные данные, он получил резкое ускорение роста в 13-дневном возрасте, а наибольшее отклонение от расчетной прямой — в 14-дневном; затем до 19-го дня это отклонение постепенно уменьшалось. Лернер предполагал, что отклонение экспериментальных данных от расчетных может быть обусловлено сменой источников потребляемой энергии (углеводы, белки, жиры) у развивающегося эмбриона.

Шмальгаузен также отмечал, что кривая роста зародыша курицы имеет периоды депрессии [7]. По его мнению, депрессии роста обуславливают на 4-й день накопление молочной кислоты и аммиака, на 9-й — мочевины, на 12-й мочевой кислоты, на 15-й — уменьшающаяся экскреторная функция средней почки.

Ламсон и Эдмон [8] отмечают два периода максимального роста куриного эмбриона — на 11—12-й и 16—17-й дни, Романов [9] указывает на три периода с замедлениями роста между ними на 9-й и 16-й дни инкубации, Гофман [10] — на пять периодов перемежающегося роста.

Таким образом, перемежающиеся периоды усиленного роста и периоды депрессии роста не всегда совпадают в экспериментах разных исследователей, тем не менее сам факт наличия резких изменений в относительной скорости роста эмбрионов птиц в различные периоды развития отмечают все авторы. Различия по времени могут быть результатом неодинаковых условий инкубации, неоднородности химического состава яиц и породных различий.

Литературные данные показывают, что уравнение, характеризующее рост в эмбриональном периоде, должно учитывать переломные моменты в графиках скорости роста. Кроме того, желательно, чтобы уравнение было пригодным для аналитического описания большого комплекса параметров, которые характеризуют изменения в различных органах и функциональных системах организма. Представляло интерес проверить применимость уравнения для количественного исследования динамики биохимических компонентов, по которым судят о массо- и энергообмене в течение всего эмбрионального развития.

За исходное уравнение, характеризующее развитие отдельных параметров организма птицы в зародышевом периоде, мы приняли уравнение Шмальгаузена

$$x = bt^a \quad (1)$$

С целью уточнения физического смысла коэффициентов, уравнение рассматривали в несколько измененном виде

$$x = x_0(t+1)^a \quad (2)$$

При $t=0$, $x=x_0$, т. е. x_0 — исходная величина показателя роста. Если под величиной x понимается вес эмбриона, то x_0 будет равно весу, который имел зародыш в начале рассматриваемого периода. Коэффициент a может быть выражен как

$$a = \frac{\lg x - \lg x_0}{\lg(t+1)}$$

т. е. как скорость роста в логарифмических координатах.

Обработка большого числа кривых роста эмбрионов птиц показала, что на логарифмическом графике кривая роста всегда имеет вид ломаной линии. Это создает возможность получения общего уравнения, описывающего кривую роста на всем протяжении эмбрионального развития.

Рассмотрим логарифмический график изменения какого-либо параметра (рис. 1).

Для первого периода

$$\lg x = \lg x_0 + a_1 \lg(t+1)$$

Логарифмы максимального значения величины x в первом периоде

$$\lg x^{(1)} = \lg x_0 + a_1 \lg(t^{(1)}+1)$$

Для второго периода

$$\lg x = \lg x_0 + a_1 \lg(t^{(1)}+1) + a_2 \left[\lg \frac{t+1}{t^{(1)}+1} \right],$$

$$x = x_0 (t^{(1)}+1)^{a_1-a_2} (t+1)^{a_2} \quad (3)$$

Для третьего периода

$$x = x_0 (t^{(1)}+1)^{a_1-a_2} (t^{(2)}+1)^{a_2-a_3} (t+1)^{a_3} \quad (4)$$

Если в процессе развития имеется k периодов, уравнение запишется в виде

$$x = x_0 (t^{(1)}+1)^{a_1-a_2} (t^{(2)}+1)^{a_2-a_3} \dots (t^{(k-1)}+1)^{a_{k-1}-a_k} (t+1)^{a_k} \quad (5)$$

Общее число коэффициентов, описывающих процесс роста при k периодах, будет равно $2k$.

Громоздкость записи уравнения (5) мнимая, поскольку выражение, стоящее перед $(t+1)^{a_k}$, является величиной постоянной, выражающей значение параметра в начальный момент k -го периода. Учитывая это, уравнение (5) можно записать в виде

$$x = x_0^{(k)} (t+1)^{a_k} \quad (6)$$

где $x_0^{(k)} = x_0 (t^{(1)}+1)^{a_1-a_2} (t^{(2)}+1)^{a_2-a_3} \dots (t^{(k-1)}+1)^{a_{k-1}-a_k}$,

т. е. $x_0^{(k)}$ — постоянная величина, отражающая рост эмбриона на всех предшествующих этапах. Таким образом, запись уравнения (6) в полном виде будет характеристикой роста зародыша на всех этапах развития.

Уравнение (5) позволяет рассмотреть этапы и постэмбрионального развития.

Важно было установить, насколько точно обобщенное уравнение (5) описывает рост основных параметров, характеризующих развитие куриного зародыша на протяжении периода инкубации. Поскольку пе-

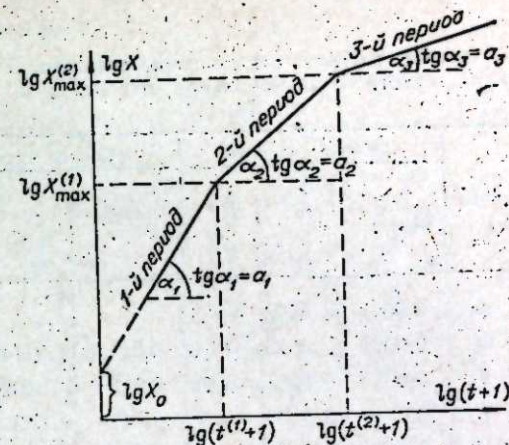


Рис. 1. Пример логарифмического графика роста параметра, характеризующего эмбриональное развитие птиц.

Таблица 1
Сравнение расчетных и экспериментальных данных роста сухого веса эмбрионов перепелки и курицы [4, 11]

t+1, сутки	Эмбрион перепелки			Эмбрион курицы		
	эксперимент., г	расчетные, г	отклонение, %	эксперимент., г	расчетные, г	отклонение, %
5	0,0011	0,0010	-9,1			
6	0,0022	0,0025	+13,6	0,01175	0,0114	-3,2
7	0,0057	0,0055	-3,51	0,0236	0,0232	-1,6
8	0,0110	0,0108	-2,7	0,0430	0,0431	+0,3
9	0,0170	0,0171	+0,6	0,0736	0,0744	+1,1
10	0,0240	0,0258	+7,5	0,1181	0,1213	+2,7
11	0,0390	0,0375	-3,8	0,1863	0,1887	+1,3
12	0,0540	0,0527	-2,4	0,2888	0,2827	-2,1
13	0,072	0,072	0	0,4495	0,4428	-1,5
14	0,096	0,096	0	0,6905	0,7011	+1,5
15	0,126	0,126	0	1,099	1,076	-2,1
16	0,161	0,162	+0,6	1,674	1,605	-4,1
17	0,227	0,225	-0,9	2,360	2,336	-1,0
18	0,312	0,306	-1,9	3,090	3,086	-0,1
19	0,435	0,407	-6,4	3,887	3,854	-0,8
20	0,550	0,535	-2,7	4,719	4,750	+0,7
21	0,695	0,693	-0,3			
22	0,865	0,888	+2,6			
23	1,002	1,000	-0,2			
24	1,162	1,145	-1,5			
25	1,290	1,303	+1,0			

риод эмбрионального развития разбивается на ряд этапов, то существенно было показать, что уравнение $x = x_0(t+1)^a$ строго применимо для описания изменения параметра на каждом отдельном этапе.

Материалы для анализа были взяты из работ Романова [11] и Нидхэма [4], а также Шмальгаузена [3, 7]. Обработаны данные по сухому и сырому весу шести видов птиц, а также по весу различных органов куриного эмбриона и его основным биохимическим компонентам. Точность представления роста сухого веса на протяжении эмбрионального периода с помощью уравнения (5) видна из табл. 1, в которой в качестве примера приведены теоретические и экспериментальные данные о росте сухого веса эмбрионов курицы и перепелки. Отклонения расчетных значений от экспериментальных очень малы. Исключение составляет несколько точек в самом раннем периоде развития, где точность экспериментальных кривых невелика.

Коэффициенты корреляции, рассчитанные для отдельных линейных участков зависимости логарифма сухого веса от логарифма времени для эмбрионов шести видов птиц, оказались достаточно высокими (в среднем 0,99), что свидетельствует о применимости уравнения $x = x_0(t+1)^a$ на отдельных участках.

Доказательством существования переломов на логарифмической кривой роста могло служить определение достоверности различия коэффициентов регрессии, характеризующих углы наклона прямых двух соседних участков. Вероятность, с которой различаются коэффициенты регрессии для всех шести видов птиц, близка к единице (0,95—0,99).

На рис. 2 в логарифмических координатах приведены ростовые кривые исследованных птиц в последовательности: перепелка, фазан, гусь, утка, индейка, курица. Для удобства сравнения шкала логарифма сухого веса каждого последующего вида сдвинута на единицу по отношению к шкале предыдущего. Кривая изменения веса разбивается на несколько участков. Наклон кривой на отдельных этапах изменения сухого веса различен. Так, во втором периоде он больше, чем в первом, эмбриональный рост этапа. Такая закономерность проявляется у всех видов птиц, различающихся по весу и продолжительности инкубацион-

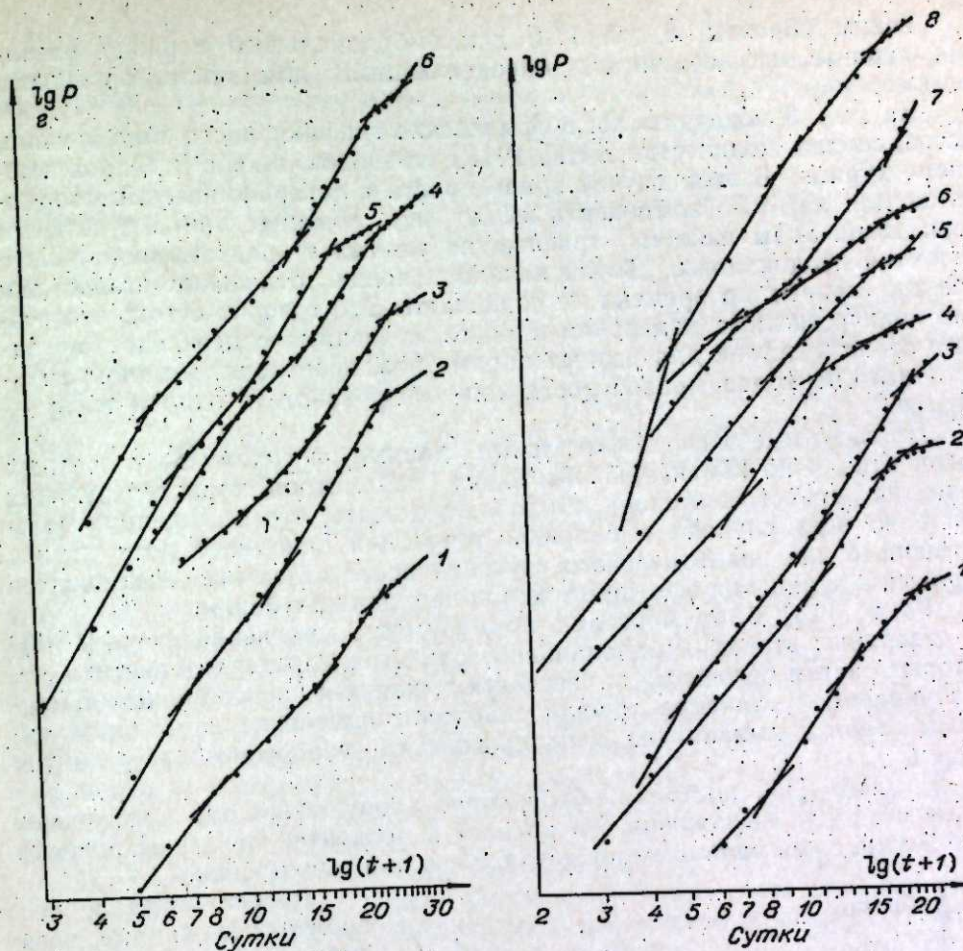


Рис. 2. Логарифмические графики роста сухого веса эмбрионов птиц:

1 — перепелки, 2 — фазана, 3 — утки, 4 — индейки, 5 — цыпленка, 6 — гуся.

Рис. 3. Логарифмические графики роста отдельных показателей эмбриона курицы:

1 — общего количества углеводов, 2 — общего количества белка, 3 — общего количества липидов, 4 — общего количества РНК, 5 — общего количества ДНК, 6 — веса мозга, 7 — веса сердца, 8 — веса печени.

ного периода. Изменение угла наклона кривой от периода к периоду указывает на колебания логарифмической скорости роста в течение эмбрионального цикла.

Эмбриональные периоды пяти из шести рассмотренных видов птиц характеризуются 4 этапами или 3 переломами кривой нарастания сухого веса. Для эмбриона курицы точки депрессии роста сухого веса приходятся на 6, 10 и 17-й дни инкубации.

Морфологически, основываясь на принятой в литературе характеристике развития зародыша курицы по суткам [12], дни переломов в логарифмической скорости роста можно охарактеризовать следующим образом: 6-й день — завершается период закладки органов, к дыханию посредством сосудистого поля желточного мешка присоединяется аллотонное дыхание; 10-й день — значительно увеличиваются железы внутренней секреции, прогрессивно развивается левый яичник, аллотонс достигает максимального развития, происходит его замыкание; 17-й день — завершается перемещение основной массы белка в полость амниона, начинается новый период питания, связанный с втягиванием желточного мешка в брюшную полость.

Таким образом, 6, 10, 17-й дни эмбрионального периода развития курицы можно считать определяющими для роста организма птицы.

На рис. 3 показаны логарифмические графики роста веса печени, мозга, сердца, количества ДНК, РНК, углеводов, жиров и белков эмбриона курицы. В этом случае кривые роста в логарифмических координатах для каждого компонента имеют вид ломаных линий с четкими периодами. Углы наклона графика на разных этапах эмбрионального развития неодинаковы. Точки начала и конца отдельных этапов для разных кривых по времени не совпадают. Это говорит о том, что резкие количественные изменения в росте, связанные с переходом из одного этапа в другой для разных параметров, происходят неодновременно. Число периодов кривой роста каждого показателя одно и то же — четыре.

Приведенные экспериментальные данные по сухому весу разных видов птиц и по изменению некоторых параметров, характеризующих развитие куриного эмбриона, позволяют сказать, что обобщенное уравнение во всех случаях с большой точностью описывает рост птиц и применимо для аналитического изучения роста отдельных компонентов зародыша курицы на всем протяжении периода инкубации.

Ранее [13] была показана применимость уравнения $x = x_0(t+1)^a$ на отдельных этапах эмбрионального развития для характеристики некоторых систем организма, в частности дыхания и кровообращения. Рассматриваемое уравнение хорошо описывает изменение параметров системы крови и дыхания на всем протяжении зародышевого развития курицы.

Романов [11] построил обобщенную кривую веса для различных видов птиц при выражении оси абсцисс в процентах от длины периода инкубации, а оси ординат в процентах веса при вылуплении.

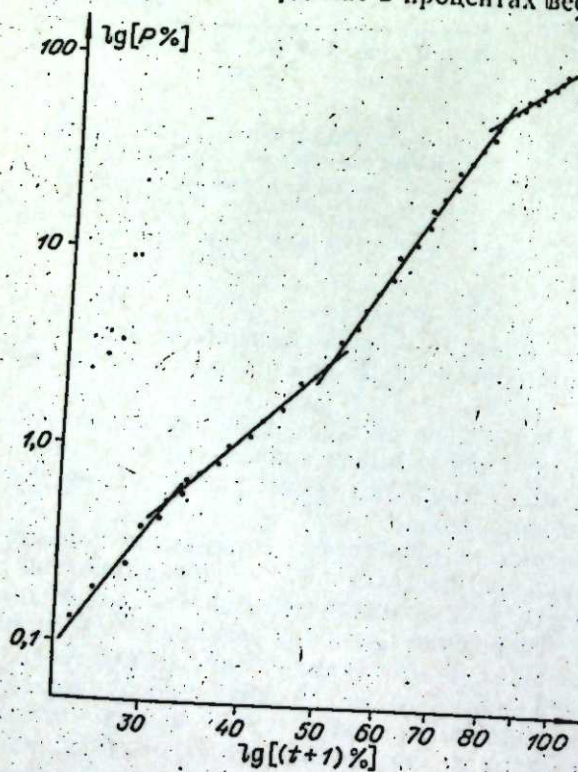


Рис. 4. Обобщенная логарифмическая кривая изменения сухого веса эмбрионов перепелки, гуся, индейки, фазана, курицы и утки.

Расчет показал, что процентные кривые веса эмбрионов птиц в логарифмических координатах также весьма сходны друг с другом. На обобщенной логарифмической кривой изменения веса шести видов птиц точки депрессии скорости роста хорошо совпадают (рис. 4). Эта кривая состоит из четырех линейных участков и имеет три перелома (на логарифме 32, 50, 82% времени инкубации). Линейность графика позволяет характеризовать изменение веса уравнением $P = P_0(t+1)^a$ на каждом отдельном участке и применять уравнение (5) для всего периода инкубации.

Время начала этапов в процентах от длительности инкубации, т. е. переломные моменты на кривых сухого веса эмбрионов различных птиц и

Таблица 2

Константы, характеризующие изменение сухого веса различных видов птиц в эмбриогенезе, и время начала отдельных этапов в процентах по отношению к продолжительности инкубации

Виды птиц	$x_0, \text{г}$				a				Время начала этапов, %		
	1×10^{-7}	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3
Фазан	1,696	0,0099	0,110	2,924	5,642	4,832	5,353	2,686	28,0	48,0	92,0
Перепелка	2,957	0,011	0,161	0,865	5,05	3,917	5,318	3,117	32,0	60,0	88,0
Индейка	4,85	0,075	0,375	5,350	5,187	3,90	6,341	3,241	34,5	51,7	79,5
Курица	5,601	0,026	0,192	3,289	4,844	4,221	5,882	3,380	31,8	50,0	82,0
Утка	6,754	0,078	0,454	6,095	5,068	4,267	5,618	2,746	34,5	51,7	82,8
Гусь	7,144	0,0105	0,370	9,420	5,373	4,193	6,651	4,365	20,7	48,3	79,5
Обобщенная кривая	1,14%	0,542%	2,96%	56,53%	5,071	4,202	5,804	3,480	32,0	50,0	82,0

обобщенной кривой, показано в табл. 2. Как видно, данные имеют некоторый разброс, который можно отнести за счет генетической неоднородности исследуемого материала внутри вида и нестандартности условий инкубации. В этой же таблице дается оводка констант, характеризующих графики изменения сухого веса эмбрионов птиц. Видно, что для второго периода константа a , характеризующая затухание логарифмической скорости роста, меньше, чем для первого периода; в третьем периоде она снова и значительно возрастает, а в четвертом уменьшается у всех видов птиц.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что переломы в логарифмическом графике кривой роста не случайны и не присущи только одному виду птиц, а представляют закономерное явление и имеют место на определенном этапе развития эмбрионов.

Вес к началу инкубации у разных видов птиц в общем увеличивается с увеличением веса при вылуплении и веса взрослых особей. Значение постоянных x_0 было получено путем экстраполяции логарифмического графика нарастания сухого веса на начало эмбрионального периода. Величины x_0 хорошо совпали с известными экспериментальными данными по весу зародышей птиц в начальный момент инкубации.

Таким образом, обработка экспериментальных данных показала, что некоторые параметры развития — сырой и сухой вес, основные биохимические показатели, вес отдельных органов, характеризующие рост эмбриона цыпленка, а также изменение сырого и сухого веса других видов птиц на всем протяжении пренатального развития могут быть выражены уравнением.

$$x = x_0 (t^{(1)} + 1)^{a_1 - a_2} (t^{(2)} + 1)^{a_2 - a_3} \dots (t^{(k-1)} + 1)^{a_{k-1} - a_k} (t + 1)^{a_k}$$

т. е. во всех случаях логарифмический график имеет переломы и для характеристики параметра во всем периоде эмбриогенеза необходимо брать не одно значение коэффициента a , а несколько, соответственно числу линейных участков на графике.

Тот факт, что такие параметры, как сырой и сухой вес, вес органов, а также основные биохимические показатели, характеризующие эмбрион цыпленка в динамике развития, подчиняются одной закономерности роста, позволяет, по-видимому, рассматривать обобщенное уравнение не только как уравнение роста веса тела или органа, но и как уравнение роста, описывающее широкий круг параметров развивающегося организма. Поскольку уравнение (5) применимо не только для

Ю. С. АЛИКИН

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ВЫДЕЛЕНИЯ УГЛЕКИСЛОТЫ У БАЙКАЛЬСКИХ РЫБ ПРИ ПЛАВАНИИ

Специально разработанным методом проведен анализ выделения углекислоты у двух видов байкальских рыб — байкальского хариуса и байкальского омуля в покое и при плавании при естественных температурах среды. Показано, что выделение CO_2 (Y) у обоих видов в покое экспоненциально зависит от температуры среды (t): $Y = 51,6 \cdot e^{0,085 t}$; $Y = 39,8 \cdot e^{0,085 t}$.

Выделение углекислоты (Y) при движении хариуса зависит от скорости плавания (X) и описывается зависимостью $Y = a \cdot e^{b X}$. Коэффициенты a и b , соответствующие основному обмену (при $X=0$) и степени прироста выделяющейся углекислоты, в зависимости от температуры среды изменяются разнонаправленно. Температура среды влияет на выделение углекислоты у хариуса при малых и максимальных скоростях плавания, при средних (крейсерских) наблюдается зона независимости обмена от температуры.

Видовые различия выделения углекислоты у байкальских хариуса и омуля проявляются при плавании на высоких скоростях. У омуля выделение CO_2 увеличивается в 3 раза, у хариуса — в 4 раза по сравнению с покоем.

Интенсивность обмена у рыб может быть определена по количеству потребленного кислорода, выделившейся углекислоты или образовавшегося тепла. Уровень газообмена указывает на расход энергии и вместе с тем служит интегральным показателем процессов обмена веществ в организме в покое и во время работы.

Исследования последних лет широко освещают различные стороны метаболизма углекислоты на теплокровных животных. При изучении обмена веществ у рыб. В связи с трудностью определения углекислоты в водной среде, как правило, ограничиваются определением потребления кислорода, что далеко недостаточно для понимания различных сторон энергетики и регуляторных реакций организма.

Количественная картина выделения углекислоты у рыб в зависимости от условий и активности животного остается невыясненной, на что обращает внимание ряд авторов [1—4]. Немногочисленные исследования процесса выделения углекислоты в связи с определением дыхательного коэффициента (ДК) у рыб выполнены в основном на покоящихся животных [5—8]. Выделение CO_2 у рыб при движении исследовалось Катти [4]. Было показано, что выделение углекислоты у рыб может зависеть от степени насыщения воды кислородом и эта зависимость более выражена у видов, не приспособленных к активному движению.

Этими данными, по существу, ограничиваются представления о закономерностях выделения CO_2 в процессе активности. Представляется важным вопрос о соотношении влияния экзо- и эндогенных факторов: температуры среды и активности животного на выделение углекислоты у водных пойкилотермных. В представленной работе проведен количественный анализ выделения углекислоты у двух видов байкальских рыб, различающихся своей экологией, в зависимости от скорости плавания при естественных температурах среды.

Проведенное исследование — часть комплексной программы Лаборатории биоэнергетики Института физиологии СО АН СССР — определения эффективности движения водных организмов; для решения которой с 1969 по 1974 г. проводились полевые экспериментальные исследования на оз. Байкал, в районе истока Ангары.

эмбриона цыпленка, но и для зародышей других птиц, можно говорить о расширении границ его применимости. Это позволяет устанавливать связи не только в пределах одного вида, но и между различными видами птиц при изменяющихся экологических условиях. Знание законов изменения параметров делает возможным нахождение функциональных связей между отдельными системами в растущем организме, позволяет дать оценку времени и уровня влияния регулярных воздействий.

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

Поступила в редакцию
11/VI 1972

ЛИТЕРАТУРА

1. Винберг Г. Г. 1966. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. — Усп. совр. биол., 61, 2, 274—293.
2. Зотин А. И. 1966. Изменение скорости продукции энтропии во время эмбрионального развития и роста. — Биофизика, 11, 3, 554—557.
3. Шмальгаузен И. И. 1935. Определение основных понятий и методика исследований роста. — В кн.: Рост животных. М.—Л., Госиздат. биол. и мед. литер., с. 8—60.
4. Needham G. 1963. Chemical embryology. Nafner publishing company. N. Y.—London.
5. Шмальгаузен И. И. 1962. Рост. — БМЭ, 28, 1144—1150.
6. Legner I. 1939. The shape of the embryo growth curve. — Science, 89, 2297, 16.
7. Шмальгаузен И. И. 1926. Досліди над ембріональним ростом. — Сб. работ Биол. ин-та, 1. Харьков, 15.
8. Lamson I. H. Edmond I. H. D. 1914. Carbon dioxide in incubation. Storrs (Connecticut). — Agr. Exp. Sta. Bull., 76, 1.
9. Romanoff A. L. 1929. Cycles in the prenatal growth of the domestic fowl. — Science, 70, 1820, 484.
10. Гофман Д. Н. 1952. О различиях в темпах роста и дифференцировки в эмбриональном развитии гача и курицы. — Вестник МГУ, 3, 55.
11. Romanoff A. L. 1967. Biochemistry of the Avian Embryo. N. Y., Wiley.
12. Рагозина М. Н. 1961. Развитие зародыша домашней курицы в его соотношении с желтком и оболочками яйца. М., Изд-во АН СССР.
13. Терскова М. И. 1970. Исследование параметров, характеризующих динамику развития куриного эмбриона. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 108—118.

М. I. Terskova

EQUATION, DESCRIBING BIRD EMBRYONIC GROWTH

The applicability of the equation $x = x_0(t+1)^n$ for the growth characteristic of the weight of body, organs and some biochemical components on individual stages of the embryonic development of birds is shown. The whole period of the embryonic development can be divided into four stages. The growth on each stage may be characterized by the equation: $x = x_0^{(k)}(t+1)^{a_k}$ where $x_0^{(k)} = x_0(t^{(1)}+1)^{a_1-a_2}(t^{(2)}+1)^{a_2-a_3} \dots (t^{(k-1)}+1)^{a_{k-1}-a_k}$ is a constant being equal to the value of the parameter at the beginning of the k -rd stage. It also reflects the embryonic growth on all previous stages.

Logarithm graphs of percentage of dry weight against percentage of incubation time for six species of birds coincide. It makes it possible to plot the general logarithmic graph of the bird embryonic growth.

This equation may be applicable for characteristic of bird embryonic development under different ecological conditions and for characteristic of the estimation of the level and the time of switching of regulatory influences on the embryonic growth.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты выполнены на двух видах пресноводных рыб: байкальском омуле (*Coregonus autumnalis migratorius* George) и черном байкальском хариусе (*Thymallus arcticus baicalensis* Dub). Эти виды различаются плавательными способностями. Хариус преодолевает потоки со значительными скоростями, что характеризует его как спринтера. Омуль, напротив, — вид, мигрирующий на значительные расстояния, но с меньшими скоростями, чем хариус. Оба вида — stenotherмные и оксифильные, обитание которых в специфических условиях оз. Байкал делает их удобным объектом физиологических исследований.

Выделение углекислоты у рыб изучали в установке для комплексного определения показателей энергетического обмена и гидродинамики плавания рыб. Установка была сконструирована в Лаборатории биоэнергетики Института физиологии СО АН СССР и относится к респирометрам замкнутого типа [9].

Выделение свободной углекислоты определяли методом потенциометрического титрования, разработанным автором [10]. Немаловажным обстоятельством, способствующим решению поставленных вопросов, послужил выбор места исследований. Известно, что наибольшая точность и возможность измерять небольшие количества добавляемой в воду углекислоты, достигаются при использовании декарбонизированной или слабонинерализованной воды [4, 11]. Вода оз. Байкал отвечает этому требованию [12].

В экспериментах использовали нетравмированную рыбу, отловленную неводом или спинингом и содержащуюся после этого в садках или аквариумах в условиях проточной воды. Эксперименты проводили на 2—3-й день после вылова при тех же температурах среды, при которых рыбы жили в природе.

Помещенную в затемненную камеру респирометра рыбу выдерживали 12—14 ч в условиях проточной воды, затем камеру герметизировали и в течении 1 или 2 определяли исходные показатели выделения CO₂ в покое. После этого, как правило, определяли активный обмен у этих рыб. Для этого использовали метод «ступенчатых» нагрузок [3].

Суть этого метода заключается в том, что в условиях биогидродинамического стенда рыбу заставляют плыть определенное время с постоянной скоростью. Затем скорость увеличивают на строго определенную величину, не меняя выбранного отрезка времени. Увеличение дозированных скоростей (ступеней) продолжают до полного утомления рыбы, которое проявляется в том, что рыба начинает сноситься потоком на заградительную решетку и перестает плыть. Повышение скорости потока относительно предыдущей осуществляли при каждой ступени на 10 см/с. Для промывки камеры и восстановления исходного содержания кислорода и углекислоты проводили 20-минутный проток после каждого скоростного режима.

Полученный материал обрабатывали статистически с привлечением критерия достоверности Стюдента и других методов анализа [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выделение углекислоты у рыб в покое, как и потребление кислорода, находится под влиянием различных изменяющихся факторов среды, среди которых температура — важнейший.

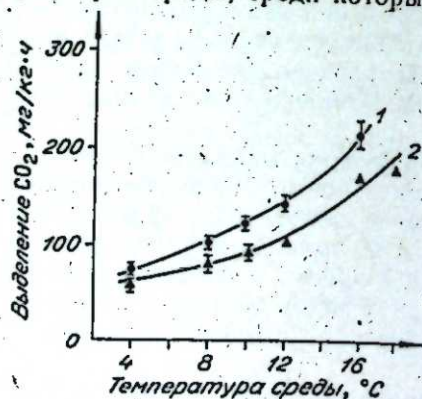


Рис. 1. Выделение CO₂ у байкальского хариуса (1) и байкальского омуля (2) в покое в зависимости от температуры среды.

В каждой точке для хариуса *n*=21—25; для омуля — *n*=8—13.

С повышением температуры выделение углекислоты увеличивается (рис. 1). У байкальского хариуса выделение CO₂ достоверно выше, чем у байкальского омуля; при 4°C — 72,8 ± 5,8 и 59,8 ± 4,4 мг/кг·ч (*P* ≤ 0,95), при 10°C — 121,6 ± 9,2 и 93,6 ± 6,0 (*P* ≤ 0,99) и при 16°C — 212,1 ± 22,8 и 169,6 (*P* ≤ 0,90) мг/кг·ч.

В результате анализа установлено, что кривые выделения CO₂ (*Y*) у рыб в покое имеют экспоненциальный вид

$$Y = 39,8 \cdot e^{0,085t} \text{ (у омуля),}$$

$$Y = 51,6 \cdot e^{0,085t} \text{ (у хариуса),}$$

где *t* — температура среды, °C; *Y* — выделение CO₂, мг/кг·ч.

Существуют две точки зрения относительно влияния температуры на скорость обмена у пойкилотермных. Согласно одной из них естественно повышающиеся скорости обмена или других физиологических функций при увеличении температуры среды становятся постоянными в области, близкой к оптимальным температурам обитания животных. Считается, что эти «уплощенные» интервалы соответствуют зонам температурной адаптации [8, 14—16]. Однако И. В. Ивлева [17] пришла к заключению, что проявляющаяся у некоторых пойкилотермных животных температурная независимость функционирования обусловлена первичной реакцией организма в ответ на изменение температуры среды. Действительно, при продолжительных наблюдениях можно обнаружить, что скорость обмена у пойкилотермных в зависимости от температуры среды подчиняется хорошо известной закономерности Вант-Гоффа — Аррениуса. С этих позиций И. В. Ивлева [17] полагает, что уровни метаболизма будут достаточно надежно измерены у животных в случае законченной акклиматизации. При выполнении этих условий влияние температуры на скорость обмена удовлетворительно передается экспоненциальной зависимостью. Наши данные согласуются с изложенной выше точкой зрения И. В. Ивлевой (см. рис. 1).

Выделение углекислоты у рыб при плавании изучалось в основном на хариусе.

Обобщенные данные о выделении CO₂ у хариуса в интервале температур 4—16°C представлены в таблице. Математический анализ суммарных данных показывает, что выделение углекислоты (*Y*, мг/кг·ч) экспоненциально возрастает с увеличением скорости плавания (*X*, см/с) согласно зависимости $Y = a \cdot e^{bx}$:

$$Y = 69,2 \cdot e^{0,0242x},$$

где *a* и *b* — эмпирические коэффициенты, соответствующие основному обмену (при *X*=0) и степени прироста выделения CO₂ за счет активности (рабочий метаболизм). Это согласуется с общепринятой концепцией о том, что такая форма зависимости отражает общую закономерность расхода энергии при увеличении скорости или темпа движения организма [18]. В частности, применение более совершенной техники для исследования энергозатрат при плавании (тоннельные респирометры, гидродинамические трубы) позволило установить, что отношение «потребляемая энергия — работа» у рыб, как правило, выражается экспоненциальными уравнениями [19—24].

Установленная закономерность отмечена также при изучении выделения CO₂ у хариуса при температурах среды 4, 8, 10, 12 и 16°C (рис. 2). Как уже говорилось выше, особи хариуса были акклиматизированы к каждой из температур (кроме 16°). Температура 16° создавалась искусственно для животных, акклиматизированных к 12—14°.

Полученным уравнением (рис. 2) соответствуют коэффициенты *a* и *b*:

при 4° $a = 29,5$, $b = 0,0323$;

Выделение углекислоты у хариуса в зависимости от скорости плавания (суммарные данные в диапазоне температур 4—16°)

Выделение CO ₂ , мг/кг·ч	Скорость плавания, см/с						1045 ± 151,4 4
	37	47	57	67	77	87	
M ± m n	180,0 ± 10,5 34	213,6 ± 17,1 14	265,4 ± 10,5 35	328,6 ± 16,1 21	415,0 ± 22,1 29	513,7 ± 31,6 12	649,1 ± 43,3 11
							107

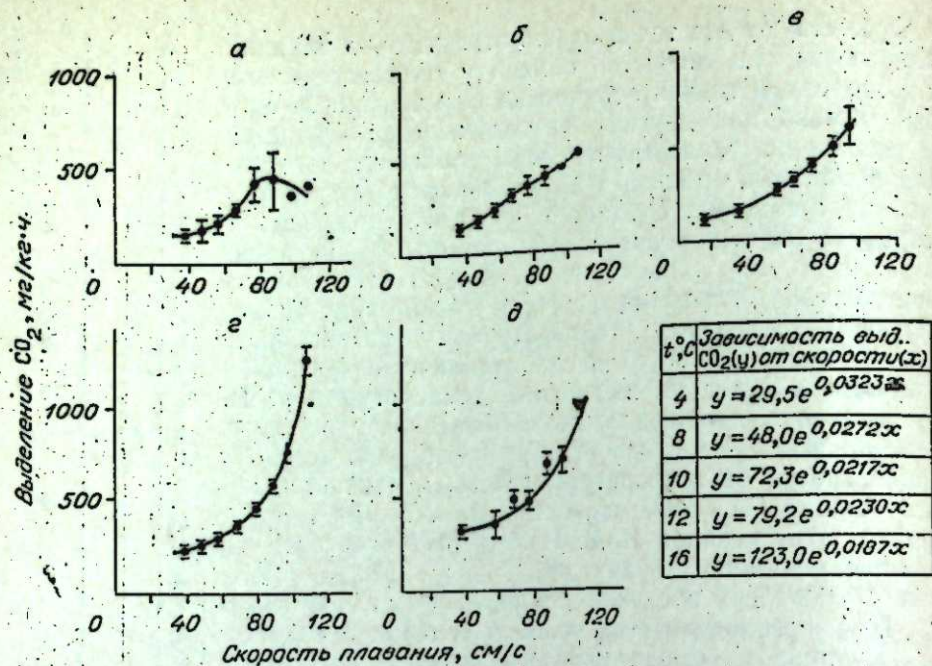


Рис. 2. Вид и характер зависимости выделения CO₂ у байкальского хариуса от скорости плавания при температурах среды: а) -4° (n=6); б) -8° (n=11); в) -10° (n=11); г) -12° (n=12); д) -16° (n=6).

при 8° $a=48,0$, $b=0,0272$;
 при 10° $a=72,3$, $b=0,0217$;
 при 12° $a=79,2$, $b=0,0230$;
 при 16° $a=123,0$, $b=0,0187$.

Они показывают, что с увеличением температуры среды происходят разнонаправленные изменения выделения CO₂, соответствующего основному обмену, и прироста углекислоты за счет скорости плавания.

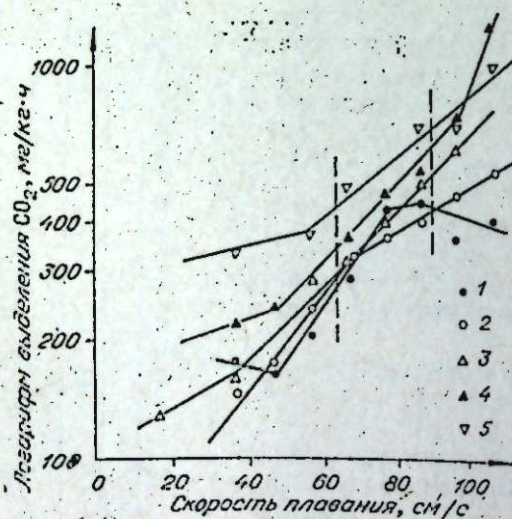


Рис. 3. Формирование зоны независимости выделения CO₂ (штриховая область) от температуры среды при плавании байкальского хариуса.

1 - 4°; 2 - 8°; 3 - 10°; 4 - 12°; 5 - 16°.

Величина обмена в покое (а) возрастает с увеличением температуры, а значения коэффициентов b с увеличением температуры уменьшаются.

Сравнительная картина процесса представлена на рис. 3. Разнонаправленность двух характеристик (a и b) создает так называемую независимость активного обмена от температуры среды. Эта независимость характеризуется тем, что кривые выделения CO₂ при различных температурах среды сближаются в зоне скоростей плавания 60—80 см/с (рис. 3). Напротив, при малых (до 40 см/с) и больших (100—110 см/с) скоростях движения выделения CO₂ у хариуса в значительной степени зависят от температуры среды.

По скорости потребления кислорода установлено, что наклон экспоненциальных кривых, связывающих метаболизм со скоростью плавания и выраженных в логарифмических координатах, уменьшается с увеличением температуры. Например, у шерки (*Oncorhynchus nerka*) он составлял при 5° 0,34 и уменьшался до 0,17 при 24° [21].

А. Я. Столбов [20, 25], исследовавший активный обмен у байкальского хариуса, отмечает, что при плавании рыб со скоростями, приближающимися к максимальным у данного вида (от 80 до 100 см/с), энергетические затраты (кал/кг·ч) не зависят от температуры среды и практически одинаковы при 4 и 12°. Эти данные согласуются с наблюдениями других авторов [21, 26].

Тот факт, что при больших энергетических запросах, сопровождающих максимальные нагрузки, влияние температуры может нивелироваться у пойкилотермных животных, представляет значительный интерес в плане эволюции терморегуляции. П-видимому, здесь наблюдаются зачатки тех механизмов гомойтермии, на основании которых у пойкилотермных в процессе эволюции сформировался температурный гомеостаз.

По нашим данным [27, 28], на тех же скоростях плавания, где наблюдается независимость активного обмена от температур, у хариуса установлено существование крейсерского режима движения (60—80 см/с), которому соответствуют оптимальные значения физиологических показателей (максимум к. п. д., устойчивый уровень обмена при длительном плавании, отсутствие кислородного долга, включение энергетически выгодного механизма «пассивного» дыхания и т. д.)

Таким образом, биологический смысл отмеченной независимости активного обмена от температур среды, по-видимому, состоит в создании оптимальных условий для протекания биохимических реакций и физиологических процессов при движении пойкилотермных животных. Глубокие механизмы, лежащие в основе этого явления, не известны и требуют дальнейшего изучения.

Видовые различия выделения углекислоты у рыб при плавании отражают различия при выполнении одной и той же нагрузки (рис. 4). Выделения углекислоты при малых скоростях плавания примерно равны: у омуля $147,2 \pm 8,2$ мг/кг·ч при 37 см/с и $206,2 \pm 8,5$ мг/кг·ч при 57 см/с; у хариуса — соответственно $156,0 \pm 13,9$ и $282,3 \pm 16,3$ мг/кг·ч. Дальнейшее увеличение скорости плавания до 77 см/с приводит к незначительному повышению выделения CO₂ у омуля: $296,6 \pm 35,0$ мг/кг·ч и к значительному у хариуса: до $397,5 \pm 26,9$ мг/кг·ч. Это свидетельствует о том, что при высоких скоростях плавания хариус и омуль выделяют различные количества углекислоты: прирост ее у омуля увеличивается в 3 раза, а у хариуса — в 4 раза по сравнению с уровнем в покое.

По-видимому, более высокий, чем у омуля, уровень выделения CO₂ у хариуса на больших скоростях плавания связан с наличием более мощного энергетического обмена. Вместе с тем лимитирующим фактором активного обмена у омуля может выступать меньшая способность к активации аэробных процессов в мышцах. Как отмечает Л. А. Бельченко [29], у хариуса в процессе 15-минутного интенсивного плавания наступает «вратывание», которое на уровне систем энергетического обмена означает постоянную смену анаэробных условий в работающих мышцах на аэробные. Это осуществляется благодаря постепенному

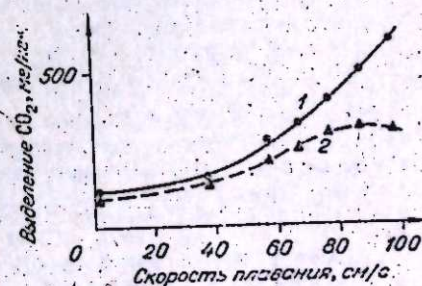


Рис. 4. Видовые различия выделения CO₂ у байкальского хариуса (1, n=11) и байкальского омуля (2, n=5) в зависимости от скорости плавания (температура среды 10°).

переходу систем дыхания и кровообращения на новый уровень, отвечающий возросшим потребностям организма. У омуля такого «вращения» не наступает и после 15-минутной интенсивной нагрузки. По-видимому, эти механизмы лежат в основе видовых различий выделения углекислоты у хариуса и омуля во время их плавания высокими скоростями.

Таким образом, выделяющаяся углекислота у рыб — достаточно точный индикатор обменных процессов организма. Он отражает сложные коррелятивные взаимозависимости температуры среды и активности организма.

Институт физиологии СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
15/IV 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, Изд-во Белорусск. гос. ун-та.
2. Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М., Изд-во МГУ.
3. Brett J. R. 1962. Some consideration in the study of respiratory metabolism in fish, particularly salmon.— J. Fish. Res. Bd. Canada, 19, 6, 1025—1038.
4. Kuttly M. N. 1968. Respiratory quotients in goldfish and rainbow trout.— J. Fish. Res. Bd. Canada, 25, 8, 1689—1728.
5. Галкина Л. А., Позднякова Л. Е. 1966. Материалы по дыханию молодежи и горбуши в разных условиях среды.— Тр. ММБИ, вып. 12, 16, 76—83.
6. Привольнев Т. И. 1964. О дыхательном коэффициенте у рыб.— Изв. ГосНИОРХ, 58, 123—127.
7. Morris R. W. 1967. High respiration quotients of the species of bony fishes.— Physiol. Zool., 40, 4, 409—423.
8. Строганов Н. С. 1956. Физиологическая приспособляемость рыб к температурам среды. М., Изд-во АН СССР.
9. Матюхин В. А., Хаскин В. В., Столбов А. Я. 1970. Установка для комплексного изучения энергетики и физиологии плавания рыб.— Вопр. ихтиол., 10, 5, 925—928.
10. Аликин Ю. С. 1973. Потенциометрическое определение углекислоты внешнего дыхания рыб.— Вопр. ихтиол., 13, 2, 377—381.
11. Bosworth N. M., O'Brien H., Amberson W. R. 1936. Determination of the RQ in marine animals.— J. Cell. Comp. Physiol., 9, 77—87.
12. Вотинцев К. К. 1961. Гидрохимия озера Байкал. М., Изд-во АН СССР.
13. Матюхин В. А. 1973. Биоэнергетика и физиология плавания рыб. Новосибирск, «Наука».
14. Плохинский Н. А. 1961. Биометрия. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР.
15. Бартон А., Эдхолм О. 1957. Человек в условиях холода. М., ИЛ.
16. Пегель В. А., Реморов В. А. 1967. О роли внешней среды в особенностях проявления терморегуляторных реакций у рыб.— В кн.: «Обмен веществ и биохимия рыб. М., «Наука», с. 198—205.
17. Ивлева И. В. 1972. Влияние температуры на скорость метаболизма пойкилотермных животных.— Усп. совр. биол., 73, 134—155.
18. Физиология мышечной деятельности, труда и спорта. Л., «Наука», с. 189.
19. Алексеева К. Д. 1967. Влияние мышечной работы на энергетический обмен у рыб.— В кн.: «Обмен веществ и биохимия рыб. М., «Наука», с. 193—198.
20. Столбов А. Я. 1973. Влияние дозированных мышечных нагрузок на газообмен пресноводных рыб. Автореф. канд. дис. Томск.
21. Brett J. R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon.— J. Fish. Res. Bd. Canada, 21, 5, 1183—1225.
22. Brett J. R. 1970. Fish—the energy cost of living. Mar. Agricult. Corvallis, 37—52.
23. Webb P. W. 1971. The swimming energetics of trout. II. Oxygen consumption and swimming efficiency.— J. Exp. Biol., 55, 2, 521—540.
24. Tytler R. 1969. Relationship between oxygen consumption and swimming speed in the haddock, *Melanogrammus aeglefinus*. Nature, 221, 5177, 274—275.
25. Столбов А. Я. 1972. Влияние дозированных нагрузок на интенсивность газообмена у некоторых видов байкальских рыб.— Матер. симп. «Энергетические аспекты роста и обмена водных животных». Севастополь, 1972. Киев, «Наукова думка», с. 209—211.
26. Blaxter J. H. S. 1969. Swimming speed of fish.— FAO Fish. Repts., 2, 69—100.
27. Матюхин В. А., Аликин Ю. С., Столбов А. Я., Турецкий В. И. 1973. Экспериментальное исследование коэффициента полезного действия рыб.— Бионика, вып. 7, 31—37.
28. Аликин Ю. С. и др. 1975. Об эффективности плавания байкальского хариуса.— Бионика, вып. 10 (в печати).
29. Бельченко Л. А. 1972. Интенсивность гликолиза в мышцах рыб в покое и при различных режимах плавания. Автореф. канд. дис. Новосибирск.

U. S. Alikin

ABOUT SOME REGULARITIES FOR CARBON DIOXIDE OUTPUT OF THE BAICAL FISHES IN SWIMMING

The analyses of the values for CO₂ output of the 2 Baical fish species at rest and in swimming were carried out by a specifically developed method with natural environment temperatures.

It is indicated that CO₂ output (Y) of the Baical thymallus and omul (coregonus) depends exponentially on environment temperatures (t): $Y = 51,6 \cdot e^{0,085t}$ and $Y = 39,8 \cdot e^{0,085t}$. CO₂ output (Y) of the thymallus in swimming depends upon the swimming velocity (X) and is presented by the relationship of $Y = a \cdot e^{b \cdot X}$. The values of a and b coefficients corresponding to the routine metabolism (with X=0) and the increment degree of respiratory CO₂ at the cost of the swimming velocity vary in opposite directions dependent on environment temperatures. The environment temperatures affect carbon dioxide output of the thymallus at low and higher swimming speeds; one can observe the independency zone of the active metabolism from the temperature at cruising speeds.

The differences between the two species for CO₂ output of the Baical thymallus and omul are observed to be displayed at higher swimming speeds. 3 fold increase of CO₂ output in the omul and 4 fold increase — in the thymallus are observed in comparison with rest.

УДК 591.5+639.215

М. В. ВОЛГИН, В. М. АНЧУТИН, П. А. ЧЕРЕПАНОВ

ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ НЕРЕСТОВОЙ ПОПУЛЯЦИИ КАРАСЕЙ ЛЕСОСТЕПНЫХ ОЗЕР ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Изучался возрастной, размерный состав, весовая, половая структура нерестовой популяции карасей. Выяснилось, что решающее значение в динамике структуры нерестовой популяции и численности рыб лесостепных озер Западной Сибири имеют систематические колебания уровня воды в озерах.

В связи с интенсификацией рыбного хозяйства стали особенно актуальными исследования динамики популяций рыб и путей управления этой динамикой.

Колебания численности естественных популяций представляют автоматически регулируемый процесс, обусловленный воздействием факторов среды [1—3 и др.], основным из которых признается пищевой фактор [4—6 и др.]. В числе решающих факторов указываются влияние интенсивного промысла и пресса хищников [7, 8 и др.]. Кривошеиков [9] отметил уменьшение численности карасей в период значительного осолонения Барабинских озер.

Мелководные и хорошо прогреваемые в летнее время лесостепные озера Западной Сибири имеют богатые запасы кормовых организмов. В некоторых из них количество биоты достигает 3700 кг/га [10]. Стадо рыб достаточно быстро обеспечено кормами. Поэтому и урожайность поколений должна была оставаться почти неизменной из года в год. Однако этого не наблюдается. Структура и численность популяций рыб значительно колеблется. Воздействие пресса хищников неравномерно в различные годы. Так, до 1966 г. воздействие этого фактора носило интенсивный характер, с 1967 г., когда щука в результате замора выпала из состава ихтиофауны, напряжение этого фактора значительно ослабло.

Характерная черта гидрологии лесостепных озер Западной Сибири — резкое колебание уровней. В динамике обводненности озер имеют место кратковременные, одиннадцатилетние циклы, совпадающие с солнечной активностью, а также длительные, типа цикла Брикнера, изме-

нения гидрометеорологического режима [11]. Комплекс периодических и циклических колебаний уровней, заморы сказываются на площади и продуктивности лесостепных озер.

В задачу нашей работы входило выяснение конкретных причин динамики нерестовой популяции карасей, влияния на этот процесс колебаний уровня озер, заморы и обусловленных ими последствий. Исследования проводили с 1966 по 1972 г. на озерах Кусган, Кротовая Ляга и Титово системы р. Карасук (Новосибирская обл.). Для сбора материала использовали ставные сети (ячей от 20 до 45 мм), реже — озерные невода. Во время спуска оз. Титово (1970 г.) пробы брали из рыбоуловителей. При обработке материала использовали методику полного биологического анализа. Полученные данные обрабатывали вариационно-статистическим способом.

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ И ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА НЕРЕСТОВОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Золотистый карась в лесостепных озерах Западной Сибири имеет относительно короткий жизненный цикл — особи старше шестилетнего возраста встречаются редко. Анализ данных о продолжительности жизни золотистого карася в водоемах с более благоприятными, чем в Западной Сибири, климатическими условиями (табл. 1), а также материалов, указывающих на незначительное снижение функциональной деятельности и высокий темп роста у особей предельного шестигодового возраста, свидетельствуют о том, что продолжительность жизни карасей в лесостепных озерах ограничивается экстремальными условиями Западной Сибири.

Этот вывод подтверждают результаты вылова карасей в 1970 г. в оз. Титово, преобразованном в нагульный водоем, в котором в зимний период искусственно обеспечивался оптимальный кислородный режим путем аэрирования и поддерживался высокий уровень воды. В составе уловов были золотистые и серебристые караси в возрасте 7—10 лет. Они представляли незначительную часть всего улова.

Самки золотистого карася в озерах лесостепной зоны Западной Сибири созревают в трехгодовом возрасте, их размеры 110—140 мм, вес 50—88 г. Основу нерестовой популяции составляют чаще всего четыре возрастные группы трех-шестигодовых рыб. Самцы золотис-

того карася становятся половозрелыми на год раньше самок, в двух-годовалом возрасте они имеют длину тела 94—120 мм и вес 30—55 г. В нерестовой популяции преобладают двух-пятилетние особи. Вследствие более раннего созревания самцы имеют более короткий жизненный цикл и быстрее, чем самки, выпадают из состава популяции.

В динамике колебания уровня воды озер системы р. Карасук с 1966 по 1972 г. наблюдалось 4 этапа, каждому из которых соответствовало различное состояние структуры и численности нерестовой популяции карасей: первый, исходный этап (1966 г.) отличался относительно высоким уровнем воды в озерах (средняя глубина 190 см); второй (1967—1968 гг.) — понижением уровня воды (в 1967 г. — 150 см, в 1968 г. — 100 см); третий (1969 г.) — стабильно низким уровнем (средняя глубина 130 см); четвертый (1970—1972 гг.) — подъемом уровня воды до 160 см.

Нерестовая популяция золотистого карася в благоприятном с точки зрения гидрологического режима 1966 г. состояла из шести возрастных групп (рис. 1, а). Наиболее многочисленная в стаде (45% от всего количества) — вторая возрастная группа четырехгодовых особей (повторно нерестующих). Удельный вес первой возрастной группы составлял 25%, третьей (пятилетки) — 21%. Незначительно были представлены шестигодовые (4%) и особенно семи-восьмигодовые (соответственно 1,6 и 0,4%) особи. Самки численно преобладали над самцами во всех возрастных группах, особи шести лет и старше были представлены только самками (рис. 1, б). В ихтиологии широко распространено мнение, что такого рода структура нерестового стада свидетельствует о благоприятных условиях среды обитания.

Зимой 1966—1967 гг. в озерах лесостепной зоны Западной Сибири наблюдалось понижение уровня воды и замор рыбы. Вследствие дефицита кислорода и понижения температуры воды полностью вымерли щуки и старые особи карасей. Весной 1967 г. в составе нерестовой популяции не было карасей старших возрастных групп (семи-восьмигодовых рыб).

В 1967 г. возрастной диапазон нерестовой популяции карасей сократился до четырех возрастных групп, основу стада составили трех-пятигодовые особи, численно преобладали трехгодовые (53%). Самки в этом возрасте нерестуют впервые, но в 1967 г. на нерестилищах отмечено и незначительное число двухгодовых самок. Таким образом,

Таблица 1
Продолжительность жизни золотистого карася в водоемах СССР

Водоем, географический район	Возраст полового созревания, годы		Предельный возраст, годы	Участие в размножении в предельном возрасте		Источник
	самок	самцов		самок	самцов	
Озера бассейна р. Камы	4—5	3—4	16	+		[12]
Оз. Су-Жарган (Казахстан)	3—4	2—3	9	+		[13]
Оз. М. Джалангаш (Казахстан)	3—4	2—3	9	+		[13]
Бассейн р. Неман (Белоруссия)	3—4		9	?		[14]
Оз. Б. Индра (Урал)	6		8	?		[15]
Оз. Щелкун (Урал)	5		7	?		[15]
Оз системы р. Карасук (Зап. Сибирь)	3	2	6—7	+	—	Наши данные.

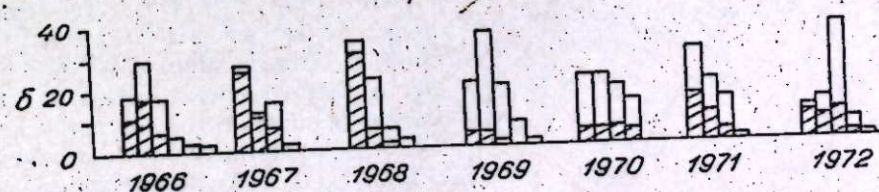
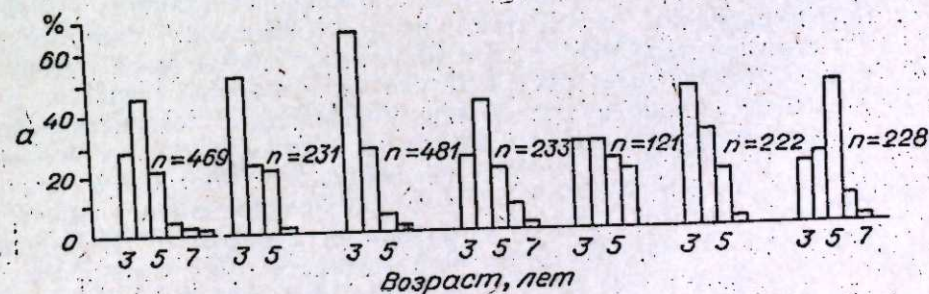


Рис. 1. Динамика возрастной структуры нерестовой популяции золотистого карася в 1966—1972 гг.

а) возрастная структура нерестовой популяции карасей; б) относительное количество самок (не заштриховано) и самцов (заштриховано). n — количество исследованных особей.

произошло омоложение структуры нерестовой популяции карасей благодаря интенсивному пополнению молодыми особями, с одной стороны, и не менее интенсивной элиминации старших возрастных групп — с другой. В результате этого снизился и средний возраст нерестовой популяции с 4,1 до 3,8 лет.

Омоложение нерестовой популяции золотистого карася в 1967 г. отрицательно сказалось на ее продуктивности, резко снизив воспроизводительную способность. Наиболее плодовитые самки четырех- и пяти- годовалого возрастов сохранились в небольшом количестве. Размеры яиц у самок старших возрастных групп значительно больше, чем у впервые нерестующих рыб, они имеют больше желтка, а это обеспечивает лучшую выживаемость потомства.

Одновременно с увеличением молодой части стада в 1967 г. увеличилось число самцов. Соотношение самцов и самок трех-четырёхгодовалого возраста достигло одинакового уровня. Большой удельный вес (45%) имели двухгодовалые самцы в сравнении с самками группы пополнения (55%). В 1966 г. двухгодовалых самцов было всего 7% от числа группы пополнения. Исключение составили самцы в возрасте 5 лет, их удельный вес (7%) по-прежнему был ниже, чем у одновозрастных самок. В данном случае мы имеем дело с самцами предельного возраста, которые в ближайшем будущем выпадут из состава популяции.

Изменение соотношения полов в сторону увеличения самцов у разных видов рыб в связи с изменениями экологических условий наблюдали А. П. Макеева и Г. В. Никольский [16]. Они справедливо считают увеличение количества самцов в стаде свидетельством ухудшения условий существования.

1968 г. характеризовался низким уровнем воды в озерах. Отмечалось еще более интенсивное омоложение возрастного состава за счет пополнения стада молодью урожайных поколений 1965—1966 гг. Количественно трехгодовалые караси еще более, чем в 1967 г., доминировали в нерестовом стаде (64%). Незначительно увеличилась вторая возрастная группа (27%), но уменьшилось число особей третьей группы (6%). В составе популяции по-прежнему не было особей старше шестилетнего возраста. В результате этого урожайность молоди в 1967—1968 гг. была низкой, а поколения этих лет в нерестовом стаде 1970—1971 гг. оказались слабыми и малочисленными.

Начиная с 1967 г. в ихтиофауне озер системы р. Карасук наблюдалось ослабление напряженности отношения хищник — жертва в связи с выпадением из состава ихтиофауны щуки. Известно, что щука в меньшей степени окунь, истребляя ослабленных рыб, оздоравливают стадо. Это улучшает рост и другие биологические свойства рыб. В 1967—1968 гг. площадь нерестилищ уменьшилась, воздействие хищников сократилось, возможность гибели рыб от паразитов и болезней

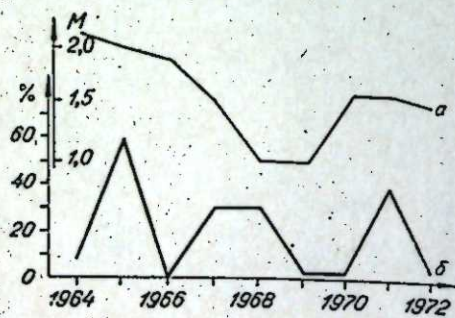


Рис. 2. Уровень озер системы р. Карасук (а) и динамика экстенсивности инвазии карасей лернеями (б) в 1966—1972 гг. (по материалам С. М. Соусь).

увеличилась. Наблюдения показывают, что наиболее часто караси поражаются лернеозом. Наибольшая пораженность им наблюдалась в 1967—1968 и 1971 гг. Лернеоз чаще встречается среди молодых рыб. Гибель ослабленных рыб происходит в зимнее время. Весной 1969 г. младшая возрастная группа карасей уменьшилась по сравнению с 1968 г. до 25% половозрелой части популяции, вторая возрастная группа, представленная урожайным поколением 1965 г., увеличилась относительно других возрастных

групп (49%), диапазон возрастных групп расширился до пяти благодаря включению семигодовальных особей. Потенциальная воспроизводительная способность нерестовой популяции возросла по сравнению с двумя предыдущими годами, увеличился ее средний возраст.

В начале четвертого этапа обводненности озер можно было отметить черты перестройки возрастной структуры нерестовой популяции карасей в исходную — типа перестройки 1966 г. Первая и вторая возрастные группы (каждая составляет 28%) немалого превышают наименее представительную группу шестигодовальных особей (20%). Самцы немногочисленны по сравнению с самками во всех возрастных группах. Средний возраст нерестовой популяции 4,4 года. В 1970 г. снизилось до минимума воздействие лернеоза и других заболеваний на нерестовую популяцию карасей и прежде всего на ее молодую часть (рис. 2). Средний возраст по сравнению с предыдущим годом с 4,4 до 3,8 лет. Количество самцов увеличилось. В 1971 г. вновь отмечена вспышка лернеоза, что способствовало сокращению в 1972 г. пополнения нерестовой популяции карасей. Изменение типа нерестовой популяции золотистого карася в разные годы приведено ниже:

Годы	Отн. величина пополнения, %	Отн. величина остатка, %	Тип нерестовой популяции
1966	28	72	Третий
1967	53	47	Второй
1968	64	36	Второй
1969	25	75	Третий
1970	28	72	Третий
1971	47	53	Третий
1972	20	80	Третий

Как видим, тип нерестовой популяции карасей, определенный по методу Моностырского [17], на основании соотношения величин пополнения и остатка, изменяется в разные годы. В одни годы пополнение превышает остаток, в другие остаток преобладает над пополнением.

Основная роль в динамике структуры и численности популяции рыб принадлежит трем процессам: пополнению, росту и убыли [1]. По нашим наблюдениям, роль этих процессов неравноценна.

Каждая популяция животных складывается из ряда поколений, флюктуация отдельных поколений карасей в озерах р. Карасук выражена значительно (рис. 3). Численность мощных поколений рождения 1965 и 1966 гг. соответственно в 3 и 2,5 раза превышала численность неурожайных поколений 1967 и 1968 гг. и в 6 и 5 раз — численность поколений 1969 и 1970 гг. Колебания величины неполовозрелой части популяции карасей характеризуются большой вариабельностью:

Годы	Отн. величина двухгодовалых особей, %	Отн. величина особей 6 лет и старше, %
1966	11	6
1967	55	2
1968	41	3
1969	16	11
1970	19	20
1971	10	2
1972	9	15

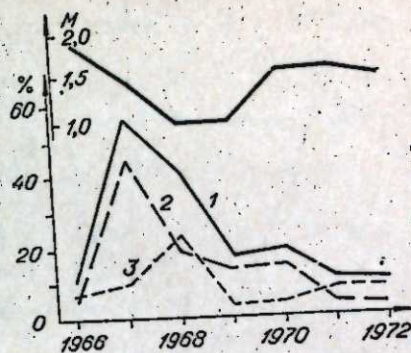


Рис. 3. Уровень озер системы р. Карасук и динамика пополнения (двухгодовики) нерестовой популяции золотистого карася в 1966—1972 гг. 1 — двухгодовики, самцы и самки; 2 — самки; 3 — самцы.

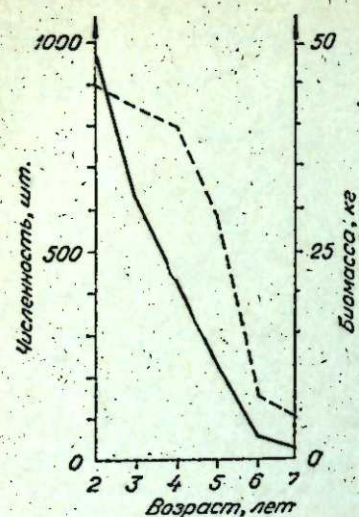


Рис. 4. Численность и биомасса поколения золотистого карася 1965 г. рождения в последующие годы жизни.

В динамике структуры нерестовой популяции золотистого карася пополнение и убыль имеют неравноценное значение. Основную роль играет пополнение.

Семилетний период наблюдений (1966—1972 гг.) дал нам возможность изучить судьбу одного поколения с момента вступления его в нерестовую популяцию до старости. Поколение рождения 1965 г. было одним из наиболее мощных и урожайных в популяции золотистого карася в 1966—1972 гг. (рис. 4). Наибольшая биомасса его приходится на двухгодовалых особей. Численность поколения из года в год падает, одновременно снижается и величина биомассы, причем снижение биомассы происходит более плавно вплоть до пятилетнего возраста и замедляется у старых рыб.

РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ И ВЕСОВАЯ СТРУКТУРА НЕРЕСТОВОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЗОЛОТИСТОГО КАРАСЯ

Рост рыб тесно связан с характером динамики популяции [18]. Закономерности, которым подчиняется взаимосвязь индивидуального роста особей и прироста биомассы популяций, особенно у рыб естественных водоемов, изучены еще слабо [1]. У рыб с коротким жизненным циклом изменения в темпе роста и полового созревания могут быть значительными и связаны с серьезной перестройкой структуры стада [19]. По нашим данным, при благоприятных условиях существования вес и длина самок и самцов карасей во всех возрастных группах были относительно высокими и превосходили эти величины почти во все последующие годы наблюдений. Максимальные абсолютные приросты массы тела наблюдались у половозрелых рыб (табл. 2).

Таблица 2

Линейный (мм) и весовой (г) рост золотистого карася (непосредственные наблюдения)

Возраст, лет	Пол	Длина, мм		Прирост, мм	Прирост в % от первого года	Вес, г		Прирост, г	Прирост в % от первого года	Кол-во экз.
		колебания	средняя			колебания	средняя			
2	Самки	60—98	80	80	100	8,0—28,0	16,0	16,0	100,0	116
	Самцы	80—90	86	86	100	15,0—25,0	21,0	21,0	100,0	102
3	Самки	104—114	112	32	40,0	43,3—53,5	48,8	32,8	200,5	216
	Самцы	105—112	110	24	30,0	41,0—48,0	44,0	23,0	109,5	421
4	Самки	124—146	130	18	22,5	66,0—81,0	72,3	23,5	146,8	581
	Самцы	121—128	126	16	20,0	60,0—65,6	64,8	20,8	130,0	384
5	Самки	136—142	143	13	16,2	91,0—105,2	98,6	26,3	164,3	534
	Самцы	136—140	138	12	15,0	81,0—87,0	85,0	21,2	132,0	276
6	Самки	153—160	156	13	16,2	126,0—145,0	135,0	36,4	227,8	345
	Самцы	142—154	148	10	12,5	95,0—120,0	105,0	20,0	125,0	114
7	Самки	200—232	202	16	20,0	230,0—340,0	280,0	95,0	560,2	7
	Самцы	190—210	186	30	37,5	164,0—220,0	185,0	50,0	312,5	70

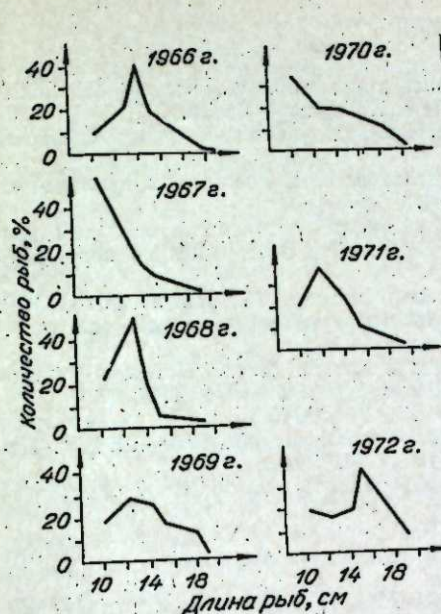


Рис. 5. Распределение по длине популяции золотистого карася.

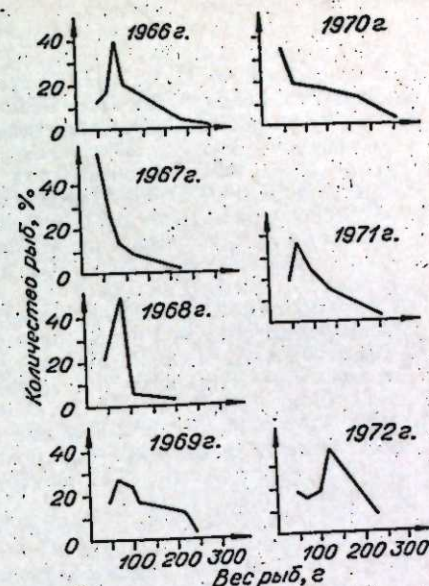


Рис. 6. Распределение по весу популяции золотистого карася.

Золотистый карась, как и многие другие рыбы с коротким жизненным циклом, наиболее интенсивно растет в первые три года. Самцы лишь до двухгодовалого возраста растут интенсивнее самок, во всех остальных возрастных группах темп роста самцов уступает темпу роста самок. Более быстрый рост самцов в первые два года связан с более ранним наступлением у них половой зрелости. Длина и вес половозрелых самок выше этих показателей у одновозрастных самцов.

В 1966—1972 гг. отмечались заметные изменения в распределении рыб по длине (L) и весу (Q). Многовершинность кривой, связанная с разновозрастностью популяции, отмечалась и по длине, и по весу. После разреживания популяции, вызванного заморными явлениями 1967—1969 гг., можно было ожидать увеличения темпа роста карасей. Однако произошло снижение роста рыб (рис. 5, 6). Объясняется это непостоянством гидрологических условий водоемов. В связи с замедлением темпа роста произошел сдвиг модальной величины влево. Если в 1966 г. мода приходилась на классы 14 см и 60—100 г, то после 1966 г. она заметно сдвинулась влево, за исключением 1972 г.

Понижение показателей темпа роста двух-трехгодовалых особей популяции карасей в период относительного подъема уровня озер (1970—1972 гг.) связано с поступлением в состав нерестовой популяции слабых поколений рождения (1967—1968 гг.). Линейные размеры и прирост массы тела старших возрастных групп имеют сравнительно нормальный уровень.

Проведенные исследования позволяют сделать вывод, что в лесостепных озерах Западной Сибири, богатых кормовыми ресурсами, динамику структуры и численность популяции рыб определяет главным образом режим обводнения.

Биологический институт СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
19/Х 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. Никольский Г. В. 1965. Теория динамики стада рыб. М., Изд-во АН СССР.
2. Schwerdtfeger F. 1968. Oecologie der Tiere. Hamburg — Berlin.
3. Викторов Г. А. 1971. Трофическая и синтетическая теория динамики численности насекомых. — Зоол. ж., 50, вып. 3.
4. Бэр К. М. 1854. Материалы для истории рыболовства в России и в принадлежащей ей морях. — Уч. зап. Акад. наук, II, вып. 4.
5. Дементьева Т. Ф. 1953. Закономерности колебаний численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов. — Тр. Всес. конф. по вопр. рыбного хозяйства. Изд-во АН СССР.
6. Никольский Г. В. 1953. Сб. по общ. вопр. ихтиол. М., Изд-во АН СССР.
7. Аверинцев С. В. 1948. Определение промыслового запаса и методы долгосрочных прогнозов в морском рыболовстве. М., Пищепромиздат.
8. Ефимова А. И. 1967. Метод прогнозирования уловов снетка Псковско-Чудского водоема. — Вопр. ихтиол. и гидробиол. внутр. водоем. Изв. ВНИОХРХ, 62.
9. Кривошеков Г. М. 1953. Тр. Барабинского отд. ВНИОРХ, 6.
10. Федюшин А. В. 1971. Полвека зоологических исследований. 1919—1969 гг. Исследования по зоотехнике. — Тр. Омского с.-х. ин-та, 89. Омск.
11. Шинтиков А. В. 1969. Внутривековая изменчивость компонентов общей уловленности. Л., «Наука».
12. Семченко И. А. 1958. Тр. Перм. с.-х. ин-та, 16.
13. Сидорова А. Ф. Сб. работ по ихтиол. и гидробиол. М., Изд-во АН СССР.
14. Жуков П. И. 1965. Рыбы Белоруссии. Минск.
15. Медведев В. И. 1971. Биологические основы рыбохозяйственного использования озерных систем Сибири и Урала. Тюмень.
16. Макеев А. П., Никольский Г. В. 1965. Половая структура перестовой популяции рыб, ее приспособительное значение и механизмы регуляции. — В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М., Изд-во АН СССР.
17. Монастырский Г. Н. 1949. О типах нерестовых популяций у рыб. — Зоол. ж., 28, вып. 6.
18. Васнецов В. В. 1947. Рост рыб как адаптации. — Бюлл. МОИП, 52, вып. 1.
19. Лапин Ю. Е., 1971. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. М., «Колос».

M. W. Wolgin, M. W. Antchutin, P. A. Tcherepanov

DYNAMICS OF STRUCTURE OF SPAWNING POPULATION OF CRUCIAN IN FOREST — SFEP LAKES OF WEST SIBERIA

Authors studied the age, size, weight and sex structure of the spawning population of crucian.

They found out that regular fluctuations of the water — level have decisive significans in the dynamic of structure of the spawning populations and quality of crucians in West Siberian lakes.

УДК 581.174.581.19

Н. И. МИКИЧУР, Л. С. САНДАХЧИЕВ, С. Н. ЩЕЛКУНОВ

СПЕКТРОФОТОМЕТРИЧЕСКИЙ МЕТОД АНАЛИЗА ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ В МИКРУРГИЧЕСКИ ВЫДЕЛЕННЫХ ОРГАНЕЛЛАХ

Описан количественный спектрофотометрический метод анализа ферментативной активности индивидуальных клеточных органелл с использованием предложенного ранее метода измерения оптической плотности микрокапель в проточных капиллярных кюветках.

Проведено определение ферментативной активности малатдегидрогеназы (МДГ) в индивидуальных хлоропластах, ядрах, ядрышках и ядерных мембранах из одноклеточной водоросли ацетабулярии. Результаты анализа индивидуальных хлоропластов показывают значительную гетерогенность хлоропластов по активности. При анализе ядер, ядрышек и ядерных мембран наблюдается высокая активность МДГ у ядер, незначительная у ядерной мембраны, в ядрышках никакой активности не обнаружено.

Анализ ферментативной активности в ультрамикромасштабе представляет собой перспективный подход для выявления гетерогенности отдельных клеток и субклеточных органелл, например хлоропластов и митохондрий [1].

Спектрофотометрия — наиболее общий метод анализа ферментов, однако в литературе не описан достаточно простой спектрофотометрический метод определения ферментативной активности в ультрамикромасштабе.

Предлагаемый в данной форме ультрамикрометод спектрофотометрического анализа ферментов основан на разработанной нами ранее простой и быстрой процедуре измерения оптической плотности микрообъемов жидкости, помещенных в капилляры, регистрирующим двухволновым микрофотометром [2]. Этот метод позволяет с высокой точностью измерять оптическую плотность порядка 1—5 ОЕ/см в объемах 0,01—0,1 мкл. Анализ такого количества материала открывает возможность снижения масштаба определения активности ферментов на 5 порядков по сравнению с обычным масштабом [3]. В данной работе показано, что чувствительность предложенной ранее процедуры анализа ферментативной активности обеспечивает возможность количественного анализа ферментов в микрургически выделенных индивидуальных органеллах — ядрах, ядрышках, ядерной мембране и хлоропластах. Возможности метода продемонстрированы на примере малатдегидрогеназы, активность которой определяется спектрофотометрическим методом.

Субклеточные органеллы выделяли микрургически из одноклеточной водоросли *Acetabularia mediterranea*, которую культивировали в стандартных условиях [4]. Выделение суспензии хлоропластов проводили, как описано ранее [3]. Отдельные хлоропласты суспендировали в концентрациях 1—2 · 10⁷ шт/мл в буфере А (0,01 М КСl; 0,01 М Mg(O₂ССН₃)₂; 0,54 М глюкозы; 0,01 М трис-НСl, рН 7,5). Каплю суспензии помещали под вазелиновое масло на охлаждаемое предметное стекло микроскопа и отдельный хлоропласт засасывали в пипетку в объеме порядка 10⁻⁵ мкл. В ряде опытов использовали лизированные хлоропласты, для чего в суспензию добавляли тритон-х-100 до концентрации 5%.

Ядра выделяли и промывали стандартным методом [5]. Для выделения ядерной мембраны ядра засасывали в пипетку диаметром ~30 мкм до разрыва ядерной мембраны. Далее мембрану переносили в каплю с буфером Б (0,3 М сахарозы; 0,1% альбумина; 0,1 М фосфатный буфер, рН 7,4) и несколько раз промывали засасыванием в пипетку.

Для выделения ядрышек ядра сразу после выделения переносили в каплю с 0,13%-ным дезоксихолатом на 0,05 М фосфатном буфере, рН 7,4. Через 10—15 с происходил локальный разрыв мембраны и ядрышки выходили из ядра. После этого их засасывали в пипетку и быстро промывали в капле буфера Б. Процедуру выделения и отмывки ядерных мембран и ядрышек проводили за 1,5—2 мин. После выделения ядер, ядерных мембран и ядрышек их сразу в минимальном объеме промывочного буфера переносили под масло в капли (0,05 мкл) с 0,5%-ным дезоксихолатом на 0,05 М фосфатном буфере, рН 7,4, в которых за 5—10 с происходил полный лизис.

Для анализа МДГ-активности использовали стандартный метод УФ-анализа по окислению НАД—Н [6]. Раствор реагентов готовили из

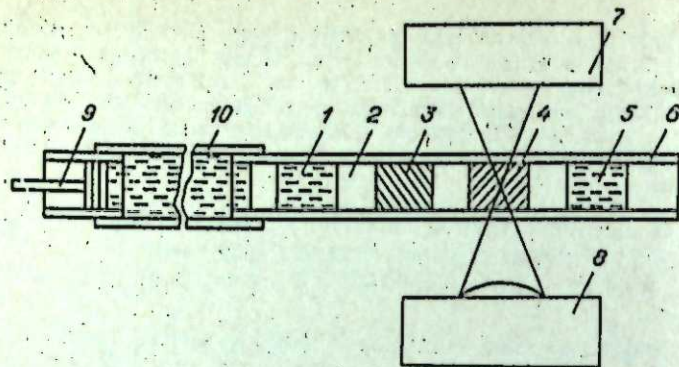


Рис. 1. Схема капилляра в двухволновом микрофотометре.
1 — капля воды; 2 — воздух; 3 — стандартный раствор (оптическая плотность при 340 нм 1,1 ОЕ/см); 4 — реакционная смесь; 5 — подный затвор; 6 — ультрафиолетовый капиллярный кювета; 7 — фотоэлектронный умножитель; 8 — конденсор; 9 — микрошприц; 10 — полиэтиленовый шланг.

МДГ-теста фирмы Boehringer Mannheim GmbH согласно прописи. Реакционную смесь для анализа ферментативной активности лизата хлоропластов, ядер, ядрышек и ядерных мембран готовили, добавляя к лизату десятикратный избыток раствора реагентов, после чего перемешивали и микрошприцем засасывали аликвот реакционной смеси объемом 0,05 мкл и водный затвор в ультрафиолетовый капилляр, в котором предварительно были набраны капля воды и капли стандарта оптической плотности, и устанавливали его в фокусе рабочего луча двухволнового микрофотометра (рис. 1).

Калибровку шкалы проводили, вводя шприцем в фокус рабочего луча стандарт раствора и воду. Оптическую плотность реакционной смеси регистрировали в течение 5—10 мин при 340 нм против 500 нм (20°). От момента получения реакционной смеси до начала измерений проходило не более 30 с. Вид кинетической кривой при измерении ферментативной активности показан на рис. 2.

Активность МДГ выражали в виде начальной скорости падения поглощения при 340 нм (ΔD/мин). Для удобства эта величина приведена к толщине слоя реакционной смеси 1 см.

Результаты анализа МДГ-активности в микрорегически выделенных органеллах помещены в таблицу. Здесь же для сравнения приведены результаты серии определений активности МДГ в одном и том же лизате. Повторные определения активности в последнем случае дают хорошо совпадающие результаты со стандартным отклонением 1,5%. Отметим, что аналогичные по абсолютной величине погрешности значения МДГ-активности

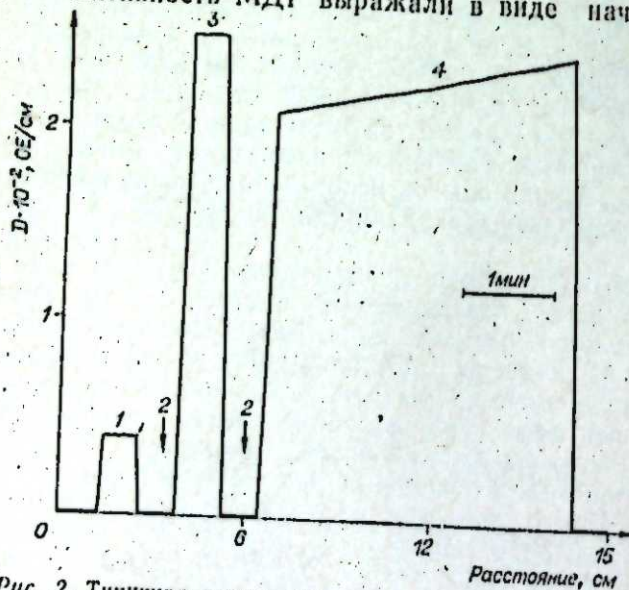


Рис. 2. Типичная запись изменения оптической плотности (D) реакционной смеси после внесения в нее отдельного хлоропласта. В указанный стрелкой момент времени через рабочий луч прибора прокачали микрошприцем каплю стандарта.
1 — капля воды; 2 — воздух; 3 — стандарт; 4 — реакционная смесь.

Результаты анализа ферментативной активности МДГ (ΔD/мин) индивидуальных клеточных органелл *Acetabularia mediterranea*

№ опыта	Хлоропласты	Ядра	Ядрышки	Ядерные мембраны	Лизат (гомогенат) хлоропластов
1	0,035	0,089	0,003	0,024	0,075
2	0,039	0,115	0,003	0,029	0,074
3	0,055	0,095	0,003	0,031	0,076
4	0,029	0,126	0,003	0,024	0,075
5	0,054	0,120	0,003	0,022	0,078
6	0,026	0,107	0,003	0,025	0,075
7	0,034	0,109	0,003	0,020	0,076

Среднее значение	0,039 ± 0,011	0,109 ± 0,013		0,025 ± 0,001	0,076 ± 0,001
------------------	---------------	---------------	--	---------------	---------------

были получены в обычном варианте анализа — в 1 см кюветах. Таким образом, такие эффекты, как сорбция веществ на стенках капилляра, поверхностные явления и т. п., в нашем случае заметных осложнений не вносят. Из рассмотрения представленных в таблице данных по МДГ-активности хлоропластов, ядер и ядерных мембран можно видеть, что стандартное отклонение в этих случаях выше, чем в контроле. Особенно сильная вариабельность результатов получена в случае хлоропластов, что отмечалось нами ранее [3]. Этот факт может быть объяснен гетерогенностью органелл по содержанию (или активности) МДГ.

Заслуживает внимания высокая чувствительность определения в случае ядер. Содержание МДГ в ядрах таково, что анализ может быть проведен на 1/100 части отдельного ядра.

Уверенно анализируется также ферментативная активность ядерных мембран, хотя в этом случае нельзя исключить некоторую потерю фермента в условиях выделения. МДГ-активность практически не выявляется в ядрышках.

Помимо высокой чувствительности микровариант имеет и другое преимущество: возможность работы с быстро выделяемыми микрорегически органеллами. Так, выделение ядер, ядрышек и ядерных мембран описанными в данной работе методами требует не более 1—2 мин, что существенно уменьшает возможность артефактов за счет потери или инактивации ферментов.

Описанные в данной работе приемы выделения органелл и анализы в них ферментативной активности, на наш взгляд, достаточно общие и могут быть применены при исследовании функциональной гетерогенности органелл или отдельных клеток.

Новосибирский институт органической химии
СО АН СССР

Поступила в редакцию
21/II 1975

ЛИТЕРАТУРА

- Gibor A. 1967. Phenotypic variations among chloroplasts of single cell.— Science, 155, 327—329.
- Kuzmin S. V., Mikichur N. I., Naumova L. P., Sandakhelev L. S. 1973. Optical density measurement of ultramicrovolumes of liquid.— Anal. Biochem., 54, 234—239.
- Микичур Н. И., Сандахчиев Л. С., Щелкунов С. Н. 1974. Обнаружение функциональной гетерогенности хлоропластов прямыми биохимическими методами.— Цитология, 16, № 11, 1372—1376.
- Чиркова Л. И., Пикалов А. В., Киселева Е. В., Бетина М. И., Христолюбова Н. Б., Никоро З. С., Сандахчиев Л. С. 1970. Субклеточная ло-

кализация морфогенетических факторов в *Acetabularia mediterranea*.— Онтогенез, 1, 42—55.

5. Sandakhchiev L. S., Nieman R., Schweiger N. S. 1973. Kinetics of malic dehydrogenase isozyme pattern in different regions of *Acetabularia* hybrids.— *Protoplasma*, 76, 403—415.
6. Bergmeyer H. U. 1970. Malat-Dehydrogenase. UV-Test.— *Tn: Methoden der enzymatischen Analyse*. Berlin, p. 575—578.

N. I. Mikichur, L. S. Sandakhchiev, S. N. Shchelkunov

SPECTROPHOTOMETRIC METHOD OF ENZYMIC ACTIVITY ANALYSIS OF MICROGICALLY ISOLATED CELL ORGANELLES

A simple procedure is described of quantitative spectrophotometric analysis of individual subcellular particles: the procedure is based upon the method proposed earlier to measure the optical density of microdroplets in capillary flow cells. The activity of malate dehydrogenase (MDH) was determined in individual chloroplasts, nuclei, nucleoli and nuclear membranes of cellular alga *Acetabularia*.

Chloroplasts are considerably heterogenous in their enzymatic activity. A high MDH activity is characteristic of nuclei, an insignificant — of nuclear membranes, and no activity is present in nucleoli.

УДК 576.312.3

В. И. СЕМЕНОВ, Е. В. СЕМЕНОВА

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ ОКРАСКА ХРОМОСОМ *ZINGERIA BIEBERSTEINIANA* (CLAUS) P. SMIRN. В МИТОЗЕ И МЕИОЗЕ

Исследовалось поведение хромосом *Zingieria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn ($2n=4$) в митозе и мейозе с использованием дифференциальной окраски. Установлено, что обе хромосомы этого вида имеют центромерные гетерохроматинные блоки, но характер их строения, интенсивность окраски и стабильность проявления для первой и второй хромосом различны. Большую интенсивность окраски и стабильность в митозе и мейозе показывает вторая хромосома.

Иногда в обоих хромосомах проявляются микроблоки гетерохроматина. В отдельных случаях они многочисленны. Обсуждается возможная причина этого явления.

В анафазе хромосомы расходятся подобно «снопам», в районе центромерного гетерохроматина соединяются воедино. Обсуждается возможное значение этого гетерохроматина для расхождения хромосом.

На основании поведения хромосом *Zingieria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn в митозе и мейозе делается заключение, что этот вид — очень удобный экспериментальный объект для изучения ряда вопросов цитогенетики и генетики мейоза.

В 1974 г. Н. Н. Цвелев и П. Г. Жукова [1] установили, что вид *Zingieria biebersteiniana* является представителем полиплоидного ряда: *Z. biebersteiniana* ($2n=4$), *Z. trichopoda* ($2n=8$), *Z. Kochii* ($2n=12$) и имеет наименьшее число хромосом в этом ряду, равное четырем. Это число хромосом наименьшее для злаков.

Данное открытие имеет большое значение не только для теории эволюции, не менее важно оно, по-видимому, для экспериментальной цитогенетики и генетики растений. Авторы указывали, что хромосомы этого вида довольно крупны, имеют хорошую морфологию и легко различимы как по общей длине и центромерному индексу, так и по наличию в одной из хромосом вторичной перетяжки в районе центромеры [1].

Отмечено также, что растения *Z. biebersteiniana* имеют высокий коэффициент размножения и сравнительно неприхотливы. Учитывая все сказанное, кажется заманчивым оценить возможности использования этого вида как экспериментального объекта для изучения некоторых цитогенетических и генетических вопросов. В связи с этим мы поставили цель — изучить поведение хромосом этого объекта в митозе и мейозе и определить характер их дифференциальной окраски.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Семена *Z. Biebersteiniana* нам были любезно присланы Н. Н. Цвелевым. Они имели 100%-ную всхожесть и легко прорастали на фильтровальной бумаге. Часть проросших семян использовали для исследования митоза, а другую высаживали в теплицу для выращивания растений с целью фиксации на стадии мейоза. Фиксацию соцветий осуществляли в фазе появления их из пазухи листьев в жидкости Карнуа (6:3:1). В этой же смеси производили фиксацию стадий митоза. Временные препараты для изучения митоза и мейоза готовили стандартным методом. Для дифференциальной окраски мейотические и митотические клетки примораживали к предметным стеклам с помощью жидкого азота. Использовали технику дифференциальной окраски, описанную в работе А. И. Шаповой [2]. Исследования проводили на микроскопе Nfrk-2, микрофотографии делали с помощью микрофотонасадки МФН-11.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рисунке представлены микрофотографии хромосом *Z. biebersteiniana* в соматических клетках и материнских клетках пыльцы (МКП). Хромосомы этого объекта действительно достаточно удобны для их изучения как в митозе, так и в мейозе. В дальнейшем нами принимается нумерация хромосом в соответствии с данной Н. Н. Цвелевым и П. Г. Жуковой [1]: первая хромосома более длинная, вторая — более короткая.

В митозе при дифференциальной окраске обнаружено, что обе хромосомы имеют блоки центромерного гетерохроматина. Однако интенсивность окраски этих блоков и само их строение у разных хромосом различны. В первой хромосоме этот блок состоит как бы из двух тесно соединенных субблоков, которые в большинстве случаев менее интенсивно окрашиваются, чем во второй хромосоме. Кроме того, интенсивность окраски здесь не стабильна по разным клеткам, часто окраска очень бледная (см. рисунок, 2). Во второй хромосоме центромерный район окрашивается очень интенсивно в виде единого блока округлой формы, показывающего высокую стабильность по клеткам. И в первой и во второй хромосоме часто можно наблюдать микроблоки (в основном теломерные), но их проявление нестабильно. В некоторых (очень немногих) клетках возникает картина дифференциальной окраски, подобная приведенной на рисунке, ж. Здесь кроме прицентромерного гетерохроматина по всей длине хромосом имеются микроблоки. Очевидно, проявление или не проявление этих микроблоков связано с неким специфическим функциональным состоянием клеток и соответственно состоянием хроматина этих клеток. Другими словами, можно предположить, что микроблоки не конститутивные, а индуцибельные: они индуцируются определенными условиями, пока неизвестными.

В анафазе хромосомы расходятся к полюсам как бы в виде «снопов», т. е. все они сцеплены вместе и именно в районах прицентромер-



Дифференциальная окраска митоза и мейоза (уз. 90×10).

а) Метафаза, видны различия в строении гетерохроматиновых блоков первой и второй хромосом; б-г) то же, видна изменчивость в степени окрашиваемости гетерохроматинового блока первой хромосомы, например, очень бледное окрашивание (г); д-е) первая и вторая хромосомы; ж) проявление микроблоков в отдельных клетках; з-л) анафаза, видно сцепление хромосом в районе гетерохроматиновых блоков; м-о) интерфаза, те же блоки гетерохроматина, что и в метафазных пластинках, в клетках четыре, три и два блока, очевидно, гомологичные блоки сливаются; п-э) мейоз, окрашивание, виден интерлоккинг; с-э) диакинез, метафаза I, кольцевые биваленты (с-у), открытые или оба (ф-ч), частичный десинапсис (э); ю, я, з) дифференциальная окраска мейоза, видны центромержные гетерохроматиновые блоки, различные по строению и интенсивности окраски у первой и второй хромосом.

ного гетерохроматина (см. рисунок, з-л). В связи с этим возникает предположение относительно возможной роли (или одной из ролей) этих блоков как механизма, повышающего надежность расхождения хромосом к полюсам. Например, если каждая хромосома движется к полюсу индивидуально, то надежность достижения ею полюса зависит только от надежности ее индивидуальных элементов митотического аппарата, например нити веретена, прикрепленной к ее центромере и тянущей ее к полюсу. В случае же, когда две хромосомы или более перед расхождением каким-либо образом соединяются, надежность их расхождения возрастает пропорционально числу хромосом, объединившихся вместе, ибо, если у одной из хромосом (или и двух) по каким-то причинам «не сработает» митотический механизм, они все равно достигнут полюса, увлекаемые теми хромосомами, к которым они прикрепилась и у которых этот механизм остался в «исправном состоянии».

В мейозе, в ранней профазе можно наблюдать момент начала спаривания хромосом (см. рисунок, п). В данном случае спаривание начинается с теломерных районов, и поэтому хромосомы в зиготене выглядят в виде двух больших кольцеобразных фигур. В диакинезе чаще всего наблюдаются кольцевые биваленты, причем иногда четко виден интерлоккинг (см. рисунок, р), что позволяет оценивать его частоту в зависимости от различных факторов. Можно также оценивать частоту и локализацию хиазм. Иногда наблюдаются открытые биваленты (сниженная частота хиазм) и даже частичный десинапсис (см. рисунок, э), когда видны один бивалент и два ушивалента.

Дифференциальная окраска мейозных хромосом в целом подтверждает картину их окраски в митозе. Здесь также интенсивно красятся прицентромержные участки и в первой хромосоме блок более растянут и менее интенсивно окрашен, чем во второй.

В целом можно заключить, что *Z. biebersteiniana* — удобный экспериментальный объект. Хромосомы его легко распознаются, особенно с привлечением дифференциальной окраски, что позволяет следить за их поведением в митозе и мейозе при тех или иных экспериментальных воздействиях на растения данного вида.

Авторы выражают благодарность Н. Н. Цвелеву за присланные семена.

Институт цитологии и генетики,
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
24/VI 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Цвелев Н. Н., Жукова П. Г. 1974. О наименьшем основном числе хромосом в сем. Роасеae.— Бот. ж., 59, 265—269.
2. Шапова А. И. 1974. Дифференциальная окраска хромосом растений. 1. *Secale cereale*.— Цитология, 16, 3, 370—372.

V. I. Semyonov, E. V. Semyonova

DIFFERENTIAL STAINING OF CHROMOSOMES OF *ZINGERIA BIEBERSTEINIANA* (CLAUS) P. SMIRN. IN MITOSIS AND MEIOSIS

The behavior of chromosomes of *Z. biebersteiniana* during mitosis and meiosis, by means of differential staining was studied. It is found that both in mitosis and meiosis, differential staining of chromosomes of this species reveals the presence of centromer heterochromatin blocks, but the character of their structure the intensity of staining and the stability of manifestation are different for the 1-st and the 2-nd chromosomes; the latter showing stronger intensity of staining and stability of manifestation.

Sometimes, in both chromosomes there appear microblocks of heterochromatine. In some cases they are numerous. Possible causes of this phenomenon are discussed.

In anaphase, the chromosomes segregate in form of "sheafs"; they are attached to each other in the region of the centromer heterochromatine. Possible significance of this heterochromatine for the disjunction of chromosomes is discussed.

On the basis of the behavior of chromosomes of *Z. biebersteiniana* in mitosis and meiosis, authors make a conclusion that this species is a very convenient experimental object for the studies of some questions of cytogenetics and genetics of meiosis.

УДК 576.312.37

А. И. ЩАПОВА, Т. А. БАУТИНА

ОРИЕНТАЦИЯ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПОЛОЖЕНИЕ ЦЕНТРОМЕР ДВУХ ВИДОВ ЧИНЫ

Изучена линейная дифференцировка хромосом и структура интерфазных ядер у *Lathyrus aphaca* L. и *Lathyrus sativus* L. При дифференциальном окрашивании все хромосомы *L. aphaca* имеют очень крупные гетерохроматиновые блоки около центромера. У *L. sativus* две пары хромосом имеют крупные блоки в центромерном районе, четыре пары — на теломерных концах коротких плеч, одна пара хромосом не имеет крупных блоков. В ранней интерфазе митоза меристематических клеток корешков гетерохроматиновые блоки центромерных районов всех хромосом *L. aphaca* расположены на одном полюсе ядра. Соединяясь отдельными участками, они образуют кольцо. На следующих стадиях блоки вначале сливаются парно, а затем в 2—3 крупных блока. В интерфазных ядрах *L. sativus* имеются два крупных блока и большое количество маленьких глыбок, разбросанных по ядру. Крупные блоки расположены недалеко друг от друга, но между собой не контактируют.

Полученные в настоящей работе результаты свидетельствуют о существовании определенной ориентации и пространственном расположении центромера в интерфазных ядрах меристематических клеток корешков исследованных видов чины.

В результате многочисленных цитологических исследований установлено, что в интерфазных ядрах клеток животных и растений существует упорядоченное пространственное расположение хромосом. Однако до сих пор принцип их организации в ядре не ясен.

Куличковым и Беляевой [1] в результате исследования частоты асинхронизации гомологичных хромосом *Drosophila melanogaster* и локализации концов асинхронических зон установлено, что определенные участки X-хромосомы чаще других участвуют в эктопической конъюгации, наиболее поздно реплицируются и отличаются высокой частотой перестроек. Участки «сильного синхронизации» совпадают с положением районов интеркалярного гетерохроматина. На основании данных об эктопической конъюгации предложена модель топологических отношений политеменных хромосом *Drosophila melanogaster* в интерфазном ядре [2]. При этом предполагается, что пространственная организация генома поддерживается за счет внутри- и межхромосомных связей между интеркалярными гетерохроматиновыми участками хромосом.

Интересные предположения относительно пространственного расположения хромосом в интерфазном ядре эукариотов высказал Мосолов [3—5]. Главная идея предложенной им модели заключается в том, что родоначальной структурой, от которой произошли хромосомы эукариотов, является монорепликонный генетический аппарат бактерий. При этом предполагается, что каждый репликон, входящий в полирепликонный комплекс хромосом, в стартовой точке синтеза ДНК прикреплен к внутренней поверхности ядерной оболочки и что увеличение генетического материала происходило путем накопления репликонов на экваторе,

а затем в меридиальном направлении. Связь хромосом с ядерной оболочкой, по мнению Мосолова, поддерживает пространственную упорядоченность хромосом в ядре, а взаимное расположение их определяется структурой, названной им «центромерным кольцом».

В последнее время при исследованиях пространственной организации хромосом начали использовать метод дифференциальной окраски на конститутивный гетерохроматин [6, 7]. В данной работе с помощью этого метода изучены ориентация и пространственное расположение центромера в ядрах меристематических клеток корешков двух видов чины.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Корешки проросших семян *Lathyrus aphaca* L. ($2n=14$) и *Lathyrus sativus* L. ($2n=14$) обрабатывали в течение 5 ч при температуре 4°C насыщенным раствором альфа-бромнафталина, промывали водой, переносили в подогретый до кипения кармин на 5—10 с. Затем тщательно промывали водой и помещали на 30 мин в цитазу (сок пищеварительной железы виноградной улитки) разбавленную дистиллированной водой 1:1. Давление препараты готовили в 45%-ной уксусной кислоте, с помощью жидкого азота переводили их в постоянные. Воздушно-сухие препараты ставили на 12—15 мин в раствор гидрата окиси бария ($35\text{ г Ba(OH)}_2 \times 8\text{H}_2\text{O}$ на 1 л воды) при температуре 60°C , промывали 2—3 с водой, затем 5—7 мин 96% спиртом, высушивали при комнатной температуре, помещали на 30 мин в буфер ($17,55\text{ г NaCl}$, $10,71\text{ г C}_6\text{H}_5\text{O}_7\text{Na}_3 \times 5,5\text{ H}_2\text{O}$ на 1 л воды) при температуре 60°C , pH 7,0. После буфера препараты высушивали и окрашивали в течение 15 мин в 2%-ном растворе красителя азур-эозина по Романовскому при pH 7,0, промывали водой, pH 11,0, снимали воду фильтровальной бумагой, подсушивали на воздухе, наносили кедровое масло и накрывали покровным стеклом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате дифференциального окрашивания хромосом двух исследуемых видов чины обнаружено, что все хромосомы *Lathyrus aphaca* L. имеют крупные гетерохроматиновые блоки около центромера, которые составляют примерно 25% суммарной длины хромосом набора (рис. 1, а). В гаплоидном наборе *Lathyrus sativus* L. две хромосомы имеют очень крупные гетерохроматиновые блоки около центромера, одна хромосома содержит небольшие блоки на теломерном конце короткого плеча, в центромерном районе и в середине длинного плеча (рис. 1, б). У остальных хромосом интенсивно окрашиваются теломерные районы коротких плеч, небольшие участки около центромера и узкие полоски в середине некоторых плеч. Спутничная хромосома имеет небольшой блок около ядрышкообразующего района.

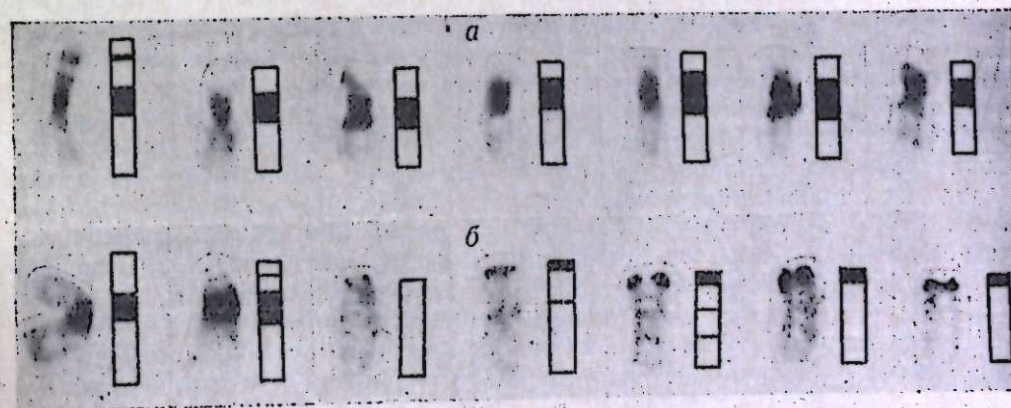


Рис. 1. Схемы дифференциально окрашенных хромосом гаплоидных наборов двух видов чины: а) *Lathyrus aphaca* L. ($2n=14$), б) *Lathyrus sativus* L. ($2n=14$).

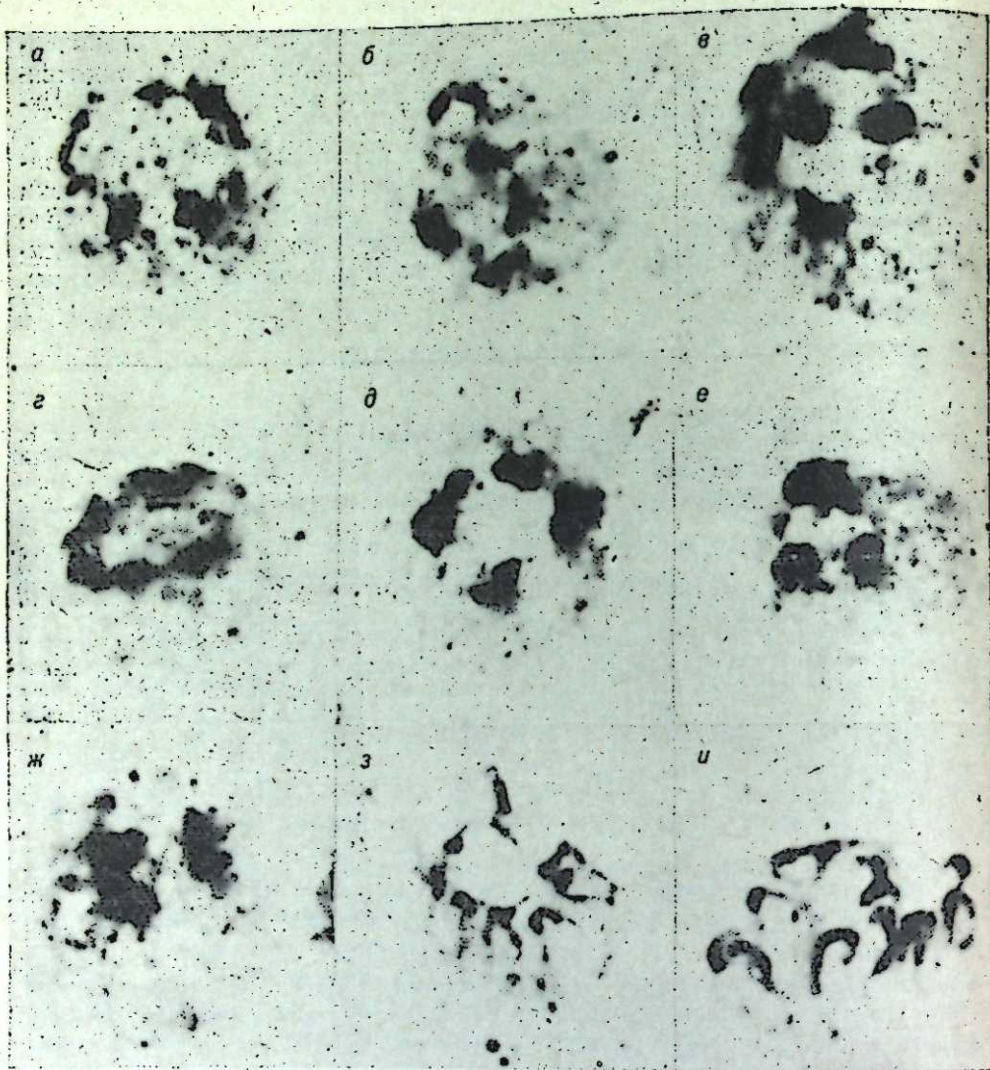


Рис. 2. Дифференциально окрашенные ядра меристематических клеток корешков *Lathyrus aphaca* L.

На всех стадиях интерфазы и профазы гетерохроматинные блоки центромерных районов всех хромосом ориентированы к одному полюсу ядра. Вначале блоки сливаются попарно (а, б, в, г), а затем в более крупные блоки (д, е, ж). В ранней профазе (з) сохраняется попарное плотное контактирование гетерохроматинных блоков.

При анализе дифференциально окрашенных ядер меристематических клеток корешков выяснилось, что в ранней интерфазе митоза гетерохроматинные блоки центромерных районов всех хромосом *L. aphaca* расположены на одном полюсе ядра (рис. 2, а). Соединяясь отдельными участками, они образуют кольцо. На следующих стадиях интерфазы количество их существенно уменьшается на одном полюсе, но при этом (рис. 2, б, в, г), а затем в 2—3 крупных блока (рис. 2, д, е, ж). В ранней профазе сохраняются ориентация центромер к одному полюсу и попарное плотное контактирование их гетерохроматинными блоками (рис. 2, з). На всех стадиях интерфазного ядра меристематических клеток зародышевых корешков *L. aphaca* центромеры всех хромосом ориентированы к одному полюсу ядра, образуя кольцо из гетерохроматинных блоков центромерных районов, которые вначале сливаются в пары, а затем в крупные блоки. Ориентация к одному полюсу ядра и соединение гетерохроматинных блоков в пары сохраняются и в ранней профазе

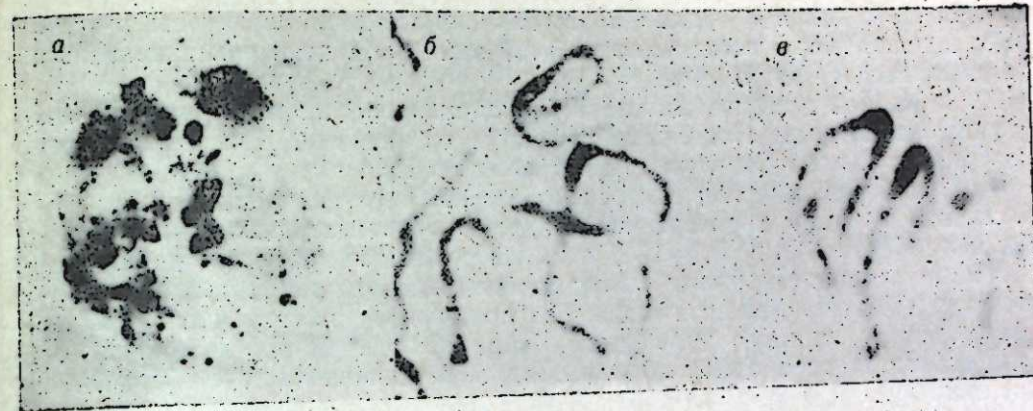


Рис. 3. Интерфазное ядро *Lathyrus sativus* L. содержит два крупных гетерохроматинных блока, образованных двумя парами хромосом с крупными блоками в районе центромер, и большое количество небольших глыбок, разбросанных по ядру (а). В профазе митоза гомологичные хромосомы с крупными блоками около центромер расположены рядом, параллельно друг к другу (б, в).

митоза. Вероятно, на ранней стадии интерфазы и профазы более плотно контактируют в пары блоки гомологичных хромосом.

В интерфазных ядрах *L. sativus* обнаружены два крупных блока и большое количество маленьких глыбок, разбросанных по ядру (рис. 3, а). Крупные блоки расположены недалеко друг от друга, но между собой не контактируют. В профазе митоза гомологичные хромосомы с крупными блоками лежат рядом (рис. 3, б, в), центромеры всех хромосом ориентированы к одному полюсу. Негомологичные хромосомы, содержащие крупные блоки около центромер, расположены напротив друг друга.

Анализ пространственного расположения центромер двух пар хромосом *L. sativus* с крупными гетерохроматинными блоками около центромер показал, что в профазе гомологичные хромосомы лежат рядом, центромеры всех хромосом ориентированы к одному полюсу. В интерфазе гетерохроматинные блоки центромерных районов гомологичных хромосом контактируют друг с другом, образуя единый крупный блок. Две пары негомологичных хромосом с крупными блоками около центромер этого вида растений в профазе и интерфазе лежат всегда на некотором расстоянии друг от друга.

Результаты, полученные в данной работе, свидетельствуют о том, что в интерфазных ядрах меристематических клеток корешков *L. aphaca* и *L. sativus* центромеры хромосом ориентированы к одному полюсу ядра, гетерохроматинные блоки центромерных районов гомологичных и негомологичных хромосом контактируют друг с другом. Более плотно контактируют блоки гомологичных хромосом.

В ранней профазе митоза у ряда видов растений Вагенар [8] наблюдал соединение хромосом теломерами. Хромосомы *Crepis capillaris*, соединяясь теломер к теломеру, образовывали два кольца. В одном кольце из четырех хромосом гомологичные хромосомы были соединены теломерами длинных плеч, а негомологичные — теломерами коротких плеч. Второе кольцо было образовано парой спутничных хромосом, длинные плечи которых присоединены к первому кольцу в месте контакта длинных плеч одной пары гомологичных хромосом. Центромеры всех хромосом ориентированы к одному полюсу ядра. В ранней профазе мейоза биваленты этого вида растений соединены теломерами в той же последовательности, что и в ранней профазе митоза [9].

Пространственное расположение хромосом в ядре изучено и у *Ornithogalum virens* [10, 11]. В профазе митоза пыльцы хромосомы гаплоидного набора *Ornithogalum virens* ($2n=6$), соединяясь теломерами, об-

разовывали цепь. У диплоида две гаплоидные цепи соединены в кольцо, а центромеры всех хромосом этой замкнутой цепи ориентированы к одному полюсу ядра.

В ранней профазе митоза *Triticum monosocum* и *Allium cepa* мы также наблюдали соединение хромосом теломерами. Центромеры всех хромосом были ориентированы к одному полюсу.

С помощью метода дифференциальной окраски прослежено расположение теломер в интерфазных ядрах меристематических клеток корешков *Allium cepa* ($2n=16$), у которого 26 плеч хромосом диплоидного набора имеют крупные блоки гетерохроматина на теломерных концах [6]. В интерфазных ядрах исследованных клеток число блоков варьировало, минимальное было равно девяти. Блоки локализованы предпочтительно в одной половине ядра, остальная часть его свободна от теломер.

Центромерный гетерохроматин использовался как маркер и при исследовании ориентации и расположения центромер в интерфазных ядрах самца *Mus musculus*, 39 акроцентрических хромосом которого имеют гетерохроматиновые блоки в районе центромер и только У-хромосома его не имеет [7]. При этом обнаружено, что в клетках разного типа расположение центромер различное. В спермиогенезе центромеры всех хромосом образуют единый очень крупный гетерохроматиновый блок. В клетках костного мозга число блоков варьировало от 4 до 17, а в ядрах сперматогонимальных клеток — от 12 до 27. При этом гетерохроматиновые блоки в этих клетках разбросаны по всему ядру, т. е. центромеры в ядрах клеток костного мозга и сперматогонимальных не ориентированы к одному полюсу ядра. В профазе мейоза на ранних стадиях наблюдали 39 блоков, которые также были разбросаны по всему ядру. На последующих стадиях они сливались попарно, а в пахитене контактировали между собой не только центромеры гомологичных, но и негомологичных хромосом.

Исследования структуры интерфазных ядер с помощью метода дифференциальной окраски на конститутивный гетерохроматин показали, что на всех стадиях интерфазы митоза гетерохроматиновые блоки центромерных районов всех хромосом ориентированы к одному полюсу ядра. Контактная друг с другом, они образуют кольцо. Гетерохроматиновые блоки теломерных районов рядом расположенных плеч негомологичных хромосом соединяются друг с другом. В процессе дифференцировки клеток пространственное расположение хромосом в ядре изменяется.

Дальнейшие исследования структуры интерфазных ядер с помощью метода дифференциальной окраски представляет большой интерес для выяснения принципа пространственной организации хромосом в ядре.

Использование метода дифференциальной окраски на конститутивный гетерохроматин представляет интерес и при изучении расположения хромосом у отдаленных гибридов и амфидиплоидов, для выяснения закономерностей поведения хромосом при гибридизации и полиплоидии, а также для выяснения закономерностей эволюции кариотипа.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
24/VI 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Куличков В. А., Беляева Е. С. 1975. Распределение участков асиапсиса гомологов в X-хромосомах спящих желез *Drosophila melanogaster*.— Докл. АН СССР, 221, 2, 463—466.
2. Куличков В. А., Жимулев И. Ф. 1975. Анализ пространственной организации генома на основе данных по эктопической конъюгации полнотелых хромосом.— Генетика (в печати).

3. Мосолов А. Н. 1968. Модель функционирования и укладки ДНК в хромосоме, учитывающая связь генома с мембраной ядра.— Генетика, 4, 12, 135—145.
4. Мосолов А. Н. 1972. Новые подходы к решению проблемы пространственного расположения хромосом в интерфазном ядре (полярная модель интерфазного ядра).— Цитология, 14, 5, 541—552.
5. Бондарева А. А., Мосолов А. Н. 1973. Стереоскопическое изучение расположения хромосом в клеточном цикле.— Цитология и генетика, 7, 3, 205—207.
6. Stack S. M., Clarke C. R. 1973. Differential giemsa staining of the telomeres of *Allium cepa* chromosomes: observations related to chromosome pairing.— Canad. J. Genet. Cytol., 15, 3, 619—624.
7. Hsu T. C., Cooper J. E. K., Mace M. L. Y., Brinkley B. R. 1971. Arrangement of centromeres in mouse cells.— Chromosoma, 34, 1, 73—87.
8. Wagenaar E. B. 1969. End-to-end chromosome attachments in mitotic interphase and their possible significance to meiotic chromosome pairing.— Chromosoma, 26, 4, 410—426.
9. Wagenaar E. B., Sadasivaiah R. S. 1969. End-to-end chainlike associations of paired pachytene chromosomes of *Crepis capillaris*.— Canad. J. Genet. Cytol., 11, 2, 403—408.
10. Ashley T., Wagenaar E. B. 1972. End-to-end attachment of haploid chromosomes of *Ornithogalum virens*.— Canad. J. Genet. Cytol., 14, 3, 716—717.
11. Ashley T., Wagenaar E. B. 1974. Telomeric associations of gametic and somatic chromosomes in diploid and autotetraploid *Ornithogalum virens*.— Canad. J. Genet. Cytol., 16, 1, 61—76.
12. Щапова А. И. 1971. О структуре кариотипа и порядке расположения хромосом в интерфазном ядре.— Цитология, 13, 9, 1157—1164.

А. И. Щапова, Т. А. Вавтина

ORIENTATION AND ARRANGEMENT OF CENTROMERES TWO SPECIES OF LATHYRUS L.

The linear differentiation of chromosomes and structure of the interphase nuclei of *L. aphaca* L. and *L. sativa* L. have been studied. Differentially stained chromosomes of *L. aphaca* have large heterochromatic blocks near the centromeres. Two pairs of chromosomes of *L. sativus* have large blocks in the centromeres regions, four pairs — on the telomeric ends of the short arms and one pair has no large blocks at all.

Heterochromatic blocks of centromere region of all *L. aphaca* chromosomes are localized near one pole of the nucleus in telophase and early interphase of root meristeme cells. When linked, centromeres form a ring. On further stages the blocks form firstly pairs, and then 2—3 great blocks. In the interphase nuclei of *L. sativus* there are 2 large and a great number of small blocks, scattered in the nucleus. Large blocks of nonhomologous chromosomes are located not far from one another but they do not interact.

Obtained results show the existence of definite orientation and space localization of centromeres in interphase nuclei of root meristeme cells in investigated species of *Lathyrus* L.

УДК 576.312.39

В. Ф. СЕМЕШИН, И. И. КИКНАДЗЕ, А. И. ШЕРУДИЛО

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОЦЕССОВ ФОРМИРОВАНИЯ И СЛИЯНИЯ ЯДРЫШЕК

Исследовалось поведение ядрышек в телофазно-интерфазный период митотического цикла клетки. Разработана теоретическая модель, описывающая формирование и слияние ядрышек как вероятностные процессы. Экспериментальная проверка модели показала, что синтез РНК не является необходимым условием формирования и слияния ядрышек; слияние ядрышек прекращается в первой половине интерфазы; в популяции интерфазных клеток создается приблизительно биноми-

альное распределение ядер по числу ядрышек; в ядрах определенного класса плотности средний суммарный объем ядрышек постоянен; число ядрышек, наблюдаемых в интерфазном ядре, определяется числом ядрышковых организаторов и отношением суммарного объема ядрышек к объему ядра. Полученные закономерности позволяют установить число ядрышковых организаторов, функционирующих в интерфазном ядре, и разграничить процессы инактивации ядрышковых организаторов и слияния сформированных ядрышек.

Вопросы организации и проведения ядрышек на различных стадиях митотического цикла составляют важную часть общей проблемы строения и функционирования клеточного ядра. Как известно, ядрышко — наиболее активный район хромосомы, основная роль которого заключается в синтезе рибосомной РНК и формировании обеих субъединиц рибосом. В профазе митоза ядрышки разрушаются и реконструируются в телофазе в связи с определенными районами хромосом — ядрышковыми организаторами, число которых для каждого вида организмов строго генетически определено [1—8].

Однако, начиная с телофазы митоза и далее в ходе интерфазы, ядрышки сливаются, в результате ядрышек в ядре становится меньше характерного для данного вида числа ядрышкообразующих хромосом, а объемы ядрышек возрастают. Число ядрышек может измениться также вследствие инактивации ядрышковых организаторов. Разграничить эти два явления практически трудно: анализу процесса слияния ядрышек посвящено очень мало работ, а закономерности этого процесса почти не исследованы. Между тем изменения числа и размеров ядрышек в интерфазных ядрах широко используют в качестве своеобразного теста для характеристики функциональной активности клетки: эффектов различного рода воздействий на клетку [7, 9—12], процессов клеточной дифференцировки [13], событий митотического цикла [14]. Данные о числе и размерах ядрышек часто используют в медицинской диагностике [15, 16].

Относительно факторов, влияющих на процесс слияния ядрышек, в литературе высказано несколько предположений, требующих дальнейшего обоснования и развития. Суть их состоит в том, что процесс слияния ядрышек может определяться близостью расположения ядрышкообразующих районов спутничных хромосом в телофазе [17, 18], размерами ядер и ядрышек [13], ассоциативной способностью гетерохроматических районов хромосом [19], длительностью интерфазного состояния клетки [20], степенью подвижности ядрышек [14].

В настоящей работе подведены итоги нашего исследования процессов формирования и слияния ядрышек.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования служили культура фибробластоподобных клеток китайского хомячка, клетки корневой меристемы растений *Allium cepa*, *Crepis tectorum*, *Vicia faba*, клетки печени крыс линии Wistar, мышей линии Br CC-57, джунгарского хомячка *Phodopus sungorus*. Выбор объекта исследования определялся задачей эксперимента: изучение формирования ядрышек проводили на митотически активной культуре фибробластоподобных клеток и на клетках корневой меристемы растений; закономерности слияния ядрышек в длительной интерфазе изучали на клетках печени, обладающих низкой митотической активностью.

Для увеличения размеров ядрышек клеток печени крысам внутривенно вводили канцероген тиоацетамид в расчете 5 мг/100 г веса животного один раз в сутки в течение 10 дней для уменьшения размеров ядрышек — антибиотик актиномицин Д (15 мкг/100 г веса животного, три инъекции с интервалом в 24 ч).

Для точной регистрации вышедших из митоза клеток применяли колхицин и кофени. В клетках, прошедших колхициновый митоз, вследствие разрушения веретена, возникают микроядра. Для культуры клеток китайского хомячка использовали концентрацию колхицина 10 мкг/мл. Кофени блокирует цитокинез в телофазных клетках растений; двухъядерные клетки, образовавшиеся при этом, после отмывки кофени развиваются синхронно. В наших экспериментах корешки подвергали действию 0,1%-ного раствора кофени в течение 30 мин. Используемые в работе методики приготовления и окраски препаратов описаны нами ранее [21—24].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для того чтобы сделать исследование более четким и целенаправленным, процессы формирования и слияния ядрышек были промоделированы, а в основу модели взяты наиболее простые положения, которые не противоречат известному фактическому материалу [21, 25]. Суть этих положений состоит в следующем: материал ядрышек способен к слиянию (взаимодействие типа гидрофобного), ядрышкообразующие районы хромосом до начала слияния ядрышек расположены по объему ядра в среднем равномерно.

Из указанных постулатов вытекает ряд следствий, которые можно проверить экспериментальным путем: 1) поскольку ядрышковый материал способен к слиянию, в телофазных клетках будет происходить конденсация пронуклеолярного материала, причем для протекания этого процесса синтез РНК не является необходимым условием; 2) сформированные ядрышки способны к дальнейшему слиянию; 3) в результате возникает распределение ядер по числу ядрышек, близкое к биномиальному; 4) суммарные объемы ядрышек останутся постоянными независимо от числа ядрышек, наблюдаемых в интерфазном ядре.

Ниже приведены результаты экспериментальной проверки следствий модели.

Формирование ядрышек в телофазных клетках в норме и при подавлении синтеза РНК актиномицином Д. В условиях частичного (0,05 мкг/мл) и плотного блока синтеза РНК в культуре клеток китайского хомячка под действием актиномицина мы наблюдали микроядра, содержащие сформированные ядрышки. Однако асинхронность возникновения клеток с микроядрами не позволяет проследить динамику формирования ядрышек, поэтому был проведен дополнительный эксперимент на двухъядерных клетках корневой меристемы лука, которые возникали и развивались в условиях подавленного синтеза РНК. В этом эксперименте отмечено замедление процесса формирования ядрышек, однако, хотя и медленно, процесс шел до конца (рис. 1).

Диплоидные клетки лука содержат одну пару ядрышкообразующих хромосом; о слиянии ядрышек можно судить по проценту одноядрышковых ядер. Процесс слияния ядрышек прекращается в первой половине интерфазы (рис. 2), что, по-видимому, связано с прекращением роста размеров ядрышек. В условиях актиномицинового блока синтеза РНК размеры ядрышек уменьшены, меньше и доля слившихся ядрышек. Полученные результаты позволяют решить вопрос о возможности формирования ядрышек в отсутствие синтеза РНК и подтверждают модельные представления.

Число и размеры ядрышек в интерфазном ядре. Из модели следует, что в результате слияния распределение ядер по числу ядрышек в популяции интерфазных клеток будет близким к биномиальному. Проверка этого следствия, а также вся последующая работа были проведены в основном на клетках печени крыс.

При подсчете числа ядрышек в ди- и тетраплоидных клетках печени интактных животных было показано, что частота встречаемости ядер с различным числом ядрышек удовлетворяет биномиальному распределению. На рис. 3 приведены наблюдаемые и теоретические частоты встречаемости. Теоретические распределения рассчитаны по среднему наблюдаемому числу ядрышек и по числу ядрышкообразующих районов хромосом. Ранее было показано, что в диплоидных клетках крыс это число равно шести [21]. Хорошее соответствие теоретических и экспериментальных распределений получено для диплоидных клеток печени двухдневных крыс, клеток корневой меристемы тетраплоидных растений *Crepis tectorum*, а также для ди-, тетра- и октаплоидных клеток печени крыс [21, 25, 26].

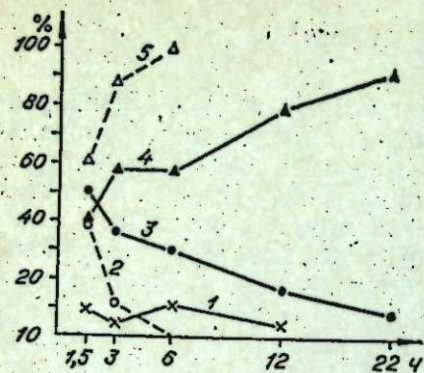


Рис. 1. Динамика процесса формирования ядрышек в клетках корневой меристемы лука.

По горизонтали — время после отмывки кофеина, по вертикали — % одноядрышковых ядер в двухядерных клетках. 1 — клетки, в ядрах которых имеются только пронуклеоларные тельца (актиномицин). Клетки, содержащие ядра с частично сформированными ядрышками: 2 — без актиномицина; 3 — в актиномицине. Клетки, ядра которых содержат полностью сформированные ядрышки: 5 — без актиномицина; 4 — в актиномицине.

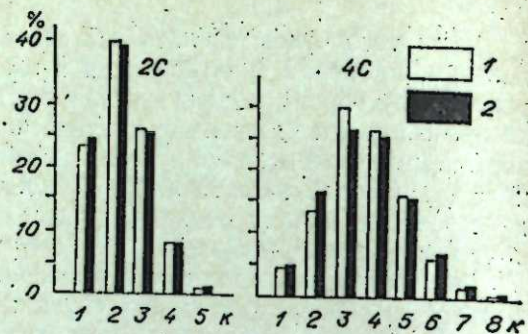


Рис. 3. Доля ядер с различным числом ядрышек в ди- и тетраплоидных клетках печени крыс.

По горизонтали — число ядрышек; по вертикали — процент ядер. Распределения: 1 — наблюдаемые; 2 — рассчитанные.

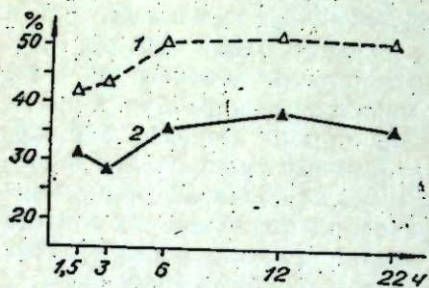


Рис. 2. Процент слившихся ядрышек в двухядерных клетках корневой меристемы лука.

По горизонтали — время после отмывки кофеина; по вертикали — % слившихся ядрышек. 1 — контроль; 2 — актиномицин.

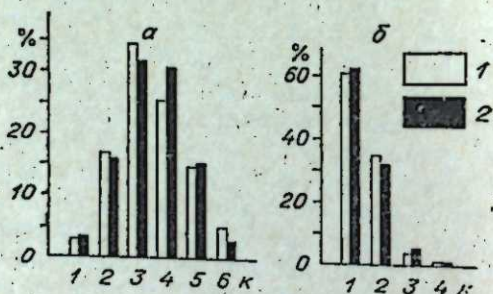


Рис. 4. Наблюдаемые (1) и рассчитанные (2) распределения в диплоидных клетках печени мыши (а) и джунгарского хомячка (б).

Обозначения те же, что на рис. 3.

Найденная закономерность дает возможность определить число функционирующих ядрышкообразующих районов хромосом в клетке. Для ядрышек диплоидных клеток печени двухдневных мышей линии ВгСС-57 нами были построены экспериментальные и рассчитанные распределения (рис. 4, а) которые удовлетворительно совпадали, когда при построении теоретического распределения число ядрышкообразующих районов равнялось шести. Полученный результат согласуется с литературными данными о наличии в диплоидном наборе хромосом мыши трех пар спутничных хромосом [27, 28]. Аналогичным путем мы нашли, что в диплоидных клетках джунгарского хомячка число ядрышкообразующих хромосом равно четырем (рис. 4, б).

Средние суммарные объемы ядрышек и средние объемы ди- и тетраплоидных ядер клеток печени крыс

Класс плоидности	Число ядер	Число ядрышек в ядре	Средний объем, мк ³	
			ядер	ядрышек
2С	30	1	247 ± 26	19 ± 2
	20	2	242 ± 40	18 ± 2
4С	30	1	530 ± 70	36 ± 4
	70	2	534 ± 35	30 ± 3
	84	3	548 ± 35	33 ± 2
	64	4	494 ± 40	31 ± 3

При подсчете числа ядрышек мы измеряли их объемы. Измерения показали, что средние суммарные объемы ядрышек постоянны в пределах клеток одного класса плоидности и с ростом

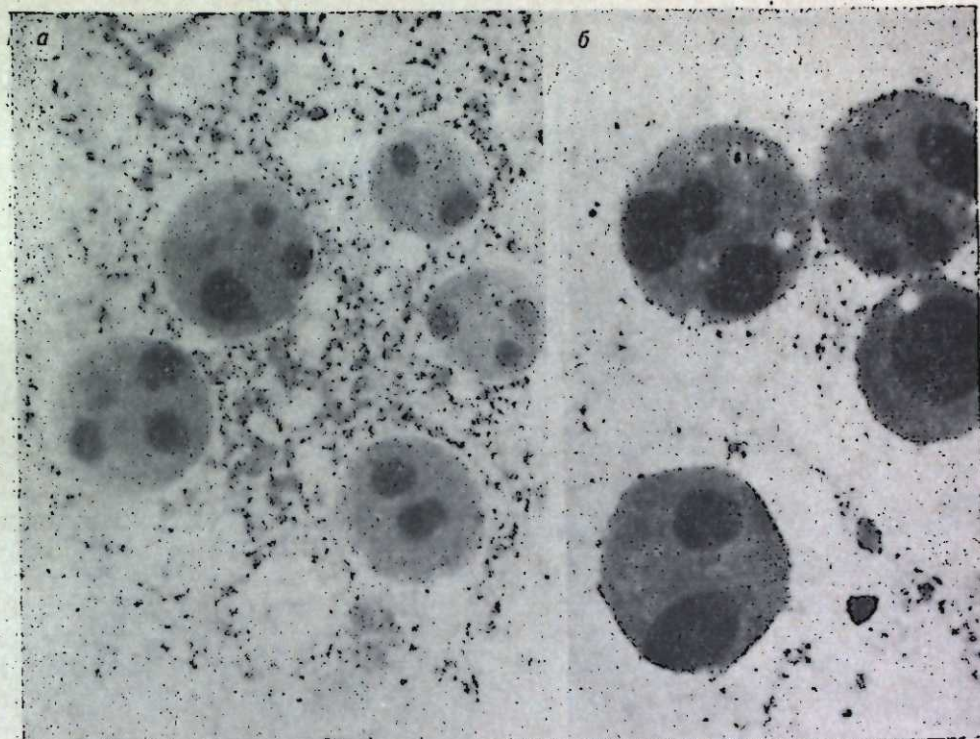


Рис. 5. Ядра клеток печени крыс. а) интактных, б) обработанных тиоацетамидом; в) обработанных актиномицином. Окраска толуидиновым синим. X1000.

плоидности кратко увеличивается. В тетраплоидных клетках средний суммарный объем ядрышек в два раза больше, чем в диплоидных (см. таблицу). Следовательно, в результате слияния общая масса нуклеоларного материала не изменяется. Полученные данные подтверждают модельные представления.

Экспериментальное изменение размеров интерфазных ядрышек. Поскольку собственная подвижность ядрышек в интерфазном ядре мала, правомерно предположить, что наиболее существенным фактором слияния ядрышек является их относительный размер. Мы по-

пытались проверить это предположение и определить устойчивость ассоциаций слившихся ядрышек, изменяя их размеры с помощью тиоацетамида и актиномицина Д. В эксперименте с тиоацетамидом мы наблюдали увеличение объемов ядрышек клеток печени в 3—4 раза по сравнению с нормой (рис. 5). С ростом объемов ядрышек уменьша-

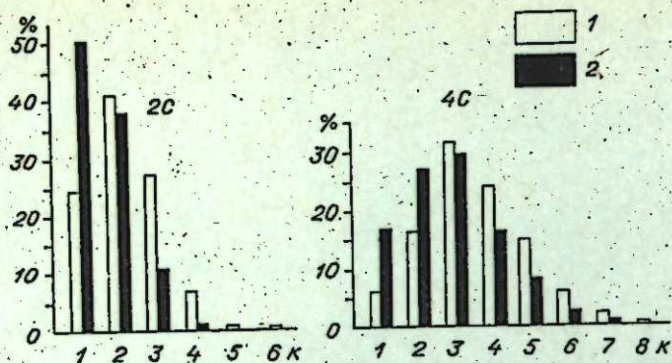


Рис. 6. Частота встречаемости ядер с различным числом ядрышек в ди- и тетраплоидных клетках печени крыс в норме и при воздействии тиоацетамидом.

По горизонтали — число ядрышек; по вертикали — % ядер. Распределения: 1 — в контроле, 2 — в опыте.

лось их среднее число благодаря увеличению доли ядер с одним ядрышком (рис. 6).

При действии на клетки печени актиномицином Д размеры ядрышек уменьшаются примерно в два раза по сравнению с нормой (рис. 5, а, в). Однако процентное соотношение ядер с различным числом ядрышек в ди- и тетраплоидных клетках печени существенно не различается в опыте и контроле (рис. 7). Полученные данные говорят об устойчивости

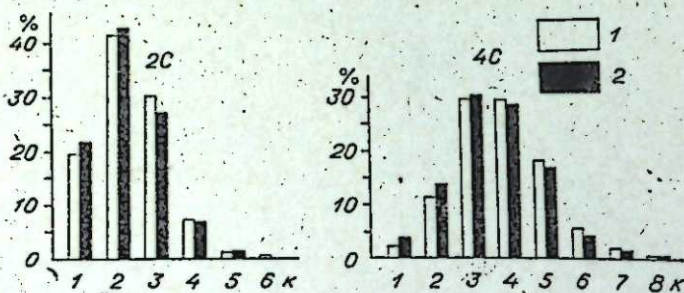


Рис. 7. Доля ядер с различным числом ядрышек в ди- и тетраплоидных клетках печени крыс в норме (1) и при воздействии актиномицином (2).

По горизонтали — число ядрышек; по вертикали — % ядер.

ассоциаций, образовавшихся в результате слияния ядрышек. Таким образом, слившись на определенном этапе функционирования клетки, ядрышковые ассоциации не распадаются при дальнейшем уменьшении их размеров.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты исследования позволили выявить некоторые закономерности поведения ядрышек в телофазно-интерфазный период митотического цикла клетки.

Согласно нашим данным, процесс формирования ядрышек происходит при практически полном отсутствии синтеза молекул рибосомной и отдельной ядерной РНК. Это позволяет решить вопрос о возможности формирования ядрышек при подавленном синтезе РНК, долгое время дискутировавшийся в литературе [29—33]. На основании полученных данных мы высказываем предположение о том, что скорость процесса конденсации пронуклеолярного материала зависит от величины поверхности ядрышкового организатора и количества частиц РНК, присутст-

вующих в ядрах дочерних клеток после митоза. С возобновлением синтеза рибосомной РНК резко увеличивается поверхность ядрышкового организатора — это будет способствовать ускорению процесса конденсации; в отсутствие синтеза рибосомной РНК процесс реконструкции ядрышек будет протекать с меньшей скоростью. Образование ядрышек из материалов, синтезированных до митоза, значительно увеличивает эффективность работы ядрышка как организатора формирования рибосом.

В процессе формирования ядрышки сливаются, с прекращением роста их объемов процент слившихся ядрышек остается неизменным. Найденная закономерность согласуется с данными Аменты [18], полученными на клетках культуры ткани, а также автордиографическими данными Губенко и Беляевой [34], согласно которым интенсивность включения меченого уридина в ядрышки резко увеличивается после митоза и существенно не изменяется в ходе периодов S и G₂ митотического цикла клетки.

Слияние ядрышек приводит к изменениям их объемов: суммарный объем ядрышек увеличивается прямо пропорционально степени пloidности ядер; сходные данные получили ряд авторов [26, 35, 36], однако они не анализировали свои результаты с точки зрения процесса слияния.

Анализ наших данных и данных литературы [17, 25, 37] позволяет считать, что свобода перемещения ядрышек в интерфазном ядре ограничена. Экспериментальные данные указывают также на равновероятное распределение элементарных ядрышек в объеме ядра. Однако, если положение ядрышковых организаторов в интерфазном ядре фиксировано, то следует ожидать, что ядрышки расположатся в объеме ядра не случайным образом. Кажущееся противоречие полученных данных мы объясняем следующим образом. В клонах клеток корневой меристемы растений, особенно в дочерних клетках, а также в тетрадах, формируемых клетками пыльцы [17, 37], часто наблюдается сходство в числе и расположении ядрышек. Тем не менее анализ имеющегося фактического материала позволяет утверждать, что строгой идентичности в расположении ядрышек нет. Так, в пыльцевых клетках пшеницы только половина тетрад обладает одинаковым числом ядрышек; в двухъядерных клетках корешков лука, полученных нами с помощью кофеина, около 25% клеток имеют ядра с одним и двумя ядрышками; примерно 50% двухъядерных клеток печени крыс обладают ядрами с различным числом ядрышек. Аналогичная картина, очевидно, наблюдается и в ситуации, когда цитотомия протекает нормально. При этом с увеличением числа поколений клеток одного клона расположение ядрышек существенно отклоняется по сравнению с исходной клеткой. Анализируемые нами распределения построены по данным случайных выборок, включающих всевозможные случаи расположения ядрышек, т. е. носят статистический характер, поэтому для популяции клеток в целом можно говорить о равновероятном расположении ядрышек в объеме ядра.

В итоге можно дать некоторые практические рекомендации, связанные с использованием числа и размеров ядрышек как показателя активности функционирования клетки. Таким показателем может служить суммарный объем ядрышек интерфазного ядра в клетках одного класса пloidности. Этот параметр лабилен, быстро и четко реагирует на самые разнообразные воздействия, как это наблюдалось в экспериментах с тиоацетамидом и актиномицином Д: объем ядрышек постоянен в одном варианте эксперимента, хотя между вариантами могут быть значительные различия. Однако изменение среднего числа ядрышек в клетках одного класса пloidности (а тем более в смеси клеток разной пloidности) однозначно интерпретировать нельзя: устойчивость ядрышковых ассоциаций достаточно велика; слившись однажды, такие ассоциации сохраняются при дальнейшем уменьшении объемов, а полученная картина будет отражать изменения, происшедшие на других этапах функцио-

нирования клетки, что, по-видимому, и приводит к кажущейся зависимости числа ядрышек от длительности интерфазы [20]. Увеличение же числа ядрышек может произойти, например, вследствие возросшей полиплоидии.

Одним из веских аргументов в пользу случайного характера процесса слияния ядрышек могут служить данные о приблизительно биномиальном распределении ядер по числу содержащихся в них ядрышек. Найденная закономерность дает возможность определить число ядрышкообразующих районов хромосом в интерфазных ядрах и тем самым проверить правильность определения этого числа другими методами [38]. Таким путем можно анализировать случай инактивации ядрышко-вых организаторов или элиминации ядрышкообразующих хромосом, наблюдаемые у растений при межвидовой гибридизации [39—43], при анеуплоидии и полиплоидии.

ВЫВОДЫ

1. Ядрышки интерфазного ядра образуют ассоциации путем слияния, так что среднее число наблюдаемых ядрышек всегда ниже, чем число ядрышкообразующих районов хромосом.

2. Процессы формирования и слияния ядрышек могут происходить в условиях полного и частичного блока синтеза РНК.

3. Распределение ядер по числу ядрышек в интерфазных клетках близко к биномиальному; обнаруженная закономерность дает возможность анализировать исходное число активных ядрышкообразующих районов хромосом.

4. Средний суммарный объем ядрышек на клетку постоянен и с ростом плоидности ядер пропорционально увеличивается. С прекращением роста объемов ядрышек прекращается и процесс слияния; сформированные в результате слияния ассоциации ядрышек после уменьшения их размеров не распадаются. Поэтому для характеристики функционального состояния клетки можно использовать лишь изменение общей массы ядрышкового материала в интерфазных клетках определенного класса плоидности, тогда как изменение числа наблюдаемых ядрышек можно привлекать в частных случаях, которые должны быть исследованы дополнительно.

5. Результаты морфометрического исследования не противоречат предположению о первоначальном распределении ядрышкообразующих районов в объеме ядра по закону равномерной плотности. В интерфазных клетках собственная подвижность ядрышек ограничена, что согласуется с представлением о наличии определенной пространственной организации хромосом в ядре.

6. Полученные в работе данные подтверждают представление о статистическом характере процесса слияния ядрышек. Этот процесс определяет в основном исходное число ядрышкообразующих районов хромосом и относительные размеры функционирующих в интерфазном ядре ядрышек.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
15/V 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Кикнадзе И. И. 1961. О взаимодействии ядрышка и хромосом.—Цитология, 3, 1, 3—19.
2. Ченцов Ю. С. 1966. Структура и химия ядрышка как органонда синтеза клеточных рибосом.—Усп. совр. биол., 62, 3, 324—344.

3. Кикнадзе И. И., Беляева Е. С. 1967. Ядрышко, закономерности его формирования и генетическая роль.—Генетика, 7, 8, 149—161.
4. Hay E. D. 1968. Structure and function of the nucleolus in developing cells.—In: Ultrastructure in biological systems, 3. The nucleus, N. Y.—London, 2—79.
5. Bernhard W., Granboulan N. 1968. Electron microscopy of the nucleolus in vertebrate cells.—In: Ultrastructure in biological systems, 3. The nucleus, N. Y.—London, 81—137.
6. Lafontaine J. G. 1968. Structural components of the nucleus in mitotic plant cells.—In: Ultrastructure in biological systems, 3. The nucleus, N. Y.—London, 151—196.
7. Busch H., Smetana K. 1970. The nucleolus, N. Y.—London, Acad. Press.
8. Кикнадзе И. И. 1972. Функциональная организация хромосом. Л., «Наука».
9. Stenram U. 1963. Effect of diet on the nucleolus.—Exper. Cell. Res., Suppl., 9, 176—181.
10. Stenram U. 1964. Radioautographic labelling and the nucleolar volume rats following administration of moderate doses of actinomycin D.—Exper. Cell. Res., 36, 2, 242—245.
11. Nadal C., Zajdela F. 1967. Polyploidie hepaticque du rat. 4. Variations experimentales du volume nucleolaire des hepatocytes et leurs mecanismes de regulation.—Exper. Cell. Res., 48, 3, 518—528.
12. Simard R. 1970. The nucleus: action of chemical and physical agents.—Intern. Rev. Cytol., 28, 169—211.
13. Wallace H. 1963. Nucleolar growth and fusion during cellular differentiation.—J. Morphology, 112, 3, 261—278.
14. Gonzalez S. P., Nardone R. M. 1968. Cyclic nucleolar changes during the cell cycle. I. Variations in number, size, morphology and position.—Exper. Cell. Res., 50, 3, 599—615.
15. Клишов А. А. 1968. Морфологический аспект проблемы ядрышка.—Архив анат., гистол. и эмбриол., 54, 5, 117—123.
16. Micu D., Mihailescu E., Stroescu O., Olinescu V., Stefanescu M. 1971. Lymphocyte nucleologram.—Rev. Roum. Med. Interne, 8, 5, 473—478.
17. Heitz E. 1931. Die Ursache der Gesetzmässigen Zahl, Lage Form und Grösse pflanzlicher Nucleolen.—Planta, 12, 4, 775—844.
18. Amenta P. S. 1961. Fusion of nucleoli in cells cultured from heart of *Triturus viridescens*.—Anat. Record, 139, 2, 155—165.
19. Прокофьева-Бельговская А. А. 1966. Природа ассоциации акроцентрических хромосом человека.—Цитология, 8, 2, 155—165.
20. Гиндилис В. М., Павулсоне С. А. 1967. К вопросу о природе ассоциаций спутничных хромосом человека.—Цитология, 9, 7, 853—862.
21. Шерудило А. И., Семешин В. Ф. 1969. Некоторые закономерности процесса слияния ядрышек в интерфазном ядре.—Генетика, 5, 4, 65—72.
22. Семешин В. Ф., Шерудило А. И. 1974. Изучение деформации ядер и ядрышек на препаратах отпечатков и мазков суспензии клеток печени.—Цитология, 16, 6, 704—708.
23. Семешин В. Ф. 1975. Некоторые закономерности процессов формирования и слияния ядрышек. (Автореф. дис.).
24. Semeshin V. F., Sherudilo A. I., Belyaeva E. S. 1975. Nucleoli formation under inhibited RNA synthesis.—Exper. Cell. Res. (in press).
25. Шерудило А. И., Семешин В. Ф. 1971. Факторы, определяющие изменения числа ядрышек в ядре.—Цитология, 13, 6, 752—759.
26. Mironescu St., Dragomir C. 1967. Number, Volume, surface and inner structure of the rat liver cells nucleoli.—Exper. Cell. Res., 48, 1, 140—145.
27. Bennett D. 1966. Non-random association of chromosomes during mitotic metaphase in tissue cells of the mouse.—Cytologia, 31, 4, 411—415.
28. Henderson A. S., Eicher E. M., Yu M. T., Atwood K. C. 1974. The chromosomal location of ribosomal DNA in the mouse.—Chromosoma, 49, 2, 155—160.
29. Беляева Е. С. 1964. Формирование ядрышка при ингибировании синтеза РНК и белка.—Цитология, 6, 5, 588—591.
30. Ченцов Ю. С., Андреев В. В. 1966. Подавление роста ядрышек в разделенных клетках культуры ткани при действии низких доз актиномицина. Прижизненные наблюдения.—Ж. общ. биол., 27, 5, 615—619.
31. Gimenez-Martin G., de la Torre, Fernandez-Gomez M. E., Gonzalez-Fernandez A. 1974. Experimental analysis of nucleolar reorganization.—J. Cell. Biol., 60, 2, 502—507.
32. Phillips St. G. 1972. Repopulation of the postmitotic nucleolus by preformed RNA.—J. Cell. Biol., 53, 3, 611—623.
33. Phillips D. M., Phillips St. G. 1973. Repopulation of postmitotic nucleoli by preformed RNA. 2. Ultrastructure.—J. Cell. Biol., 58, 1, 54—63.
34. Губенко И. С., Беляева Е. С. 1971. Интенсивность включения C^{14} и H^3 -уридина в клетки на различных стадиях митотического цикла.—Цитология, 13, 6, 702—710.

35. Nadar C. 1967. Polyploidie hepaticque du rat. 3. Etude des nucleoles des cellules hepaticques du rat normal.— *Exper. Cell. Res.*, 48, 3, 507—517.
36. Meinders-Groeneveld J., James J. 1971. Some quantitative data regarding the nucleoli in cell nuclei from liver of different ploidy classes.— *Z. Zellforsch.*, 114, 2, 165—174.
37. Darvey N. L., Driscoll C. J. 1972. Nucleolar behaviour in Triticum.— *Chromosoma*, 36, 2, 131—139.
38. John B., Levis K. R. 1968. The chromosome complement.— *Protoplasmatologia*, 4/A, 1—202.
39. Navashin M. S. 1934. Chromosome alteration caused by hybridization and their bearing upon certain general genetic problems.— *Cytologia*, 5, 169—203.
40. Keop B. 1962. Satellite and nucleolar number in hibrids between *Ribes nigrum* and *Ribes grossularia* and in their backcrosses.— *Canad. J. Genet. Cytol.*, 4, 1, 204—218.
41. Шкутима Ф. М. 1968. Формирование ядрышка у пшенично-ржаных амфидиплоидов.— *Генетика*, 4, 8, 17—23.
42. Wallace H., Langridge W. H. R. 1971. Differential amphiplasty and the control of ribosomal RNA synthesis.— *Heredity*, 27, 1, 1—13.
43. Davies D. R. 1974. Chromosome elimination in inter-specific hybrids.— *Heredity*, 32, 2, 267—270.

V. F. Semeshin, I. I. Kiknadze, A. I. Sherudilo

SOME PRINCIPLES OF FORMATION AND FUSION PROCESSES OF NUCLEOLI

The behaviour of nucleoli during telophase—interphase stage of mitotic cell cycle has been studied. It was developed a theoretical model of probabilistic formation and fusion of nucleoli. Experimental check of this model showed that RNA synthesis is not a necessary condition for nucleoli formation and fusion; nucleoli fusion is being ceased during the first half of interphase; the population of interphase cells exhibits almost a binomial distribution of the number of nucleoli; in nuclei of certain ploidy the average total volume of nucleoli is constant; the number of nucleoli, observed in the interphase nucleus, is determined by a number of nucleolar organizers and by the ratio of the total nucleolar volume to the nucleus volume. The principles obtained permit to establish the number of nucleolar organizers, acting in the interphase nucleus, and to differentiate the process of inactivation of nucleolar organizers from that of fusion of already formed nucleoli.

УДК 581.192 : 546.32.41

А. А. ТИТЛЯНОВА, Н. А. ТИХОМИРОВА

ТРАНСФОРМАЦИЯ ЭЛЕМЕНТАРНОГО ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНОГО МАТЕРИАЛА В СИСТЕМЕ: ЗЕЛЕНАЯ ФИТОМАССА — ВЕТОШЬ — ПОДСТИЛКА

Рассматривается характер изменения элементарного химического состава зеленой фитомассы при превращении ее в ветошь и далее в подстилку в двух травяных биогеоценозах: луговом и степном.

Для каждого из элементов — N, Si, Ca, K, Mg, Al, Fe, Mn, P, S, Cl, Na — определены ведущие процессы трансформации. Приводятся данные специального опыта по изучению баланса химических элементов в разлагающейся подстилке.

Химический элементарный состав зеленой фитомассы фитоценоза зависит от количественного участия видов, слагающих фитоценоз, поскольку каждый вид обладает характерным для него элементарным химическим составом [1, 2]. Содержание химического элемента в рас-

тениях данного вида не является константой — оно изменяется в некоторых пределах в связи с экологическими условиями существования и фазой развития растений [3, 4]. Следовательно, химический состав фитоценоза есть функция двух величин: количественного видового состава и химического состава каждого вида. Обе эти величины изменяются со временем независимо друг от друга.

Химический элемент состав ветоши* зависит от химического состава зеленой фитомассы, из которой формируется ветошь, от интенсивности процессов транслокации питательных веществ из отмирающих органов в вегетирующие и процессов выщелачивания мобильных элементов из зеленой фитомассы и ветоши (5, 6).

Химический элементарный состав подстилки** зависит от элементарного химического состава ветоши, из которой формируется подстилка, и от соотношения интенсивностей процессов выщелачивания элементов и их вторичной аккумуляции в подстилке [7—9].

Цель настоящей работы состояла в изучении трансформации элементарного химического состава растительного материала в цепи превращений: зеленая надземная фитомасса — ветошь — подстилка, в определении ведущих процессов трансформации для каждого элемента и сравнении этих процессов в двух разных биогеоценозах.

Исследования проводили в 1970—1972 гг. на стационаре «Карачи» (Барабинская низменность) в двух травяных биогеоценозах: разнотравно-бобово-вейниковом лугу на черноземно-луговой почве (в дальнейшем — луговой БГЦ) и луговой разнотравно-злаковой степи на черноземе обыкновенном (в дальнейшем — степной БГЦ).

Изучали содержание N, Si, K, Ca, Mg, Na, Cl, P, S, Al, Fe; Mn в надземной зеленой фитомассе, ветоши и подстилке. Пробы отбирали каждый месяц (с мая по октябрь) с десяти пробных площадок [10] в течение двух лет. Материал высушивали, очищали от почвы и из десяти повторностей готовили среднюю пробу, которую в дальнейшем подвергали озолению. Из сухой средней пробы определяли азот по методу Кьельдаля; из золы — Si, Ca, Mg, Al, Fe, Mn на квантометре, K, Na на пламенном фотометре, Cl — аргентометрически, P — колориметрически по методу Соловьевой и Рихтер, S — объемным методом по Айдиняну, Ивановой, Соловьевой [11]. Полученные результаты выражали в % элемента на сухое вещество.

Специальный опыт по изучению баланса химических элементов в разлагающейся подстилке проводили следующим образом. С площадок по 0,25 м² удаляли 10 см почвы, вместо почвы помещали суглинок. Поверх суглинка укладывали известное количество подстилки. В октябре 1971 г. (начало опыта) и затем в течение лета 1972 г. ежемесячно на площадки вносили свежесформировавшуюся ветошь с соседних участков. За год было внесено такое количество ветоши, которое в естественных условиях переходит в подстилку в течение года. Через год площадки разбирали. Определяли количества N, Si, K, Ca, Mg, Na, Fe, Al, Mn в подстилке, неразложившейся ветоши и суглинке. Таким образом был подсчитан баланс элементов за год [12].

Луговой и степной БГЦ довольно близки по химическому составу зеленой фитомассы, ветоши и подстилки (табл. 1). В зеленой фитомассе для обоих БГЦ практически равны концентрации N, Al, Fe и Mn, довольно близки концентрации K, P и S, значительно различаются концентрации Mg, Si и Ca и очень резко — Na и Cl. Различия в концентрациях определяются видовым составом фитоценозов. Значительно большая концентрация Si связана с обилием злаков (*Poa angustifolia*, *Calamagrostis epigeous*), а Na и Cl — с наличием галофильного разнотравья (*Gallatella biflora*) в луговом БГЦ. В степном БГЦ значительная часть растительности падает на долю бобовых (*Vicia cracca*, *Medicago falcata*), которые являются концентраторами Ca.

Рассмотрим изменения концентраций элементов при превращении зеленой фитомассы в ветошь и далее в подстилку.

* Ветошью называются все отмершие, пожелтевшие части растений, сохранившие связь с растением, и целые отмершие растения, стоящие «на корню».

** Подстилкой называются все отмершие части и целые растения, потерявшие связь с живыми растениями и лежащие на почве.

Концентрации химических элементов в растительном материале, % в сухом весе (средние

Биогео- ценоз	Объект	N	P	Ca	K	Mg
Луговой	Зеленая фито- масса	1,57± 0,02	2,38± 0,19	0,43± 0,04	1,90± 0,15	0,41± 0,02
	Ветошь	0,77± 0,01	4,18± 0,18	0,45± 0,04	0,30± 0,04	0,22± 0,02
	Подстилка	1,74± 0,03	3,66± 0,20	0,92± 0,05	0,31± 0,02	0,26± 0,04
Степной	Зеленая фито- масса	1,53± 0,19	1,10± 0,18	1,01± 0,11	1,62± 0,23	0,20± 0,01
	Ветошь	0,81± 0,07	2,45± 0,37	1,30± 0,12	0,73± 0,14	0,20± 0,01
	Подстилка	1,46± 0,13	3,63± 0,22	2,18± 0,25	0,32± 0,03	0,28± 0,02

Примечание. Данные по степному биогеоценозу получены Н. Г. Шатохиной.

Особенно значительные изменения концентраций элементов, фактически полная трансформация химического элементарного состава растений, происходят при отмирании растений — в процессе образования ветоши. Различия в химическом составе зеленой фитомассы и ветоши иллюстрируются в табл. 2. Отношение концентраций химических элементов в ветоши и зеленой фитомассе (C^D/C^G) показывает, во сколько раз обедняется или обогащается каким-либо элементом ветошь по сравнению с зеленой фитомассой.

В ветоши происходит накопление Al, Fe и Si (табл. 1 и 2). Один грамм сухой зеленой фитомассы лугового БГЦ содержит в среднем 23,8 мг Si, 0,30 мг Fe и 0,25 мг Al, а 1 г сухой ветоши — 41,8 мг Si, 0,69 мг Fe и 1,11 мг Al. В степном БГЦ 1 г зеленой фитомассы содержит в среднем 11,0 мг Si, 0,28 мг Fe и 0,27 мг Al, 1 г ветоши — 24,5 мг Si, 0,73 мг Fe и 1,13 мг Al. Содержание Ca практически не меняется при переходе зеленой фитомассы в ветошь в обоих биогеоценозах. Содержание же большинства элементов падает. В ветоши лугового БГЦ остается приблизительно 60% Mn, 50% Mg и N, около 40% S, Na и P, всего 20% K и не более 10% Cl из тех количеств, которые были аккумулярованы в зеленой фитомассе. В степном БГЦ в ветоши сохраняется приблизительно 60—70% P и S, 40—50% K и N и лишь 10% Mn. Содержание Mg в степном БГЦ не меняется.

Характеризуя в целом картину перехода зеленой фитомассы в ветошь, можно сказать, что отмершие части растений и целые растения обедняются элементами, физиологически важными (N, K, P, S, Mg, Mn) и легко подвижными (Na, Cl), и обогащаются элементами, которые часто считаются балластными (Si, Fe, Al), ибо физиологические функции их неизвестны.

Общий характер процессов трансформации подчеркивается близостью отношений концентраций (C^D/C^G) в луговом и степном БГЦ. Отношения почти совпадают для N, Si, Ca, Al, Fe; если происходит накопление элемента в ветоши, то в обоих БГЦ ($C^D/C^G > 1$), а если наблюдаются потери, то тоже в обоих БГЦ ($C^D/C^G < 1$). Только Na в ветоши степного БГЦ накапливается, а из ветоши лугового БГЦ исчезает.

Таблица 1

данные ±m)

Al	Fe	Mn	Cl	P	S	Na
0,025± 0,003	0,030± 0,003	0,009± 0,001	0,68± 0,04	0,19± 0,02	0,14± 0,01	0,13± 0,02
0,111± 0,015	0,069± 0,009	0,005± 0,0	0,05± 0,02	0,06± 0,0	0,06± 0,01	0,05± 0,01
0,330± 0,038	0,180± 0,020	0,012± 0,001	0,09± 0,02	0,12± 0,0	0,10± 0,0	0,09± 0,01
0,027± 0,005	0,028± 0,002	0,100± 0,001	0,05± 0,0	0,25± 0,04	0,188± 0,022	0,009± 0,001
0,113± 0,011	0,073± 0,006	0,013± 0,0	—	0,15± 0,01	0,135± 0,011	0,025± 0,006
0,727± 0,099	0,368± 0,040	0,033± 0,004	—	0,13± 0,01	0,240± 0,022	0,088± 0,006

Обеднение мертвых растений физиологически важными и подвижными элементами можно объяснить наличием двух процессов. Первый из них — реутилизация элементов растущими и активно вегетирующими органами, что было показано для N, K, P, S в физиологических опытах [13].

Второй процесс — выщелачивание подвижных элементов K, Na, S, Cl из стареющей зеленой фитомассы и ветоши осадками. Это явление отмечалось в лесах при исследовании биологического круговорота [14]. Следовательно, обеднение отмирающих растений элементами биогенами происходит и в пассивном процессе (выщелачивание), и в активном (реутилизация).

Сложнее найти причины обогащения ветоши алюминием, железом и кремнием. Одной из причин может быть обеднение ветоши бобовыми и разнотравьем, представители которых быстро переходят в подстилку, и обогащение злаками — концентраторами Si. Второй причиной может быть механическое загрязнение ветоши пылью.

Таблица 2

Отношение концентраций химических элементов

Биогеоценоз	Показатель	N	Si	K	Cl	Ca	Mg	P	S	Na	Al	Fe	Mn
Луговой	C^D/C^G	0,5	1,8	0,2	0,1	1,0	0,5	0,3	0,4	0,4	4,4	2,3	0,6
	C^L/C^D	2,3	0,9	1,0	1,8	2,0	1,2	2,0	1,7	1,8	3,0	2,6	2,4
Степной	C^D/C^G	0,5	2,2	0,4	—	1,3	1,0	0,6	0,7	2,8	4,2	2,6	0,1
	C^L/C^D	1,8	1,5	0,4	—	1,7	1,4	0,9	1,8	3,5	6,4	5,0	2,5

Примечание. G — зеленая фитомасса; Д — ветошь; L — подстилка.

Проанализируем реальность этих причин на материалах по луговому БГЦ. Можно полагать, что запас ветоши в сентябре 1971 г., равный 1,9 т/га, — результат ее образования от 15 июля до 20 сентября (2,2 т/га). Условимся считать, что вся свежесформованная ветошь состояла из злаков, и вычислим количество Si, которое при этом должно было бы быть в сентябрьской ветоши.

Содержание злаков в июле 1971 г. составляло приблизительно 39% от общей зеленой фитомассы, причем на каждый грамм злаков приходилось приблизительно 0,029 г Si. В августе доля злаков повысилась до 43%, при этом каждый грамм злаков содержал приблизительно 0,034 г Si. Возьмем наибольшую концентрацию Si в злаках — 0,034 г Si/1 г сухого веса злаков — и примем, что весь запас ветоши в сентябре 1971 г. (1,9 т/га, или 190 г/м²) составляли злаки. Тогда максимально возможный запас Si составит 5,5 г/м², а реальный запас Si в ветоши — 9,5 г/м², т. е. разница достигает 42%. Подобные же расчеты для алюминия показывают, что его максимально возможный запас в ветоши составил бы 0,019 г/м², а реальный запас равен 0,437 г/м², т. е. в 23 раза больше.

Следовательно, предположение, что изменение ботанического состава фитомассы при переходе ее в ветошь может привести к обогащению кремнием, железом и алюминием, опровергается приведенными расчетами.

Рассмотрим следующее предположение — загрязнение ветоши пылью. Оставим в силе предыдущее допущение о том, что всю массу ветоши составляют злаки. Тогда максимально возможный запас Si в сентябрьской ветоши будет 5,5 г/м². Следовательно, нужно добавить с пылью 4,0 г/м² Si, чтобы получить его реальный запас, равный 9,5 г/м². Будем считать, что источником пыли является почва данного биогеоценоза, в 1 г которой содержится 335 мг Si, 66 мг Al и 34 мг Fe [15]. Чтобы добавить к ветоши 4,0 г/м² Si, нужно внести приблизительно 12 г пыли на 1 м². С 12 г пыли на ветоши оседет 0,79 г/м² Al и 0,41 г/м² Fe. Реальный запас Al — 0,44 г/м² и Fe — 0,15 г/м², т. е. в ветоши Al приблизительно в два раза, а Fe — в три раза меньше, чем было бы при загрязнении ветоши пылью. Следовательно, расчеты не подтверждают предположения о пыли как источнике избыточного количества Si, Al, Fe.

Остается предположить, что существует активная транслокация Si, Al, и Fe в стареющие и отмирающие органы, противоположная по направлению транслокации K, P, S, Mg. Физиологическое значение такой транслокации не ясно, но самый факт ее существования весьма вероятен.

Рассмотрим химический элементарный состав подстилки (табл. 1, 2). В табл. 2 даны значения отношения C²/C¹, показывающего, во сколько раз подстилка обедняется или обогащается тем или иным элементом по сравнению с ветошью. Данные иллюстрируют накопление элементов в подстилке. Подстилка относительно богаче ветоши, из которой она формируется, всеми элементами (кроме Si в луговом БГЦ и K в степном) в полтора — три раза.

Подстилка, в которой чрезвычайно интенсивно протекают микробиологические процессы и где деструкция органического вещества сопровождается его ресинтезом, служит биогеохимическим барьером, задерживающим химические элементы. Микробиологическое накопление азота в подстилке неоднократно отмечалось исследователями [7]. Давно было также замечено накопление в подстилке Al и Fe [16—19]. Н. И. Базилевич недавно высказала предположение, что обогащение этими элементами остатков мертвых растений обязано воздействию образующихся гумусовых кислот на минеральную часть почвы [20]. Большинство же авторов считает, что источником Fe и Al служат сами

Т а б л и ц а 3

Годовой баланс химических элементов в процессе разложения подстилки в луговом и степном биогеоценозах (г/м²)

Статьи баланса	Si	K	Ca	Mg	Na	Al	Fe	Mn
<i>Луговой биогеоценоз</i>								
Было в подстилке в октябре 1971 г.	6,20	0,84	2,50	0,56	0,12	0,97	0,40	0,024
Поступило с ветошью с октября 1971 г. по сентябрь 1972 г.	21,30	1,64	2,74	1,44	0,24	0,63	0,33	0,056
Всего поступило на площадку	27,50	2,48	5,24	2,00	0,36	1,60	0,73	0,080
Найдено в ветоши и подстилке в октябре 1972 г.	20,00	1,10	5,30	1,20	0,13	2,75	1,30	0,148
Выщелочено из подстилки (потери)	7,50	1,38	0,0	1,21	0,23	0,0	0,0	0,0
Поступило в подстилку из суглинка	0,0	0,0	0,06	0,0	0,0	1,15	0,57	0,068
Отношение потерь к поступлению с ветошью, %	35	84	0	84	96	0	0	0
<i>Степной биогеоценоз</i>								
Было в подстилке в октябре 1971 г.	4,86	0,49	3,80	0,49	0,15	0,78	0,47	0,052
Поступило с ветошью с октября 1971 г. по сентябрь 1972 г.	8,04	2,60	4,52	0,67	0,07	0,37	0,24	0,048
Всего поступило на площадку	12,90	3,09	8,32	1,16	0,22	1,15	0,71	0,100
Найдено в ветоши и подстилке в октябре 1972 г.	8,80	1,08	7,42	0,65	0,13	2,00	0,99	0,096
Выщелочено из подстилки (потери)	4,10	2,01	0,90	0,51	0,09	0,0	0,0	0,004
Поступило в подстилку из суглинка	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,85	0,28	0,0
Отношение потерь к поступлению с ветошью, %	51	77	20	76	128	0	0	8

растения и в подстилке происходит лишь относительное концентрирование данных элементов, остальные элементы выщелачиваются из подстилки, и подстилка ими обедняется.

Наши данные показывают, что основные потери химических элементов происходят в процессе перехода зеленой фитомассы в ветошь. В подстилке же идет процесс относительного накопления подвижных элементов — Cl, Na, S, P, K и абсолютного накопления Al и Fe, что отражается в химическом элементарном составе данного компонента биогеоценоза и подтверждается результатами балансового опыта, постановка которого описана выше.

Анализ годового баланса химических элементов в процессе разложения подстилки (табл. 3) свидетельствует о том, что Al и Fe в обоих биогеоценозах и Mn в луговом БГЦ обнаруживают способность к аккумуляции в подстилке. Рассчитанный баланс зольных элементов показал, что в подстилку лугового БГЦ с ветошью поступило 0,63 г/м² Al, 0,33 г/м² Fe и 0,056 г/м² Mn, а общее увеличение количества этих элементов в подстилке за год составляет 1,15 г/м² Al, 0,57 г/м² Fe и 0,068 г/м² Mn. В подстилку степного БГЦ с ветошью поступило 0,37 г/м² Al и 0,24 г/м² Fe, количество Al в подстилке увеличилось на 0,85 г/м² и Fe на 0,28 г/м². Превышения накопления Mn над поступлением его в подстилку степного БГЦ не наблюдалось.

Полученный материал убедительно показывает, что в подстилке лугового БГЦ происходит абсолютное увеличение содержания Al, Fe и Mn и в подстилке степного БГЦ — Al и Fe, что превышает в 2—3 раза их поступление из растительных остатков.

Расчетами, аналогичными уже приведенным выше, можно показать, что повышение содержания Al, Fe и Mn в подстилке не связано с загрязнением ее нижележащим суглинком. Следовательно, ни механическое загрязнение, ни поступление с ветошью не являются причиной избыточного накопления этих элементов в подстилке. Причина накопления кроется в специфических реакциях извлечения Al, Fe и Mn из минеральной части почвы. Реакции могут протекать под воздействием гумусовых кислот, как считает Н. И. Базилевич, или вызываться активной деятельностью микроорганизмов-деструкторов минералов и накопителей R_2O_3 , существование которых было показано Т. В. Аристовской [21].

Говоря об активном накоплении Fe, Al и Mn или об относительном накоплении других элементов, мы не отрицаем их вымывания из подстилки. Вымывание элементов происходит, но интенсивность этого процесса ниже, чем интенсивность процесса аккумуляции, что и видно из баланса.

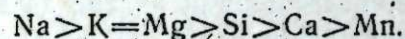
Балансовый опыт позволяет, кроме того, оценить подвижность элементов, выщелачивающихся из подстилки.

Запас элемента в подстилке определяется концентрацией элемента и количеством самой подстилки — ее запасом. Запас подстилки в начале опыта (октябрь 1971 г.) и количество ветоши, перешедшей за год в подстилку, выше в луговом БГЦ, чем в степном. Поэтому запас элемента в подстилке или общее поступление его с ветошью оказываются выше в степном БГЦ только для тех элементов, концентрация которых значительно выше в ветоши и подстилке степного БГЦ. Этими элементами для подстилки являются Ca и Mn, для ветоши — Ca и K.

Однако значения концентраций и абсолютные цифры запасов элементов не дают нам возможности сравнить интенсивности протекающих процессов выщелачивания или накопления для отдельных элементов и биогенов. Такое сравнение можно провести, зная отношения потерь (разница между количеством элемента, содержавшегося в подстилке в начале опыта плюс в поступившей за год ветоши, и количеством элемента, обнаруженным на площадке в конце опыта) к поступлению в течение года с ветошью, т. е. отношение величины убыли элемента из подстилки к величине его поступления в подстилку с ветошью.

Данные показывают, что процессы вымывания более активны в степном БГЦ. На это указывают гораздо большие потери Na, Ca и Si и отсутствие накопления Mn. Лишь вымывание K и Mg незначительно выше в луговом БГЦ.

Наиболее подвижным элементом является Na. Вымывание его из подстилки соответствует его поступлению в подстилку с ветошью (луговой БГЦ) и даже превышает его (степной БГЦ). Активно мигрируют также K и Mg. Менее подвижен Si. Мало подвижен Ca: в степном БГЦ выщелочено лишь 20% Ca от поступившего с ветошью, в луговом БГЦ потеря Ca не наблюдалась. По миграционной подвижности элементы могут быть расположены в следующий ряд:



Полученные данные позволяют сделать следующие выводы.

1. Луговой и степной биогеноз близки по элементарному химическому составу зеленой фитомассы. Различия в концентрациях химических элементов (большее содержание Si, Cl, Na в луговом БГЦ и Ca в степном) определяются различиями видового состава.

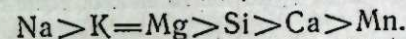
2. Основные потери химических элементов происходят при переходе зеленой фитомассы в ветошь.

3. Характер процессов трансформации элементарного химического состава зеленой фитомассы при переходе ее в ветошь одинаков для лугового и степного БГЦ. При этом растительный материал обедняется

физиологически важными элементами — N, K, P, S, Mg, Mn и легкоподвижными — Na, Cl и обогащается Si, Fe, Al.

4. При трансформации ветоши в подстилку происходит относительное увеличение содержания всех элементов и абсолютное накопление Al, Fe и Mn. Аккумуляция связана, по-видимому, с активным механизмом транслокации этих элементов из минеральной части почвы в подстилку.

5. Процессы вымывания химических элементов из подстилки происходят гораздо активнее в степном БГЦ, чем в луговом. По миграционной подвижности элементы можно расположить в следующий ряд:



Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
30/XII 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Титлянова А. А. 1972. О химическом элементарном составе некоторых видов *Artemisia*. — Бот. ж., 57, № 4, 469—481.
2. Титлянова А. А. 1974. Элементы-биогены калий и кальций в растениях. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, вып. 2, 35—42.
3. Титлянова А. А. 1974. Химический элементарный состав фитоценозов. — В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогенов Барабы, т. 1, Новосибирск, «Наука» с. 214—225.
4. Титлянова А. А., Шатокина Н. Г. 1974. Химический элементарный состав доминантных видов растений. — В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогенов Барабы, т. 1, Новосибирск, «Наука», с. 204—214.
5. Титлянова А. А. 1974. Построение баланса химических элементов в травяных биогенозах. — Почвоведение, № 6, 96—106.
6. Родни Л. Е., Базилевич Н. И. 1965. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.—Л., «Наука», 250 с.
7. Базилевич Н. И. 1965. Геохимия почв содового засоления. М., «Наука», 350 с.
8. Друзина В. Д. 1972. Сезонная динамика зольных элементов в надземной растительной массе лугового сообщества. — Растительные ресурсы, VIII, вып. 3, 397—403.
9. Koelling M. R., Kusera C. L. 1965. Dry matter losses and mineral leaching in bluestem standing crop and litter. — Ecology, 46, 529—532.
10. Титлянова А. А. 1971. Изучение биологического круговорота в биогенозах. Новосибирск, 31 с.
11. Айдинян Р. X., Иванова М. С., Соловьева Т. Г. 1968. Методы извлечения и определения различных форм среды в почвах и растениях. М., 21 с.
12. Тихомирова Н. А. 1973. Разложение подстилки в луговом и степном биогенозах и построение баланса углерода. — В кн.: Топологические аспекты изучения поведения веществ в геосистемах. Иркутск, с. 128—132.
13. Сатклифф Дж. Ф. 1964. Поглощение минеральных солей растениями. М., «Мир», 218 с.
14. Свиридова И. К. 1960. Результаты изучения вымывания азота и зольных элементов из крои древесных пород. — Докл. АН СССР, 138, № 3, 706—708.
15. Базилевич Н. И., Ковалев Р. В., Курачев В. М., Рябова Т. Н., Келлерман В. В. 1974. Морфология, химические и физико-химические свойства почв древнего приозерного вала. — В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогенов Барабы, т. 1, Новосибирск, «Наука», с. 59—74.
16. Большев Н. Н. 1947. Генезис обыкновенных черноземов Причуйской части Запдно-Сибирской низменности. — Почвоведение, № 11, 660—668.
17. Базилевич Н. И. 1958. Малый биологический круговорот зольных веществ и азота при лугово-степном и степном почвообразовании. — Почвоведение, № 12, 9—27.
18. Базилевич Н. И. 1962. Обмен минеральных элементов в различных типах степей и лугов на черноземных, каштановых почвах и солонцах. — В кн.: Проблемы почвоведения. М., Изд-во АН СССР, с. 148—206.
19. Ковда В. А. 1956. Минеральный состав растений и почвообразование. — Почвоведение, № 1, 6—38.
20. Базилевич Н. И., Джафарова Т. С. 1972. Роль растительности в первых стадиях почвообразования на Малом Кавказе. — Почвоведение, № 8, 19—29.
21. Аристовская Т. В. 1965. Микробиология подзолистых почв. М.—Л., «Наука», 186 с.

TRANSFORMATION OF ELEMENTARY CHEMICAL COMPOSITION
OF VEGETABLE MATERIAL IN THE SYSTEM GREEN PHYTOMASS —
DEAD PHYTOMASS — LITTER

The article deals with the changes in the elementary chemical composition of green phytomass when it becomes dead phytomass and then litter. It has been studied in meadow and steppe biogeocenoses.

The principal processes of transformation have been determined for each of the elements — N, Si, Ca, K, Mg, Al, Fe, Mn, P, S, Cl, Na.

Data of an experiment on studying of the balance of chemical elements in decomposing litter are presented.

УДК 581.193

А. В. АКСЕЛОВИЧ

СВЯЗЬ МЕЖДУ АКТИВНОСТЬЮ КАРБОАНГИДРАЗЫ,
ИНТЕНСИВНОСТЬЮ ФОТОСИНТЕЗА
И ВОДНЫМ РЕЖИМОМ ЯЧМЕНЯ И ПШЕНИЦЫ

Показано, что ряд сортов пшеницы и ячменя резко различаются активностью фермента карбоангидразы в листьях. У сортов с низкой активностью карбоангидразы интенсивность фотосинтеза выше, чем у сортов с высокой активностью этого фермента. Растения, по-разному устойчивые к почвенной засухе, имеют разную активность карбоангидразы в листьях. Обнаружена связь между активностью карбоангидразы, интенсивностью фотосинтеза и реакцией растений на изменение влажности почвы.

Обсуждается предположение, что реакция, катализируемая карбоангидразой, может лимитировать фотосинтез при высокой инсоляции. Предлагается объяснение тому факту, что между активностью карбоангидразы и интенсивностью фотосинтеза существует обратная зависимость.

В 1970 г. Чен, Браун и Блэк измеряли интенсивность фотосинтеза и активность фермента карбоангидразы (4.2.1.1) в листьях растений разных видов [1]. Они обнаружили, что виды с низкой активностью карбоангидразы отличаются высокой скоростью фотосинтеза, а у видов с более активным ферментом интенсивность фотосинтеза ниже.

В настоящей работе выяснялось, существует ли обратная связь между активностью карбоангидразы и интенсивностью фотосинтеза внутри видов — среди растений разных сортов. Для этой цели в листьях ряда сортов ячменя и пшеницы измеряли активность карбоангидразы. У растений с различной активностью этого фермента определяли интенсивность фотосинтеза и подтвердили указанную связь.

Разная потенциальная способность к высоким скоростям фотосинтеза может быть обусловлена разной степенью адаптации растений к высоким температурам и сильному свету. Известно, что среди растений-ксерофитов есть такие, которые от высоких инсоляции и температуры спасаются резким ускорением транспирации и фотосинтеза. Чтобы выяснить, имеют ли экологическое значение различия в интенсивности фотосинтеза и активности карбоангидразы, мы изучали влияние почвенной засухи на активность карбоангидразы и общее состояние растений.

В работе использовали семена ячменя и пшеницы, полученные из ВИР. Сорта с разной активностью карбоангидразы выделяли на растениях, выращенных в аэропной теплице и в поле. В аэропной теплице растения находились при температуре воздуха

20—26° С и круглосуточной освещенности около 15 000 люкс, создаваемой лампами ДКСТВ-6000, питание осуществлялось смесью Кноппа. Полевой посев производили 8 мая в подзолистую почву, удобренную азотом — 30 кг/га и фосфором и калием — по 50 кг/га. В обоих случаях между рядами были 25 см, расстояние между растениями — 5 см. Для изучения влияния почвенной засухи на активность, карбоангидразы семена ячменя и пшеницы высевали 10 июля в вегетационные сосуды высотой 20 см и площадью 30 см², по 6 растений в сосуде. Сосуды набивали смесью из 70% чернозема, 20% песка и 10% перегноя. Сосуды с растениями находились на открытом воздухе, в них поддерживалась влажность почвы около 60%. Для имитации почвенной засухи растения переносили в вегетационный домик и резко сокращали полив, контролируя влажность почвы весовым методом. Активность карбоангидразы определяли электрометрическим методом Вильбура и Андерсона [2] в модификации Чена и др. [1]. Активность фермента выражали формулой $10(T_0 - T) : T$ в условных единицах на 1 мг хлорофилла. Здесь T и T_0 — время изменения pH реакционной смеси, содержащей в случае T_0 убитый кипячением фермент (некатализируемая реакция гидратации CO₂) и в случае T активный фермент (катализируемая карбоангидразой реакция).

Количество хлорофилла в листьях определяли колориметрически на ФЭК-56 м [3]. Интенсивность фотосинтеза измеряли кондуктометрическим прибором, собранным по описанию Вознесенского [4] в модификации Ермолина [5]. Там, где это не указано специально, приводятся средние значения измеренных величин у 10 растений. Максимальная ошибка метода при определении активности карбоангидразы составляла 5%, а при определении интенсивности фотосинтеза — 12%. Отсюда видно, что основной вклад в ошибку вносят не методические погрешности, а изменчивость величин, обусловленная выборочностью растений.

Для визуальной характеристики состояния растений при воздействии почвенной засухи применяли пятибалльную оценку, предложенную Удольской [6].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По данным табл. 1 можно выделить две группы сортов, внутри которых значительных различий по активности карбоангидразы нет. Это группа растений с высокой активностью карбоангидразы (сорта Мона и Эльпи) и группа растений с низкой активностью фермента. Различия в активности карбоангидразы значительно — в 2—3 раза.

Для дальнейшего изучения мы выбрали два сорта ячменя, резко различающихся активностью фермента, — Мону и Винер, и два сорта

пшеницы — Эльпи и Норину 3. У растений этих сортов в поле измеряли интенсивность фотосинтеза на листьях-флагах в фазе цветения. На рис. 1 можно видеть, как велика разница в интенсивности фотосинтеза этих сортов. Как и в опыте Чена и др. [1], здесь наблюдается обратная связь между активностью карбоангидразы и скоростью ассимиляции углекислоты.

Для выяснения влияния недостатка почвенной влаги на активность карбоангидразы и общее состояние растений их выращивали на открытом воздухе до стадии цветения, затем переносили в вегетационный домик и у половины из них резко сокращали полив. Дневная температура в домике

Таблица 1
Активность карбоангидразы в листьях-флагах ячменя и пшеницы в фазе начала цветения (в условных единицах на 1 мг хлорофилла)

Сорт	Активность карбоангидразы, измеренная на растениях, выращенных в	
	поле	аэропной теплице
Я ч м е н ь		
Винер	1850 ± 120	2100 ± 110
Нутанс 187	2100 ± 130	1720 ± 150
Медикум 8955	2050 ± 140	1680 ± 130
Омский 13 709	1950 ± 120	1930 ± 140
Неполегающий 1	2320 ± 130	1720 ± 160
Нутанс 115	2930 ± 120	2620 ± 150
Мона	4800 ± 100	4520 ± 80
П ш е н и ц а		
Эльпи	6200 ± 110	3960 ± 180
Норина 3	1400 ± 150	1070 ± 230
Тобари 66		1430 ± 290
Лонгберден		1260 ± 240

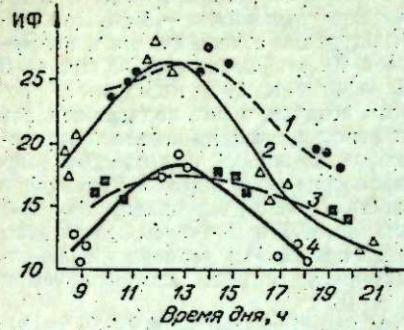


Рис. 1. Изменение интенсивности фотосинтеза в течение дня у сортов с разной активностью карбоангидразы. ИФ — интенсивность фотосинтеза в мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ в 1 ч. 1 — Норина; 2 — Винер; 3 — Эльпи; 4 — Мона.

колебалась от 25 до 35°, освещение было естественное. Как выяснилось, реакция разных сортов на засуху различна (табл. 2). У сортов Мона и Эльпи первоначально высокая активность карбоангидразы в начале воздействия возрастает, а затем возвращается к норме. У сортов Винер и Норина реакция аналогична, но намного слабее выражена. Визуальная оценка свидетельствует о том, что сорта с высокой активностью карбоангидразы менее устойчивы к почвенной засухе. Колебания активности карбоангидразы в контрольной группе растений, содержащейся при постоянной влажности почвы около 60%, были незначительны. Для проверки предположения, что изменение активности карбоангидразы связано с изменением водоснабжения листьев, мы обрезали половину листа-флага у ряда растений сортов Мона и Винер перед воздействием засухи.

Активность карбоангидразы в обрезанных половинках определяли сразу, а в половинках, оставшихся на растениях, — в разные дни засухи, на трех листьях каждого сорта ежедневно. Результаты этого опыта показаны на рис. 2. Мы полагали, что удаление половины листа уменьшает вдвое испаряющую поверхность, а следовательно, и количество испаряемой воды, и улучшает водоснабжение, так как скорость подачи воды в лист проводящими путями остается прежней, а потребление ее

Таблица 2
Состояние растений, оцененное в баллах, и активность карбоангидразы в условных единицах на 1 мг хлорофилла в листьях-флагах в фазе начала цветения при изменении влажности почвы

Дни	Влажность почвы, %	Мона		Винер		Эльпи		Норина 2	
		состояние	актив-ность	состояние	актив-ность	состояние	актив-ность	состояние	актив-ность
1	67	1	4600	1	2180	1	6000	1	1740
2	49	1	5140	1	2440	1	6600	1	1980
3	25	1,6	7000	1	2700	2	9200	1	2100
4	22	2,1	7850	1	3000	2,3	7700	1	
5	21	2,5	6620	1,2	2560	2,6	6800	1,3	1950
6	22	2,5	5680	1,2	2430	3,0		1,8	1740
7	27	2,9	4500	2	2200	3,3	4500	3,2	1480

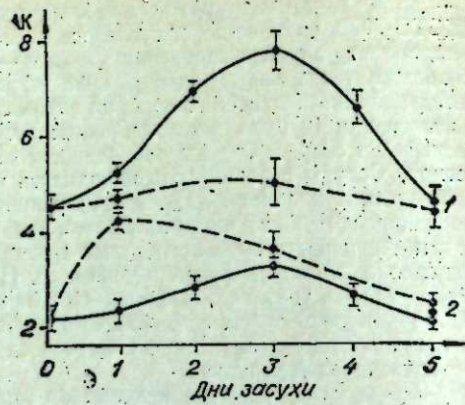
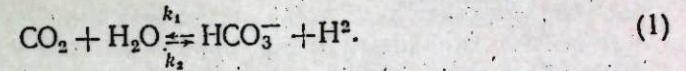


Рис. 2. Активность карбоангидразы у наполовину обрезанных и целых листьев ячменя в разные дни засухи. — целые листья; - - - - - обрезанные листья; АК — активность карбоангидразы в тысячах условных единиц на 1 мг хлорофилла. 1 — Мона; 2 — Винер.

уменьшается. Такое «улучшение снабжения водой» сорта Мона уменьшает и сглаживает всплеск активности карбоангидразы, имеющий место у необрезанных листьев. У сорта Винер это воздействие приводит к резкому повышению активности, т. е. изменению подачи воды в листья влияет на активность в них карбоангидразы.

Выделив в случайно взятой группе сортов растения с низкой и высокой активностью карбоангид-

разы, мы обнаружили, что они имеют разные экологические характеристики. Растения с низкой активностью фермента более интенсивно фотосинтезируют и легче переносят почвенную засуху, т. е. обладают свойствами ксерофитов, а растения с высокой активностью фермента имеют признаки мезофитов. Интересно, что условия выращивания (аэропонная теплица и поле) мало влияют на активность фермента, а изменение водного режима резко сказывается на активности фермента у мезофитных сортов и почти не меняет активности у сортов ксерофитов. Связь между активностью карбоангидразы не прямая, как кажется на первый взгляд при рассмотрении функции карбоангидразы, а обратная. Известно, что этот фермент катализирует реакцию, описываемую уравнением



Считается, что благодаря этой реакции функция карбоангидразы у растений сводится к обеспечению переноса CO_2 из межклетников в цитоплазму, поддержанию определенной концентрации ионов бикарбоната в цитоплазме и переносу CO_2 из цитоплазмы в хлоропласты [1, 7]. Поэтому, казалось бы, чем выше активность карбоангидразы, тем больше углекислого газа может поглощать растение, тем выше интенсивность фотосинтеза. На наш взгляд, объяснением этому парадоксу служит то обстоятельство, что скорость прямой реакции по уравнению (1) при равных концентрациях CO_2 и HCO_3^- на порядок выше скорости обратной реакции [7]. Чтобы обеспечить обычную скорость фотосинтеза (около 20 мг CO_2 на 1 дм^2 в час) в цитоплазме клеток мезофилла должна быть создана концентрация ионов бикарбоната, более чем в 5 раз превышающая концентрацию углекислого газа в атмосфере. Прямая реакция осуществляется в этих условиях из бедной углекислым газом атмосферы, а обратная реакция — из богатой углекислым газом цитоплазмы. Это приводит к тому, что скорость обратной реакции становится сравнимой со скоростью прямой реакции, возникает состояние равновесия, при котором скорость фотосинтеза максимальна для данной активности карбоангидразы (дальнейший рост этой скорости лимитируется невозможностью повысить концентрацию субстрата карбоксилирования HCO_3^-). У растений с низкой активностью карбоангидразы такое состояние равновесия наступает при более высоких концентрациях HCO_3^- в цитоплазме, чем у растений с высокой активностью этого фермента. Этим можно объяснить тот факт, что растения с низкой активностью карбоангидразы развивают более высокие скорости фотосинтеза.

Наши данные позволяют предположить, что низкая активность карбоангидразы и связанная с ней высокая интенсивность фотосинтеза имеют адаптивное значение — растения с этими признаками более устойчивы к почвенной засухе. Активность карбоангидразы определяет более простые и производительные методы, чем интенсивность фотосинтеза или засухоустойчивость. Поэтому встает вопрос о возможности разработки методов использования активности карбоангидразы в качестве индикатора интенсивности фотосинтеза и засухоустойчивости.

ВЫВОДЫ

Ряд сортов (яровой ячмень Винер, Нутанс 115, Нутанс 187, Медукум 8955, Омский 13 709, Неполегающий 1 и яровая пшеница Норина 3, Тобари 66, Лонгберден) имеет низкую активность карбоангидразы в

листьях-флагах в фазе цветения. Сорт ячменя Мона и сорт пшеницы Эльпи отличаются от них в 2—3 раза более высокой активностью этого фермента.

У растений с низкой активностью карбоангидразы (сорта Винер и Норина 3) интенсивность фотосинтеза выше, чем у растений с высокой активностью фермента (сорта Мона и Эльпи). Сорта с высокой активностью фермента — Мона и Эльпи — менее устойчивы к почвенной засухе, нежели сорта с низкой активностью карбоангидразы — Винер и Норина 3.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
4/XI 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Chen T. M., Brown R. H., Black C. C. 1970. CO_2 compensation concentration, rate of photosynthesis and carbonic anhydrase activity of plants.—Weed science, 18, 3, 399—403.
2. Wilbur K. M., Anderson N. G. 1948. Electrometric and colorimetric determinations of carbonic anhydrase.—J. Biol. chem., 176, 147—154.
3. Годнев Т. Н. 1963. Хлорофилл, его строение и образование в растении. Минск. Изд-во АН БССР.
4. Вознесенский В. Л. 1971. Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях. Л., «Наука».
5. Ермолин И. Е. 1972. Изменение конструкции прибора В. Л. Вознесенского для измерения фотосинтеза и дыхания в полевых условиях.—Вестник МГУ, 6, 1, 67—71.
6. Удольская Л. Н. 1936. Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы. Омск.
7. Tobin A. I. 1970. Carbonic anhydrase of parsley leaves.—J. Biol. chem., 245, 10, 2656—2666.

A. V. Axenovich

THE RELATION BETWEEN CARBONIC ANHYDRASE ACTIVITY, RATE OF PHOTOSYNTHESIS AND WATER REGIME OF BARLEY AND WHEAT

It has been shown that some varieties of barley and wheat differ significantly in the activity of carbonic anhydrase in leaves.

The rate of photosynthesis in varieties with low carbonic anhydrase activity is higher than in varieties with high activity of the enzyme.

Plants with different tolerance to water deficiency in soil differ in carbonic anhydrase activity in leaves.

It has been found that carbonic anhydrase activity, rate of photosynthesis and reaction of barley and wheat to changes of soil moisture are related.

The possibility that the reaction catalysed by carbonic anhydrase may limit photosynthesis rate at high insolation is discussed. An attempt is made to explain the inverse relation between the carbonic anhydrase activity and the rate of photosynthesis.

Е. Г. ПЕККЕР

ГЛОБУЛИНЫ СЕМЯН ОСТРОЛОДОЧНИКА И КОПЕЕЧНИКА

Исследованы электрофоретические свойства глобулинов семян видов родов *Oxytropis* DC и *Hedysarum* L. методом диск-электрофореза в полиакриламидном геле. Изучаемые виды различаются между собой по числу компонентов и их электрофоретической подвижности. При этом для каждого вида характерен свой электрофоретический спектр глобулинов.

В последнее время в хемосистематике получили распространение сравнения таксонов по составу их белков при помощи диск-электрофореза в полиакриламидном геле, который дает возможность расчленить функциональные группы белков на отдельные компоненты и определить степень биохимической гетерогенности [1—3].

Компонентный состав запасных белков отражает особенности генотипов. В связи с этим число, концентрация, электрофоретическая подвижность и другие свойства белковых компонентов могут быть использованы при определении видовых и родовых различий растений. Установлено, что ведущую роль при этом играют белки типа глобулинов, отлагающиеся в запас в соответствии с генетически определенной особенностью их структуры [4—8].

Целью данной работы было изучение белкового спектра глобулинов семян видов родов *Oxytropis* DC.—остролодочник и *Hedysarum* L.—копеечник в естественных местообитаниях (в основном район Юго-Восточного Алтая) и на интродукционных участках отдела флоры Центрального Сибирского ботанического сада СО АН СССР (г. Новосибирск) в условиях равнины.

МЕТОДИКА

Электрофоретические свойства белковых фракций глобулинов изучали методом диск-электрофореза в полиакриламидном геле в модификации В. И. Сафонова и М. П. Сафоновой [9].

Обезжиренную навеску муки семян четырехкратно экстрагировали 10%-ным NaCl и суммарные экстракты пересаждали сернокислым аммонием 85%-ного насыщения. Полученный экстракт для разделения на альбумины и глобулины подвергали диализу против дистиллированной воды при температуре $+2^\circ\text{C}$ в течение трех суток. Выпавшие в осадок глобулины отделяли от альбуминов центрифугированием в течение 20 мин при 4—5 тыс. об/мин и растворяли в трис-глицериновом буфере двойной концентрации. Белковый раствор вносили в каждую трубочку в количестве 0,1 мл с общим содержанием белка около 0,1 мг. Для лучшего разделения белков образец заключали в антиконвекционную среду, состоящую из 6%-ного раствора линейного полиакриламида. Для разделения белков в щелочном геле применяли пищевой краситель кислой природы — Sunset yellow, а в кислом геле — основной краситель — метиленовую синь. Работали на приборах: венгерском типа «Модель 69» и самодельном, выполненном по схеме В. И. Сафонова и М. П. Сафоновой [9]. Электрофорез проводили в течение 50—90 мин при температуре нижнего буферного раствора около $+5^\circ\text{C}$; силе тока 4 мА в расчете на одну трубку диаметром 5 мм и напряжении до 600 В. Электрофореграммы окрашивали 0,2%-ным раствором Кумасси G-250.

В качестве объекта исследования были взяты 6 видов рода *Hedysarum* L. и 15 видов рода *Oxytropis* DC. Из 6 видов рода копеечника 4 принадлежат к секции *Obscura* В. Fedtsch: *H. neglectum* Ledeb.—к. забытый, *H. consanguineum* DC.—к. родственник, *H. austrosibiricum* В. Fedtsch.—к. южносибирский, *H. Semenovii* Вге. et Herd.—к. Семенова. *H. Gmelinii* Ledeb.—к. Гмелина — относится к секции *Multicaulia* Boiss., к. *H. jerganense* Korsh.—к. ферганский — к секции *Subacaulia* Boiss. Из 15 видов рода остролодочник 9 входят в секцию *Orobia* (Вге.) Ascher et Graebn, подрода *Euoxytropis* (Boiss.) Вге.: *O. recongnita* Ledeb.—о. признанный, *O. strobilacea* Вге.—о. шишковидный, *O. alpestris* В. Schichk.—о. нижнеальпийский, *O. argentata* (Pall.) Pers.—о. сенистый, *O. macrosema* Вге.—о. крупнофлаговый, *O. Martjanovii* Krul.—о. Мартья-

ява, *O. ambigua* (Pall.) DC.—о. сходный, *O. alpina* Vge.—о. альпийский, *O. altaica* (Pall.) Pers.—о. алтайский, *O. setosa* (Pall.) DC.—о. щетиноволосистый относится к секции *Xerobia* Vge., *O. pumila* Fisch.—о. малорослый—к секции *Baicalia* (Stell.) Vge., *O. trichophysa* Vge.—о. пушистопузырчатый—к секции *Polyadene* Vge. этого же подрода. Два вида: *O. glabra* (Lam.) DC.—о. голый и *O. deflexa* (Pall.) DC.—о. наклоненный принадлежат к секции *Mesogaen* Vge. подрода *Pracoxytropis* Vge. *O. Tragacantoides* Fisch.—о. трагакантовый относится к секции *Hustrix* Vge. подрода *Tragant-hoxytropis* Vass.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Разделение глобулинов белков в щелочном геле у видов рода копеечник показало, что исследуемые виды содержат от 6 до 9 компонентов с преобладанием большинства полос в верхней части спектра. Наибольшее количество компонентов характерно для копеечника Гмелина. Копеечники забытый и Семенова имеют по 7 полос, которые, однако, значительно различаются по коэффициентам электрофоретической подвижности. Для копеечников родственного и южносибирского, близких и по ряду морфологических признаков, отмечены идентичные спектры, содержащие по 6 полос, что свидетельствует о близкородственности этих видов. Копеечник ферганский имеет также 6 компонентов, однако коэффициенты электрофоретической подвижности их отличаются от коэффициентов предыдущих видов. Для всех копеечников отмечено три общих компонента: один малоподвижный, немного отошедший от старта, другой быстроидущий, почти достигающий уровня границы разгонки, и третий яркий, контрастный, лежащий в центральной части спектра (рис. 1).

Анализ семян видов рода копеечник, произрастающих в естественных местообитаниях и выращенных в условиях интродукции, свидетельствует о том, что число полос глобулинов в разных условиях произрастания не меняется, изменяется лишь их содержание (рис. 2).

Аналогичная характеристика белковых компонентов получена и у видов рода остролодочник. Так, у остролодочника альпийского, произ-

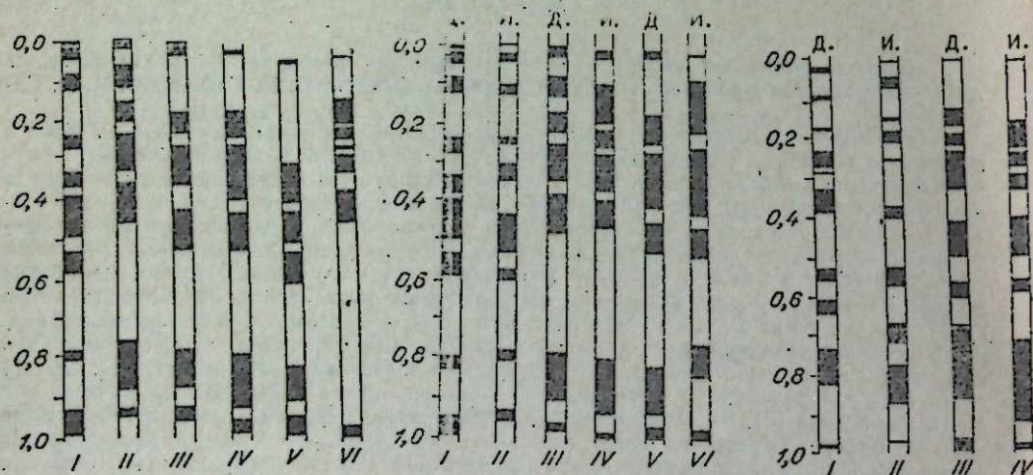


Рис. 1. Электрофоретические спектры 6 видов рода *Hedysarum* L.:

I—копеечник Гмелина; II—к. забытый; III—к. родственный; IV—к. южносибирский; V—к. ферганский; VI—к. Семенова.

Рис. 2. Электрофоретические спектры дикорастущих и интродуцированных видов рода *Hedysarum* L.:

I—к. Гмелина дикорастущий; II—к. Гмелина интродуцированный; III—к. забытый дикорастущий; IV—к. забытый интродуцированный; V—к. южносибирский дикорастущий; VI—к. южносибирский интродуцированный.

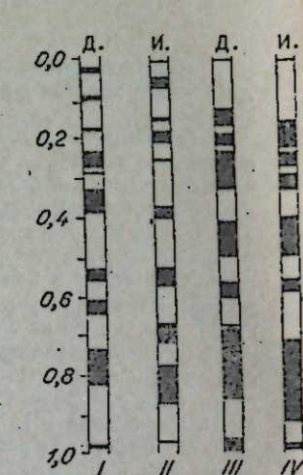


Рис. 3. Электрофоретические спектры дикорастущих и интродуцированных видов рода *Oxytropis* DC.:

I—остролодочник альпийский дикорастущий; II—о. альпийский интродуцированный; III—о. Мартыянова дикорастущий; IV—о. Мартыянова интродуцированный.

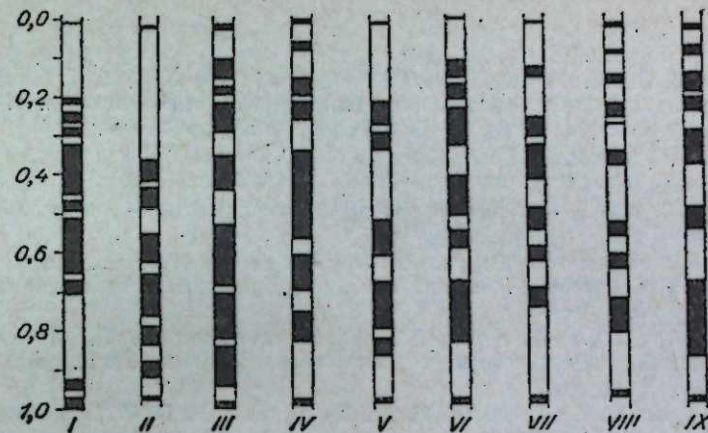


Рис. 4. Электрофоретические спектры видов рода *Oxytropis* DC. подрода *Euoxytropis* (Boiss.) Vge. секции *Orobia* Vge.:

I—остролодочник признанный; II—о. шишковидный; III—о. нижнеальпийский; IV—о. серебристый; V—о. крупнофлаговый; VI—о. Мартыянова; VII—о. сходный; VIII—о. альпийский; IX—о. алтайский.

растающего в различных высотных поясах Курайского хребта (Юго-Восточный Алтай) и в условиях интродукции (лесостепная зона Западной Сибири) отмечено 10 полос, у остролодочника Мартыянова—8 и т. д. (рис. 3). Это явление свойственно всем 15 изученным видам.

Для глобулиновых белков видов рода остролодочник при разделении в щелочном геле характерно наличие 6—10 компонентов в зависимости от вида. Из исследуемых остролодочников 9 относятся к подроду *Euoxytropis* (Boiss.) Vge. секции *Orobia* (Vge.) Ascher et Graebn. Внутри секции этого подрода, как и внутри рода, наблюдаются различия в числе компонентов, но уже от 7 до 10. Внутри секции *Mesogaen* Vge. подрода *Pracoxytropis* Vge. также различное количество полос: 6 у остролодочника голого и 8 у наклоненного, в других секциях для каждого вида также характерен свой индивидуальный спектр (рис. 4, 5). Виды с равным количеством белковых компонентов отличаются по коэффициентам электрофоретической подвижности.

Разделение глобулиновых белков в кислом геле дает 2—3 компонента у видов обоих родов.

Таким образом, на основании проведенного исследования электрофоретических свойств глобулинов зрелых семян видов родов остролодочник и копеечник можно сделать вывод, что изучаемые виды различаются между собой и по числу компонентов, и по их электрофоретической подвижности. При этом для каждого вида характерен свой электрофоретический спектр глобулинов в щелочном геле. Близкородственные виды (например, копеечники родственный и южносибирский) имеют идентичные спектры.

Центральный Сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Поступила в редакцию
3/1 1975

1. Vaughan J. G., Waite A., Boulter D., Waiters S. 1965. Taxonomic investigation of several Brassica species using serology and the separation of protein by electrophoresis of acrylamide gels.— *Nature*, 208, № 5011, 704—705.
2. Boulter D., Thurman D. A., Turner B. L. 1966. The use of disc electrophoresis of plant proteins in systematics.— *Taxon*, 15, № 4, 135—143.
3. Turner R. L. 1967. Plant chemosystematics and phylogeny.— *Pure and Appl. Chem.*, 14, № 1, 189—213.
4. Boulter D., Thurman D. A., Derbyshire E. 1967. A disc electrophoretic study of globulin proteins of legume seeds with reference to their systematics. *New Phytologist*, 66, № 1, 27—36.
5. Конарев В. Г., Саббалдина С. Т., Гаврилюк И. П., Иванов Н. Р. 1970. О видовой специфичности белков семян фасоли.— *Докл. АН СССР*, 4, 975—977.
6. Гаврилюк И. П., Губарева Н. К., Конарев В. Г. 1973. Выделение, фракционирование и идентификация белков, используемых в геномном анализе культурных растений.— *Тр. по прикл. бот., ген. и селекции*, 52, вып. 1, Л., с. 249—281.
7. Благовещенский А. В., Александрова Е. Г. 1974. Биохимические основы филогении высших растений. М., «Наука», 102 с.
8. Ермаков А. И., Ярош Н. П. 1974. Перспективы использования биохимических показателей при определении вида и сорта по семенам.— *Тр. по прикл. бот., ген. и селекции*, 51, вып. 2, Л., с. 78—91.
9. Сафонов В. И., Сафонова М. П. 1971. Исследование белков и ферментов растений методом электрофореза в полиакриламидном теле.— В кн.: *Биохимические методы в физиологии растений*. М., «Наука», с. 113—136.

E. G. Pecker

THE GLOBULINES OF SEEDS, THE SPECIES OF GENUS OXYTROPIS DC AND HEDYSARUM L. (LEGUMINOSAE)

The research of electrophoretic properties of globulines seed genus *Oxytropis* DC. and *Hedysarum* L. by method of disk — electrophoresis in polyacrylamide gels shows that every species has its own characteristic electrophoretic spectrum.

УДК 58.036.1+58.032.3

С. С. МОРДКОВИЧ, С. А. МОКРИДОВА

ЯВЛЕНИЕ ВТОРИЧНОГО ОСЕННЕГО ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ У ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

II. ФОРМИРОВАНИЕ КОЛОСА ПОСЛЕ ДЕЙСТВИЯ ЗАСУХИ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ*

В опыте с воздействием искусственных метеокомплексов, имитирующим естественные (варианты «жара» и «южная засуха»), на яровую пшеницу (Саратовская 29, Минская) в фазы колошения — цветения выявлена ростовая реакция в последствии повреждения в виде вторичного осеннего образования колосоносных побегов.

* Сообщение 1 «Роль повреждений засухой и фазы развития» опубликовано в журнале «Известия Сиб. отд. АН СССР», 1974, № 15, сер. биол. наук, вып. 3 (см. [9]).

При неблагоприятном почвенном питании и метеоусловиях, не соответствующих созреванию, показатели структуры колоса на вторичных побегах снижены, что приводит к увеличению доли неполноценного зерна в урожае. В благоприятных условиях почвенного питания и погоды на вторичных побегах (моложе побегов кушения на 30 дней) успевает сформироваться дополнительный урожай полноценного зерна.

Вторичный (осенний) рост, цветение и плодоношение диких и культурных растений неоднократно описаны в литературе [1—4]. В неблагоприятных условиях осени на вторичных побегах часто формируются плоды с недозрелыми семенами; в условиях продолжительной теплой осени или при закрытом грунте на этих побегах образуются крупные плоды, семена, обладающие хорошей всхожестью, прорастающие раньше нормальных и дающие растения с повышенной жизнеспособностью [5—8]. Вопрос о качестве семян, формирующихся на вторичных побегах, представляется важным для исследователей и семеноводов.

Изучая физиологию вторичного побегообразования у яровой пшеницы и возможности управления этим явлением, мы проанализировали формирование колоса на поврежденном засухой первичном и возникающих вторичных побегах.

В вегетационном опыте, в засушнике (с использованием калорифера, суховойной камеры из полиэтиленовой пленки) были созданы искусственные метеокомплексы на фоне естественных условий лета 1973 г., имитирующие засуху различных типов [9]. Контроль: постоянное обеспечение влагой (60—70% ПВ) при естественном и умеренном температурном режиме (дневная температура воздуха 19—24°C; относительная влажность воздуха 58—70%). «Жара»: повышенная против контроля температура (36—42°), пониженная влажность воздуха (30—38%) при оптимальной влажности почвы (60—70% ПВ). «Южная засуха»: повышенная температура (36—42°), пониженная влажность воздуха (30—38%) при обезвоживании почвы до коэффициента завядания. «Северная засуха»: дефицит влаги в почве (близкий к коэффициенту завядания) при умеренной температуре (19—24°) и влажности воздуха (58—70%), как в контроле.

Экспериментальные режимы температуры и влажности воздуха и почвы создавали в фазы кушения, колошения, цветения и налива зерна. В опыте использовали пшеницу двух сортов — Саратовская 29 и Минская, выращенную в траншеях засушника, заполненных смесью серой лесостепной почвы и песка (1:1). (Подробнее режимы и условия опыта см. в работе [9].)

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проанализирован колос главного побега пшеницы, выросший в период действия или последствия различных типов засухи. От степени повреждения колоса этого побега зависела интенсивность вторичного побегообразования [9].

Отмечено заметное уменьшение длины колоса главного стебля пшеницы обоих сортов во всех вариантах по сравнению с контролем. В опыте в фазу колошения и цветения в варианте «южная засуха» длина колоса была наименьшей (у Саратовской 29—4,7 см против 7,9 см в контроле; у Минской — 5,4 см против 8,9 см). В фазы кушения и налива зерна во всех опытных вариантах длина колоса у обоих сортов почти равнялась контрольной. Наименьшее изменение длины колоса наблюдалось при воздействии «северной засухи» во все фазы развития пшеницы (рис. 1, 2, 1).

Число колосков в колосе главного стебля пшеницы обоих сортов было уменьшено, особенно при воздействии «южной засухи» в фазу ко-

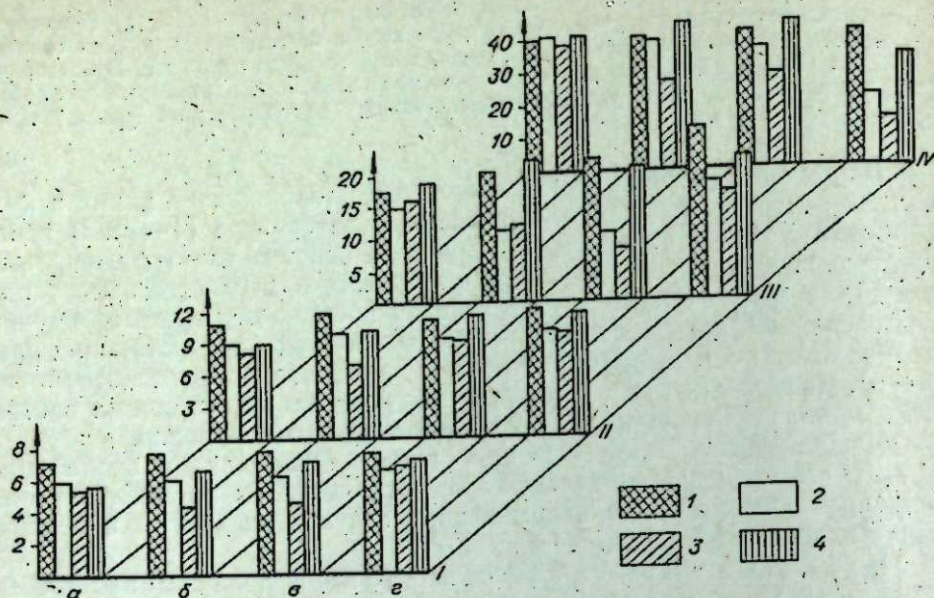


Рис. 1. Формирование колоса главного побега пшеницы Саратовской 29 после воздействия засухи различных типов (1973 г.).
I — длина колоса, см; II — число колосков в колосе; III — озерненность колоса; IV — вес 1000 зерновок, г; а) кушение; б) колошение; в) цветение; г) налив зерна.
1 — контроль; 2 — «жара»; 3 — «южная засуха»; 4 — «северная засуха».

лошения пшеницы (у Саратовской 29—7,5 колосков против 9,5 в контроле; у Минской—7,8 против 10,1) (рис. 1, 2, II). В связи в этом резко уменьшилась озерненность колоса главного побега (в 2—2,5 раза) в вариантах «жара» и «южная засуха» при повреждении в фазу колошения и цветения (рис. 1, 2, III). «Северная засуха» не вызвала особых изменений в озерности колоса главного стебля пшеницы обоих сортов.

Наименьший вес 1000 зерен отмечен в вариантах «жара» и «южная засуха» при действии в фазу налива зерна (рис. 1, 2, IV). Зерно при повышенной температуре становится шуплым, сморщенным, что и отражается на его весе. «Северная засуха» во все фазы развития пшеницы не вызвала в условиях опыта изменений веса 1000 зерен.

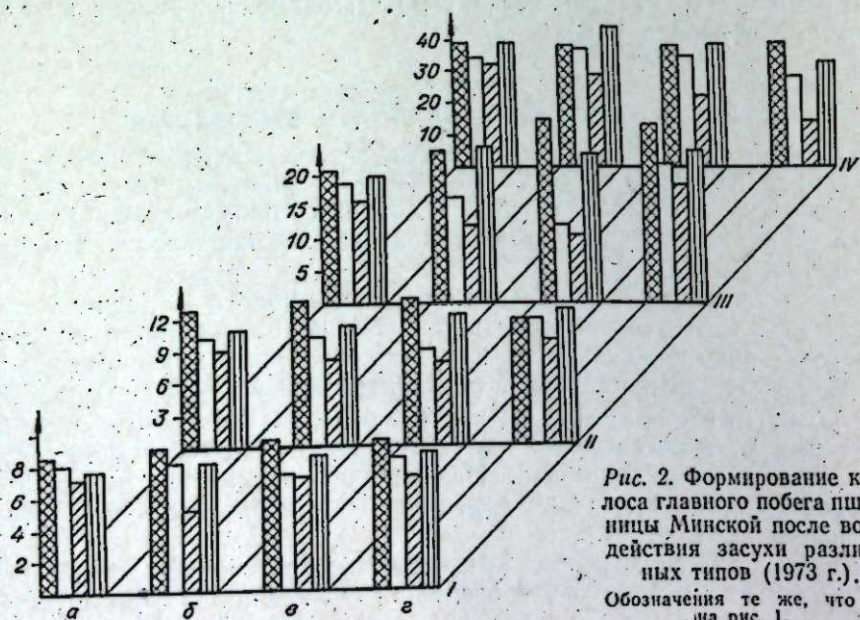


Рис. 2. Формирование колоса главного побега пшеницы Минской после воздействия засухи различных типов (1973 г.).
Обозначения те же, что и на рис. 1.

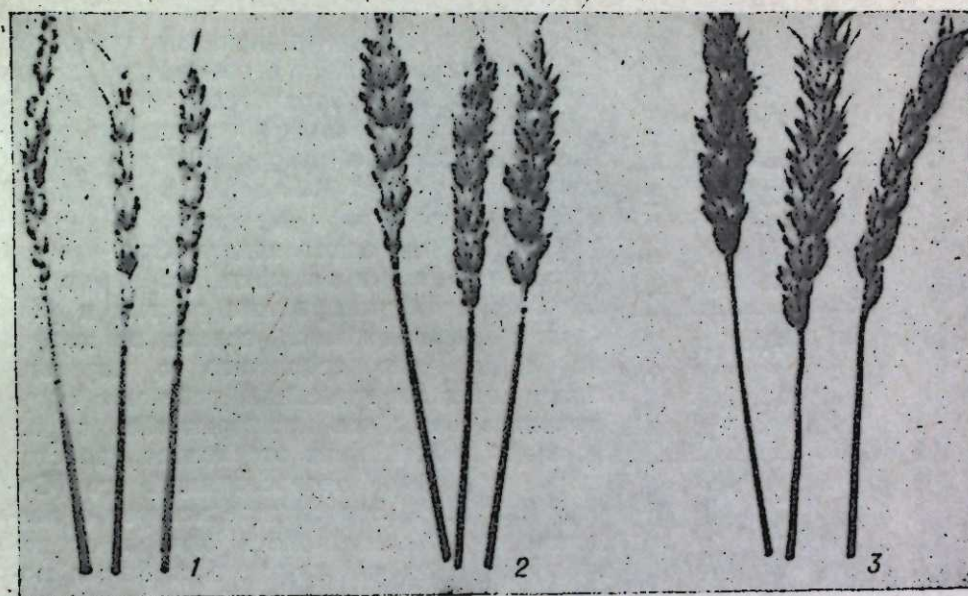


Рис. 3. Колосья пшеницы Саратовской 29 на побегах кушения (2) и вторичных побегах (3) после уборки урожая (9/IX 1974 г.) при повреждении колосьев главного стебля (1) метеокomплексом «жара» в фазу колошения.

Меньше всего повреждался колос пшеницы при воздействии неблагоприятных метеокomплексов в фазу кушения. И это, естественно, так как в эту фазу развития зачаточный колос защищен изолирующей его оберткой из листовых влагалищ [10]. Наибольшая степень повреждения колоса главного побега пшеницы в фазы колошения и цветения (вариант «южная засуха») вызвала и более интенсивное образование вторичных побегов [9].

В вегетационном опыте (1973 г.), заложенном в траншеях засушлива, растения находились в условиях сравнительно бедного питательного фона. Подкормок им не давали в течение всей вегетации. Вторичные побеги в таких условиях выросли с укороченным стеблем, уменьшенной длиной, числом колосков, озерненностью колоса, весом 1000 зерен по сравнению с нормальными побегами кушения; по-видимому, сказалась совокупность неблагоприятных условий — погодных и питания — в период их формирования.

В 1974 г. опыт был заложен в вегетационных сосудах, где поддерживался оптимальный фон питания в течение всей вегетации растений путем внесения подкормок (начиная с фазы кушения через каждую неделю до фазы налива зерна) в виде NH_4NO_3 (0,08 г на 1 кг почвы) и K_2PO_4 (0,12 г на 1 кг почвы). Для получения вторичных побегов растения подвергали действию метеокomплекса «жара» в фазе колошения — самой уязвимой фазе развития пшеницы, установленной в опыте 1973 г. [9]. До воздействия искусственных метеокomплексов растения отличались мощной вегетативной массой. Вторичные побеги, появившиеся в последствии, будучи моложе побегов кушения этих же растений на 30 дней, в конце вегетации не только не отличались меньшей длиной побега и колоса, но даже превосходили их размерами (рис. 3).

В условиях бедного питательного фона (1973 г.) все элементы колоса вторичных побегов (длина, число колосков, озерненность колоса, вес 1000 зерен) были уменьшены по сравнению с побегами кушения; в условиях оптимального питания (1974 г.) длина колоса вторичных побегов была больше (Саратовская 29) или равнялась (Минская) дли-

Условия роста	Побеги	Саратовская 29				Минская			
		длина колос- са, см	число колос- ков в колосе	озерненность колоса	вес 1000 зерен	длина колос- са, см	число колос- ков в колосе	озерненность колоса	вес 1000 зерен
Бедный питательный фон (1973 г.)	Кущения	5,5±0,22	8,5±0,42	16,2±1,74	35,4±0,93	7,7±0,26	9,9±0,63	14,8±0,14	35,0±1,52
	Вторичные Кущения	4,6±0,18	7,3±0,29	7,7±2,51	20,4±0,98	6,0±0,49	6,6±0,86	12,5±1,32	29,8±0,54
	Вторичные	6,0±0,11	10,0±0,12	22,3±0,81	17,9±0,86	8,1±0,21	11,8±0,31	25,5±0,15	18,0±0,81
Оптимальное питание (1974 г.)	Вторичные	7,4±0,16	10,3±0,17	25,3±0,72	16,5±0,58	7,6±0,19	10,5±0,28	24,6±0,18	17,8±0,74

не колоса побегов кущения (см. таблицу). Озерненность колоса была выше у вторичных побегов (Саратовская 29) или отличалась незначительно (Минская) по сравнению с побегами кущения. Число колосков в колосе и вес 1000 зерен у вторичных побегов и побегов кущения были равны.

Результаты опыта показывают, что при хорошем питании пшеницы вторичные побеги, обладая ускоренным ростом и развитием (вегетационный период их короче на 30 дней по сравнению с нормальными побегами кущения), успевают сформировать колос, не отличающийся по основным показателям от колоса побегов кущения и даже превосходящий его (Саратовская 29). Это свидетельствует о возможности компенсировать потери от поврежденного колоса главного стебля, а может быть, и получить прибавку к общему урожаю.

При анализе было замечено, что колоски вторичных побегов отличаются многоцветковостью (рис. 4, 5). Чаще в колоске вторичных побегов встречалось по 4—5 цветков, иногда — 6 (у побегов кущения — 3—4 цветка), среди них стерильных цветков в колоске было меньше, чем у побегов кущения. В одном колоске вторичных побегов обычно формировалось 3—4 зерновки, у побегов кущения — чаще 2—3 зерновки (рис. 5). Многоцветковость колосков вторичных побегов, по-видимому, связана с особенностью их почти гетеротрофного питания продуктами упрощенного строения трофического, энергетического и каталитического значения, поступающих в избытке от поврежденного колоса материнского растения. Указание на возможность многоцветковости колосков у пшеницы в условиях обильного питания и водоснабжения находим в литературе [11].

Стерильность колоска, как и колоса в целом, вторичных побегов была меньше стерильности колоска нормальных побегов кущения на 7—16% (рис. 6). Стерильность колосков в колосе уменьшалась от вершины и основания к его середине. Большое число цветков в колоске вторичных побегов и количество образующихся зерновок (на 2—3 больше, чем у главного побега) свидетельствуют о возможности этих побегов формировать дополнительный урожай зерна.

Выявленные закономерности формирования урожая зерна у яровой пшеницы при довольно частых повреждениях ее весен-

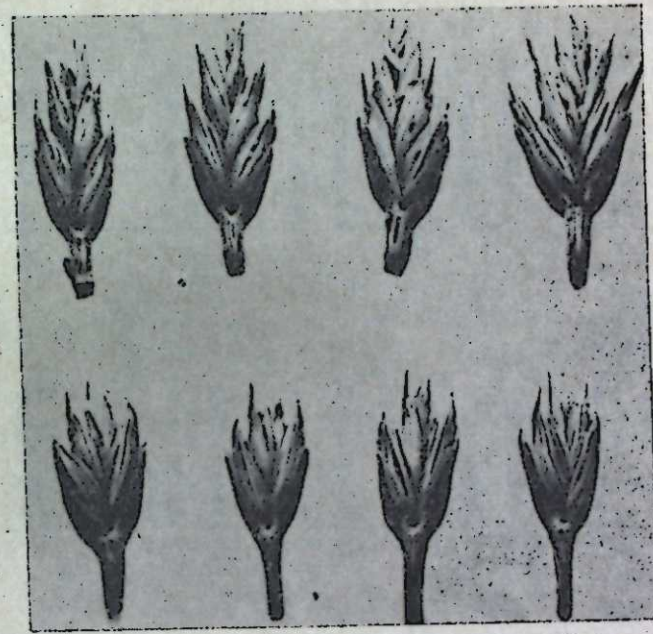


Рис. 4. Колоски вторичных побегов (верхний ряд) и побегов кущения (нижний ряд) после уборки урожая (9/IX 1974 г.) Саратовской 29 при повреждении колоса главного побега метеокомплексом «жара» в фазу колошения.

не-летней засухой южного типа вскрывают новые обстоятельства, малоизвестные в практике зернового хозяйства Западной Сибири. В неблагоприятных для созревания погодных условиях вторичные побеги будут увеличивать долю незрелого зерна, особенно если в течение роста пшеница не была обеспечена достаточным минеральным питанием. Это приведет к нарушению сроков, технологии уборочных работ, снижению качества зерна, увеличению потерь. В зависимости от состояния спелости минеральные подкормки в этот период формирования вторичных побегов могут значительно улучшить положение, уменьшить отрицательный эффект от несоответствующих созреванию метеоусловий. При явном отсутствии перспектив на вызревание вторичных побегов, по-видимому, уместным будет торможение их роста в начале появления обработкой посевов хлорхалинхлоридом либо десикантом для возможно быстрого обезвоживания тканей и ускорения созревания. В этой

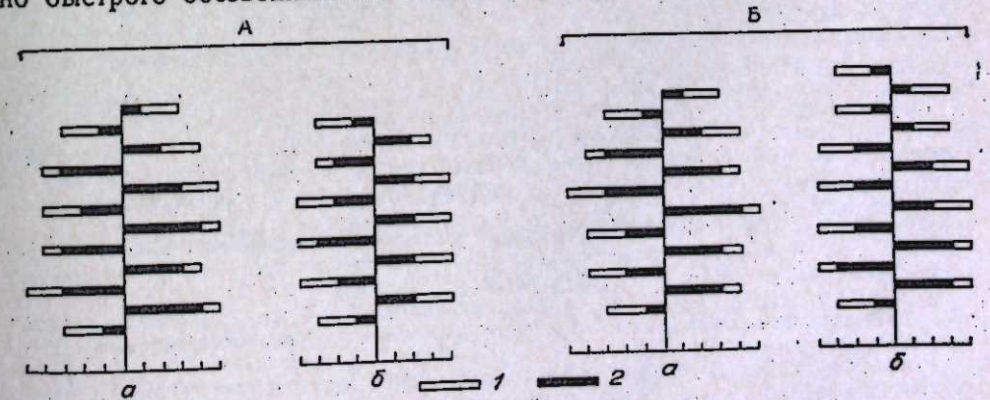


Рис. 5. Схема строения колоса вторичного побега и побега кущения пшеницы (побеги отделены от одного и того же растения). А — Саратовская 29; Б — Минская; а) вторичный побег; б) побег кущения. Число цветков в колоске: 1 — стерильные, 2 — фертильные.

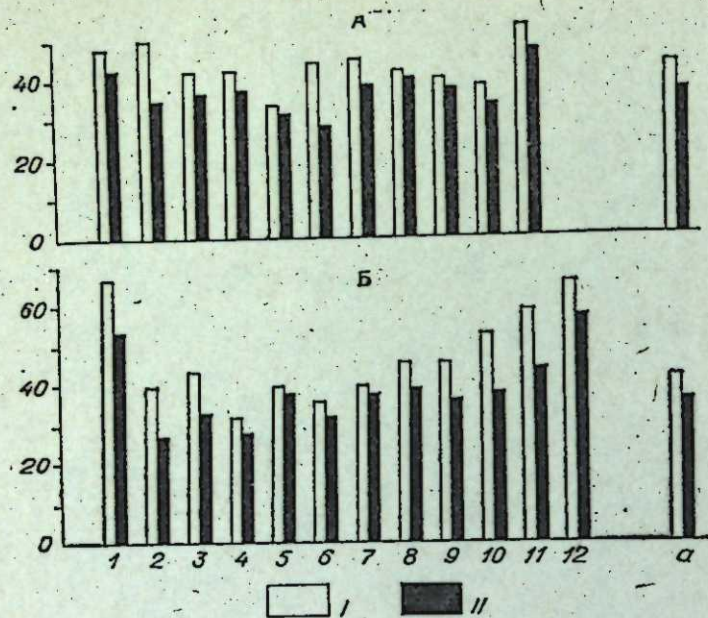


Рис. 6. Стерильность колосков в колосе вторичных побегов и побегов кущения пшеницы (в %).
 А — Саратовская 29; Б — Минская; а) средний процент стерильности по всему колосу. 1...12 — порядок колосков в колосе (снизу вверх); 1 — побег кущения; II — вторичные побеги.

ситуации — расчет только на получение урожая с основных побегов. В более благоприятных для созревания вторичных побегов условиях осени целесообразно через ускорение старения вегетативных органов, усиление оттоков из них [12] содействовать наливу, вызреванию, формированию дополнительного урожая на вторичных побегах.

Институт почвоведения и агрохимии
 СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
 26/VI 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Коровин Е. П., Туйчев М. 1948. О весеннем возобновлении и вторичном цветении грецкого ореха в Средней Азии. — Бот. ж., 33, № 3, 362—369.
2. Долгошев В. И. 1954. Повторное плодоношение растений. — Природа, № 1, 101—102.
3. Нестеров Я. С. 1961. Вторичное цветение плодовых культур. — Бот. ж., 46, № 2, 266—270.
4. Буянов М. Ф. 1956. Вторичное (осеннее) цветение и плодоношение шелковицы белой. — Бот. ж., 41, № 10, 1490—1495.
5. Здруйковская А. И. 1954. Воспитание зародышей семян алычи, полученных от вторичного (осеннего) цветения. — Агробиология, № 4, 130—133.
6. Альтергот В. Ф., Волгина К. П. 1973. Использование последствий повышенной температуры для получения растений томата высокой физиологической активности. — В кн.: Физиологические механизмы адаптации и устойчивости у растений. Новосибирск, «Наука», с. 24—27.
7. Альтергот В. Ф. 1969. Приспособление растений к повышенной температуре среды. — В кн.: Физиология приспособления и устойчивости растений при интродукции. Новосибирск, «Наука», с. 169—186.
8. Альтергот В. Ф. 1973. Становление функциональной жароустойчивости растений. — В кн.: Физиология приспособления растений к почвенным условиям. Новосибирск, «Наука», с. 107—115.
9. Мордкович С. С., Мокридова С. А. 1974. Явление вторичного осеннего побегообразования у яровой пшеницы. 1. Роль поврежденных засухой и фазы развития. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 107—115.
10. Альтергот В. Ф., Мордкович С. С., Коваль С. Ф. 1974. Нарушение структуры колоса в результате теплового повреждения конуса нарастания пшеницы. — Физиология и биохимия культурных растений, 6, № 6, 580—586.

11. Куперман Ф. М. 1969. Физиология развития, роста и органогенеза пшеницы. — В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений, т. 4. М., Изд-во МГУ, с. 7—193.
12. Альтергот В. Ф., Махоткина Г. А. 1973. Повышение конкурентоспособности колоса через усиление старения вегетативных органов. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 37—42.

S. S. Mordkovich, S. A. Mokridova

SECONDARY AUTUMN SHOOTING PHENOMENON IN SPRING WHEAT II. THE SPIKE FORMATION AFTER THE EFFECT OF VARIOUSE TYPES DROUGHT

The experiment with the artificial meteo-complex effects, imitating natural ones (variants "heat", "south drought") on spring wheat (Saratovskaya 29, Minskaya) during earing — blooming phases found out the growth reaction in the after — damage — effect revealed in secondary autumn formation of spike shoots.

Under unfavorable soil nutrition and ripen — preventing meteoconditions, the spike structure indexes on the second shoots got reduced, that resulted in increasing the inferior grain share in the yield.

Under favorable soil nutrition and favorable weather conditions, the second shoots gave (30 days younger than tillering shoots!) additional full value yield.

УДК 611.008.613.002

С. В. МОРДОВИН

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ДИНАМИКА ФИБРОБЛАСТОВ В ОЧАГЕ ХРОНИЧЕСКОГО АСЕПТИЧЕСКОГО ВОСПАЛЕНИЯ

В процессе формирования и развития соединительной ткани в ячеях поливинилформалевого губки, подсаженной под кожу белым крысам, наблюдалось увеличение численности фибробластов на 7 и 21-й дни.

Для изучения развития и течения воспалительных процессов широко использовалась модель с введением в подкожную соединительную ткань плотного инородного тела (целлоидиновые полоски, парафиновые и стеклянные шарики и др.). Но для изучения хронического воспаления эта модель имеет существенный недостаток: возникающий воспалительный процесс протекает бурно и заканчивается формированием уже через две недели плотной коллагеновой капсулы вокруг инородного тела [1—3]. Подсадка в подкожную соединительную ткань поливинилформалевой губки вызывает длительный процесс, не завершающийся в течение многих месяцев [4—6]. При изучении морфологической и гистохимической динамики хронического воспаления, протекающего в ячеях подсаженной губки, обнаружено, что уже с третьей недели начинается процесс лизиса коллагеновой стромы макрофагами, который продолжается длительное время и вызывает компенсаторную реактивацию фибробластов, прошедших стадию активного коллагеногенеза [4]. Задача настоящей работы — исследование количественной динамики фибробластов в процессе хронического асептического воспаления в ячеях подсаженной в подкожную соединительную ткань поливинилформалевого губки.

ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА

Исследование проводили на самцах белых беспородных крыс. Для подсадки использовали поливинилформалевую губку типа Jvalon (Англия). Брусочки губки размером 5×5×10 мм стерилизовали трехкратным кипячением, затем помещали в стерильный физиологический раствор с антибиотиками (пенициллин, стрептомицин), из расчета 1000 ед. на 1 мл. Через небольшой разрез кожи два брусочка губки симметрично вводили в подкожную соединительную ткань спины на уровне лопаток. По 5 животных забивали эфирным наркозом через 3, 5, 7, 10, 14, 21 и 28 дней, всего в эксперименте было использовано 35 животных. Подсаженную губку иссекали с окружающей тканью, фиксировали

10%-ным нейтральным формалином и заливали в парафин. На срезах толщиной 7—8 мк производили подсчет клеточных элементов в периферических ячеях губки на тестовой площади 0,01 мм² не менее чем в десяти повторностях для каждого блока с губкой (ито-площади 0,01 мм² не менее чем в десяти повторностях для каждого блока с губкой (ито-площади 0,01 мм² не менее чем в десяти повторностях для каждого блока с губкой). При подсчете исключали центральные участки ячеек, где более половины тестовой площади занимают просветы капилляров, а также самые краевые участки. Для адекватного применения параметрических критериев значимости проводили проверку аппроксимированности выборочного распределения нормальным по размаху варьирования [7]. Достоверность различий средних определяли критерием Стьюдента *t* при 95%-ной доверительной вероятности. Проводили подсчет митозов в клетках фибробластического ряда. Активность фибробластов определяли по степени базофилии цитоплазмы визуальным по пятибальной системе при окраске П-эозином. Степень сформированности коллагеновой стромы оценивали при окраске пикрофуксином по Ван-Гизону и импрегнации серебром по Гомори.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На 3-и сутки после подсадки губки все ячеи заполнены нитями фибрина, свободно лежащими эритроцитами и нейтрофильными лейкоцитами. В периферических ячеях появляются еще немногочисленные клетки макрофагального ряда. Вокруг губки формируется фибробластическая капсула, от которой в периферические ячеи губки мигрируют одиночные фибробласты. На 3-и сутки в периферических ячеях содержится от 15 до 25 фибробластов на 0,1 мм². Врастающие фибробласты лежат поодиночке, имеют большую распластанную цитоплазму с четким разделением на эндоплазму и эктоплазму. Крупное овальное ядро включает 1—2 оксифильных ядрышка. Базофилия цитоплазмы достигает 5 баллов. Деления врастающих фибробластов не обнаружено. При импрегнации серебром по Гомори около фибробластов выявляются очень тонкие короткие аргирофильные волокна. Но при окраске по Ван-Гизону фуксинофильные волокна еще не обнаруживаются.

К 5-му дню вокруг губки уже имеется коллагеновая капсула. Большинство периферических ячей заполнены новообразованной соединительной тканью. Молодые фибробласты образуют рыхлый синцитий без выраженной ориентации клеток. Количество фибробластов возрастает до 163±43 на площади 0,1 мм² (см. таблицу). Клетки такие же крупные, как и на 3-й день. Их цитоплазма интенсивно окрашена, имеет 2—4 цитоплазматических отростка, четко разделена на эндоплазму и эктоплазму. Степень базофилии цитоплазмы около 5 баллов. Ядро крупное с 1—2 ядрышками, на фоне интенсивно окрашенной цитоплазмы имеет вид бледного пятна. Число митозов среди фибробластов достигает 4%. Количество нейтрофильных лейкоцитов продолжает оставаться высоким, но явно уменьшается по сравнению с предыдущим сроком. Численность клеток макрофагального ряда возрастает до 98±36,1 на 0,1 мм². К 5-му дню в периферических ячеях уже видна развитая сеть аргирофильных волокон, часть из которых окрашивается пикрофуксином в розовые тона.

Количественная динамика клеточных элементов в очаге хронического асептического воспаления (*P* = 0,05)

Срок, дни	Фибробласты <i>M</i> ± <i>mt</i>	Макрофаги <i>M</i> ± <i>mt</i>	Плазматические клетки <i>M</i> ± <i>mt</i>
5	163±43	98±36,1	Нет
7	232±19,3	173±13,5	»
10	183±14,3	98±24	»
14	98±22	134±11,5	5±1,1
21	147±18,1	115±18,4	6±2,3
28	89±8,5	110±18,4	Единичные

Примечание. Жирным шрифтом выделены результаты, статистически значимо (*P* < 0,05) отличающиеся от полученных в предыдущий срок.

К концу 1-й недели почти все периферические ячеи заполнены новообразованной соединительной тканью. Основными клеточными элементами периферических ячей остаются фибробласты. Их количество продолжает нарастать и к 7-му дню достигает 232±19,3 клеток на 0,1 мм². Ядро фибробластов несколько

уменьшается, а цитоплазма принимает более вытянутую, веретенообразную форму. Четкого разделения на эндоплазму и экзоплазму уже нет. Степень базофилии цитоплазмы падает до 3—4 баллов. Число делящихся фибробластов достигает 2%. Число макрофагов возрастает до 173±13,5 клеток на 0,1 мм². Количество нейтрофильных лейкоцитов резко падает. Много мелких капилляров, которые образуют густую сеть. Количество аргирофильных волокон продолжает нарастать, формируются более плотные компактные пучки, часть из которых окрашивается в коричнево-лиловые тона, характерные для созревающих коллагеновых структур. Нарастает число фуксинофильных волокон, усиливается интенсивность их окраски.

К 10-му дню новообразования ткань заполняет уже почти всю губку. В периферических ячеях коллагеновые волокна составляют основную массу межклеточного вещества. При импрегнации серебром они окрашиваются в темно-коричневые и коричневые тона, а при окраске по Ван-Гизону — в красный цвет. В центре они лежат более плотно, формируя извитые пучки; по периферии ячей волокон значительно тоньше и четких пучков не образуют. На границе с материалом губки формируются гигантские клетки инородных тел. Здесь же появляется много макрофагов, которые наряду с гигантскими клетками образуют «барьер», отделяющий новообразованную ткань от материала губки. В самой соединительной ткани численность свободных округлых клеток макрофагального ряда снижается до 98±24, тогда как нейтрофильные лейкоциты встречаются редко. Количество фибробластов к этому времени несколько уменьшается и составляет 183±14,3 клеток. Уменьшаются и размеры их ядер. Окрашиваются околядерные участки, границы же клетки слабо различимы. Степень базофилии цитоплазмы падает до 2 (реже 3) баллов. Число делящихся клеток фибробластического ряда составляет 1%.

Через две недели все ячеи губки заполнены новообразованной соединительной тканью. В периферических ячеях соединительная ткань отграничена от материала губки непрерывным «барьером» из гигантских клеток инородных тел и макрофагов. Число фибробластов продолжает уменьшаться (98±22 клеток на 0,1 мм²). Большинство из них имеют ядра средней величины, овальной формы, с 1—2 ядрышками. Цитоплазма отличается пенистой структурой, окрашивается только ее околядерная зона. Степень базофилии резко падает до 1 (реже 2) баллов. Митозы среди фибробластов не встречаются. Количество свободно лежащих макрофагов увеличивается до 134±11,5 клеток на 0,1 мм². Появляются плазматические клетки (5±1,1 на 0,1 мм²) чаще всего в центре ячей, около кровеносных капилляров. В этот период в периферических ячеях коллагеновая строма уже хорошо сформирована, состоит из довольно плотных фуксинофильных коллагеновых волокон. Признаком резорбции коллагеновых волокон не видно.

На 21-й день в периферических ячеях еще сохраняется плотная соединительная ткань, но в отдельных ячеях уже появляются участки видимой деструкции коллагеновой стромы. Чаще всего лизис коллагеновых волокон начинается в краевых зонах ячей. Здесь коллагеновые волокна лежат более рыхло, истончены, часть из них фрагментирована. Местами коллагеновые волокна почти полностью лизированы. Количество макрофагов (115±18,4 клеток на 0,1 мм²) и плазматических клеток (6±2,1 клеток на 0,1 мм²) держится на уровне предыдущего срока. В данный период увеличивается численность фибробластов (до 147±18,1 клеток на 0,1 мм²). Однако степень базофилии цитоплазмы у большинства фибробластов остается невысокой. Появляются клетки с большими бледными ядрами и почти неокрашенной цитоплазмой.

К концу 4-й недели процесс деструкции коллагеновой стромы нарастает. Вместе с тем остается еще много ячей, в которых

заметного лизиса коллагеновой стромы не обнаруживается. Общее количество клеток падает, уменьшается численность плазматических клеток и лимфоцитов. Количество свободно лежащих макрофагов остается таким же, как к 21-му дню. Плазматические клетки единичны. Резко падает число фибробластов (до $89 \pm 8,5$ клеток на $0,1 \text{ мм}^2$). В основном это клетки со средней величиной ядра, с 1 реже 2 ядрышками. Цитоплазма сохраняет пенный характер, степень базофилии остается низкой. Четкой границы клеток нет. Среди фибробластов увеличивается содержание стареющих форм с крупным бледным ядром и очень низкой степенью базофилии цитоплазмы.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

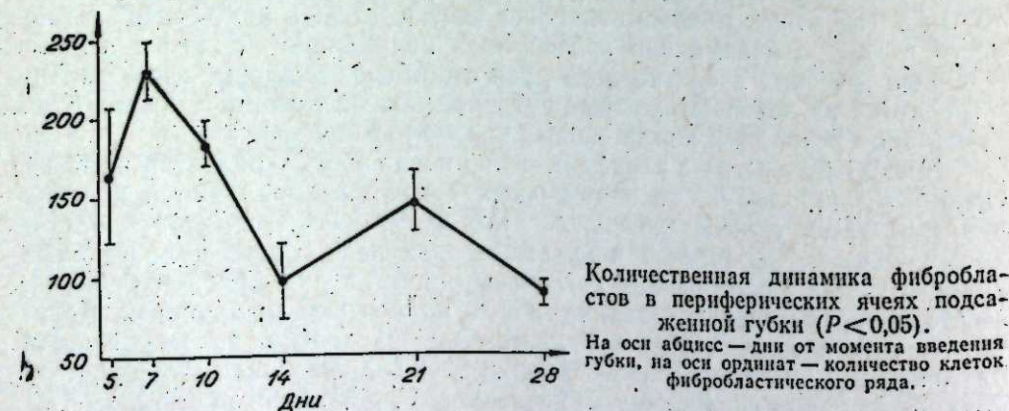
Таким образом, в течении хронического асептического воспаления на протяжении первого месяца после подсадки губки можно выделить два периода (см. рисунок). Первый захватывает время врастания и формирования соединительной ткани и заканчивается к концу второй недели. Второй характеризуется резорбцией коллагеновой стромы.

Анализируя период врастания и формирования соединительной ткани, можно заметить, что численная динамика фибробластов и динамика формирования коллагеновой стромы в периферических ячеях губки аналогичны процессам, наблюдаемым при заживлении ран и воспалениях, вызванных введением плотных инородных тел [4, 8, 9].

Во всех трех случаях в первые дни врастающие фибробласты имеют высокую степень базофилии цитоплазмы, к концу второй недели она снижается [9, 10]. В первые дни после подсадки губки, как и в других случаях после травматического воспаления, возрастает количество митозов среди фибробластов [1]. Сходство этих процессов подтверждает и динамика количества макрофагальных элементов с характерным подъемом к концу первой недели и спадом к 10-му дню, а также быстрое уменьшение нейтрофильных лейкоцитов в первые дни с почти полным исчезновением их в 10-му дню [8, 11].

Второй период характеризуется началом лизиса коллагеновой стромы макрофагальными элементами, который в краевых зонах периферических ячеек может закончиться полной деструкцией коллагеновой стромы к концу четвертой недели [4].

Поскольку в начале второго периода увеличивается число плазматических клеток и макрофагов, можно предположить, что процесс ре-



зорбции коллагеновой стромы имеет аутоиммунный характер. По-видимому, резорбция коллагеновой стромы вызывает ответную компенсаторную реакцию фибробластов, что выражается в увеличении их численности на 21-й день и активации их деятельности (т. е. увеличении синтеза

коллагена). Трансформации других клеточных элементов в клетке фибробластического ряда не наблюдалось. Наряду с этим с третьей недели увеличивается и число дегенерирующих, стареющих форм фибробластических элементов. Возможно, это проявление их «износа».

Институт клинической
и экспериментальной медицины
АМН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
25/II 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Елисеев В. Г. 1961. Соединительная ткань. М., «Здоровье», с. 166—183.
2. Поликар А. 1969. Воспалительные реакции и их динамика. Новосибирск. «Наука», с. 155—158.
3. Васильцов М. К. 1974. Морфология очага воспаления при нарушении обмена биогенных аминов. Автореф. докт. дис. Новосибирск.
4. Виноградов В. В. 1968. Формирование межклеточного вещества соединительной ткани в процессе ее гистогенеза и репаративной регенерации. Автореф. докт. дис. Новосибирск, с. 256—319.
5. Schmitt W., Beneke G. 1970. Untersuchungen der Bindegewebsproliferation in verschiedenen Lebensaltern.—Virchows Archiv,—Abt. B. Zellpath, № 4, 351—364.
6. Zapiere C. M. 1961. Etude histologique du developpement du tissu conjonctif au niveau deponces en ivalon implantees chez le rat.—Archiv Belges de dermatologie et syphiligraphie, 17, 2, 135—137.
7. Стефанов С. Б. 1972. Согласованный набор морфометрических сеток для стереологических измерений с повышенным быстродействием и планируемой достоверностью. Пушкино-на-Оке.
8. Росс Р. 1970. Заживление ран.—В кн.: Молекулы и клетки. М., «Мир», с. 134—153.
9. Майборода А. А. 1972. Реакция соединительной ткани в некоторых органах позвоночных на различные воздействия.—Матер. IV Всес. симпозиума по проблемам гистофизиологии соединительной ткани. Т. 1. Новосибирск, с. 107—112.
10. Фукс Б. Б. 1968. Очерки морфологии и гистохимии соединительной ткани. «Медицина», с. 25—30.
11. Ross R. 1968. The Fibroblast und Wound repair.—Biological Reviews, 43, № 1, p. 51—95.

S. V. Mordovin

QUANTITATIVE DYNAMICS OF FIBROBLASTS IN CHRONIC ASEPTIC INFLAMMATION

The dynamics of fibroblasts was studied within a month in the process of formation and development of connective tissue in of polivinil sponges subcutaneously implanted white rats. During the connective tissue formation (between the 1st and 14th days) the activation of fibroblasts and increase of their number on the 7th day had been observed.

In the third week the collagen stroma lysis which increase the number of fibroblasts, is observed.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 576.351

В. И. СЕМЕНОВ, Е. Я. КОНДРАТЕНКО, Е. В. СЕМЕНОВА

ТЕХНИКА БЫСТРОГО ВЫДЕЛЕНИЯ МАТЕРИНСКИХ КЛЕТОК ПЫЛЬЦЫ ДЛЯ МАССОВОГО АНАЛИЗА МЕЙОЗА ТЕТРАПЛОИДНОЙ КУКУРУЗЫ

Исследовалась возможность выделения материнских клеток пыльцы (МКП) тетраплоидной кукурузы с помощью методов фракционирования клеточных суспензий для повышения производительности изготовления препаратов.

Установлено, что МКП сравнительно легко выделяются с помощью двух методов: электрофореза и осаждения суспензии клеток под действием силы тяжести в градиенте сахарозы. С помощью последнего метода была разработана техника ускоренного приготовления препаратов МКП тетраплоидной кукурузы для массового анализа мейоза.

Разработка методики массового анализа мейоза тетраплоидов важна с разных точек зрения. Во-первых, такой анализ увеличивает исследуемую выборку растений и, следовательно, повышает точность оценок закономерностей мейоза. Во-вторых, это важно для работ по экспериментальной диплоидизации автотетраплоидов, когда преследуется цель среди большого числа растений, подвергнутых экспериментальным воздействиям, обнаружить такие, которые имеют повышенную частоту бивалентов в мейозе. Существующие методики очень непроизводительны и не подходят для целей массового анализа мейоза. Основное узкое звено здесь — процесс поиска материнских клеток пыльцы, находящихся на стадиях деления, нужных для исследования, и изготовление препаратов. Сам анализ (например, характера конъюгации хромосом) не представляет особых сложностей. Исследуя мейоз автотетраплоидов кукурузы в течение многих лет, мы определили, что человек за день может приготовить препараты в среднем по 5—7 растениям, в то время как проанализировать характер конъюгации хромосом при хорошем качестве препаратов один человек может у 30—40 растений. В связи с этим была поставлена цель разработать технику массового анализа мейоза тетраплоидной кукурузы, которая бы ликвидировала указанный разрыв между исследовательскими возможностями и возможностями приготовления препаратов.

В литературе имеются данные о фракционировании клеток из клеточных суспензий. В связи с тем, что форма, размеры и некоторые свойства поверхностей разных клеток (например, электростатические свойства) различны, возникает возможность разделения клеточных суспензий, приготовленных из различных тканей и представляющих собой смесь разнородных по названным параметрам клеток, на более или менее однородные фракции [1—12].

Поскольку материнские клетки пыльцы тетраплоидной кукурузы существенно крупнее всех других типов клеток пыльника, можно было надеяться, что методы фракционирования окажутся эффективными для

целей быстрого выделения клеток из суспензий, приготовленных путем растирания пыльников или целых веточек мужских соцветий и приготовления из них препаратов для анализа мейоза.

Методам фракционирования клеток и клеточных органелл, основанным на различных принципах, посвящено много работ. Мы сошлемся здесь лишь на основные исследования, в основе которых лежат следующие принципы: 1) механическое разделение с помощью фильтров [1, 2], 2) фракционирование клеточных суспензий по скорости оседания (седиментации) в гравитационном поле Земли (т. е. под действием силы тяжести) [3, 4], 3) разделение клеток на фракции по скорости седиментации в поле ускорения силы тяжести (центрифугирование) [5—7], 4) разделение клеток на фракции с помощью электрофореза [8], 5) фракционирование клеток с помощью двухфазных систем [9], 6) фракционирование с помощью электронных устройств [10—12]. Каждый из названных принципов интересен и эффективен для определенных целей. Мы попытались применить для своих целей первые четыре из перечисленных принципов, и ниже коротко излагаются некоторые результаты, полученные в процессе этих работ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве материала для исследований служила клеточная суспензия, полученная путем растирания веточек мужских соцветий тетраплоидной кукурузы. Здесь следует оговориться, что кроме процедуры выделения материнских клеток пыльцы и приготовления из них препаратов, методика массового анализа мейоза должна предусматривать поиск оптимальных сроков фиксации материала (в данном случае мужских соцветий кукурузы), гарантирующих наличие нужных стадий деления в материнских клетках пыльцы. Ранее мы указывали [13], что таким сроком для тетраплоидной кукурузы является момент появления соцветий из пазухи листьев. Для растирания необходимо брать такие веточки, в которых заведомо идет мейоз, а не всю метелку, ибо в противном случае суспензия будет чрезмерно обогащена МКП, в которых мейоз либо еще не начался, либо уже закончился.

Суспензию готовили следующим образом. Выбирали веточки, в которых наиболее вероятно наличие МКП в нужных стадиях (диакинез, метафаза I). Навык в отборе таких веточек легко и быстро приобретает метод проб и ошибок. Впоследствии вырабатывается глазмерная оценка, обеспечивающая достаточно хорошую повторяемость препаратов. Веточки помещали в фарфоровые бюксы с крышками и измельчали путем растирания стеклянной палочкой с одновременным добавлением ацетоорсеина. Полученную кашу ставили на прокрашивание в термостат при 45—50° на ночь. Кашу подвергали фильтрованию, поскольку наряду с отдельными клетками она содержит крупные примеси (нерастертые ткани), и таким образом клетки отделяли от грубых примесей. При этом материнские клетки пыльцы вместе с соматическими клетками стенок пыльников и мелкими примесями в виде обломков разрушенных клеток легко отфильтровываются с помощью медной сеточки (фильтр для очистки горючего, применяемый в технике) с размерами ячеек примерно 100×100 мк. Полученная в результате таких процедур суспензия и представляет собой рабочую суспензию, которая в дальнейшем фракционируется с помощью различных методов. Необходимо заметить, что механическое фильтрование здесь служит как вспомогательный способ для получения суспензии, свободной от грубых примесей. Как видно из рис. 1, б, препараты, приготовленные из такой суспензии, в значительной степени загрязнены (в особенности мелкими примесями) и их

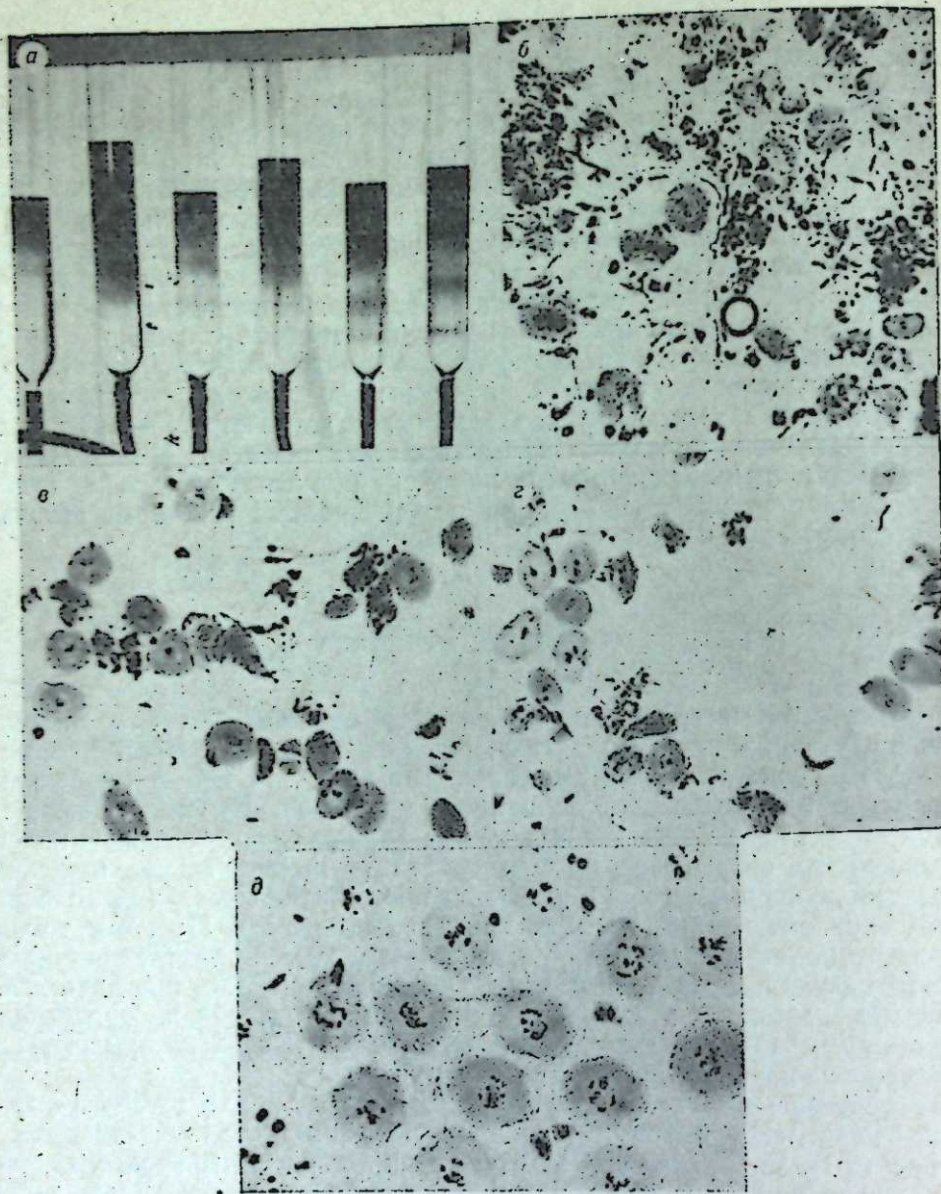


Рис. 1. а) Стекло́нные колонки с градиентом сахарозы, в которых проводится осаждение клеточной суспензии; видны слои клеток (темные поперечные полосы); самый нижний слой — преимущественно материнские клетки пыльцы; б) исходная суспензия; сильное загрязнение посторонними примесями; в—д) препараты, приготовленные из МКП, полученных в результате осаждения (нижний слой на рис. 1, а), посторонних примесей очень немного (ув. 10×10 б—г и 20×10 д).

анализ затруднителен. Однако иногда и этим методом можно получить пригодные для анализа препараты.

Далее мы проанализировали следующие методики: фракционирование с помощью центрифугирования, электрофорез клеток, выделение МКП с помощью оседания суспензии в градиентах плотности под действием силы тяжести.

Центрифугирование проводили в зональном роторе типа А-ХІІ на центрифуге РС-2. Клеточную суспензию готовили заранее в 12%-ном растворе сахарозы. Ротор заполняли непрерывным градиентом сахарозы 12—40%, затем туда вводили суспензию. Всю процедуру заполнения осуществляли при вращающемся роторе (со скоростью 300 об/мин).

Скорость доводили до 900 об/мин, и такое вращение поддерживали в течение 8 мин. Затем в ротор нагнетали 40%-ный раствор сахарозы, который вытеснял градиент, собираемый в виде дробных порций в отдельные пробирки по 40 мл в каждой. В некоторых пробирках и должны были находиться необходимые фракции материнских клеток пыльцы. Кроме описанной техники мы испытывали различные ее модификации, варьируя скорость вращения, плотность градиента и продолжительность вращения ротора.

Фракционирование с помощью электрофореза осуществляли по методу, разработанному Колином (см. [8]) для разделения на фракции клеток эпидермиса амфибий в U-образной стеклянной трубке. Схема аппарата для электрофореза представлена на рис. 2. В аппарате создается два градиента: градиент плотности (сахарозный или других веществ) и градиент рН. Таким образом, клетки здесь разделяются не только на основании их разной плотности и соответственно веса, но и на основании различий в их поверхностных зарядах (изоэлектрических точек).

Суспензию клеток размешивали в 36%-ном глицерине и помещали в левую половину U-образной трубки над кислым буфером, к которому добавляли 45 г сахарозы на 100 мл; правую часть заполняли тем же кислым буфером, что и нижнюю (рН=2,4), а левую (над слоем клеточной суспензии) — более основным раствором (рН=4,8). U-образную трубку соединяли жидкостными мостиками с электродными сосудами. Все буферные растворы были приготовлены из маточного раствора, состоящего из 0,143 М Na-барбитурата (Na-5,5-диэтилбарбитурат) и 0,143 М Na-ацетата титрованием 0,05 н. HCl до желаемой кислотности.

Электрофорез проводили во льду при различных напряжениях. Через 30 мин наблюдалось четкое разделение клеточной суспензии на два слоя.

Метод электрофореза позволяет производить разделение быстро и с минимальной затратой сил. Аппаратура достаточно проста.

Фракционирование по скорости оседания под действием силы тяжести осуществляли по методике, описанной Миллером и др. [3] для разделения самых различных клеток: бараньих эритроцитов, клеток селезенки мыши и т. д., в нашей модификации (рис. 3). В частности,

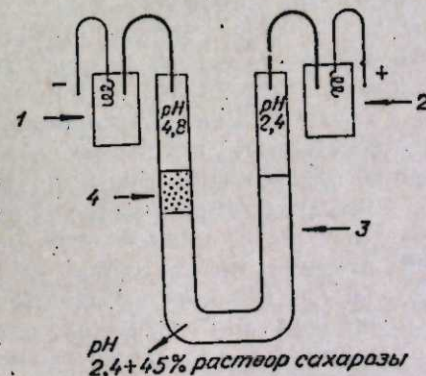


Рис. 2. Схема электрофореза клеток в U-образной трубке.

1 — буфер, рН=4,8; 2 — буфер, рН=2,4; 3 — U-образная трубка; 4 — клеточная суспензия в 36%-ном растворе глицерина.

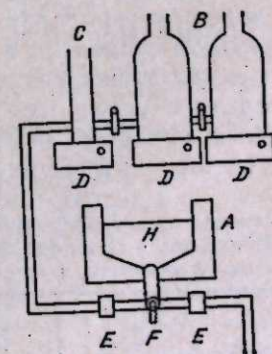


Рис. 3. Система для фракционирования суспензии клеток по скорости оседания в гравитационном поле Земли.

А — седиментационная камера; В — сосуды для создания градиента; С — сосуд для нанесения клеточной суспензии; F — трехсекционный клапан; Е — впускной клапан; H — емкость с коническим основанием.

мы применяли не разделительную камеру, а стеклянные колонки объемом 50 мл, в которых насаивали ступенчатый градиент 15, 20, 30, 40 и 50%-ной сахарозы. Сверху помещали клеточную суспензию в 15%-ном растворе сахарозы. Процесс разделения (оседания) идет в течение 40 мин, при этом выделяются четкие слои (см. рис. 1, а), самый нижний из которых преимущественно материнские клетки пыльцы. Этот слой выпускается через нижнее отверстие колонки в пробирку, и из нее уже клетки берутся для приготовления препаратов.

Приготовленные по всем вариантам опытов препараты оценивали на наличие и концентрацию материнских клеток пыльцы и наличие и концентрацию примесей (посторонние клетки, обломки клеток). Удовлетворительными считали такие препараты, где было достаточно много материнских клеток пыльцы (10—15 клеток и более в поле зрения микроскопа при увеличении 20×10) и мало посторонних примесей (рис. 1, в—д). Если фракции МКП получались недостаточно чистыми, искали модификации, улучшающие качество препаратов (подбор градиентов, буферов и т. д.). Опыт считали удачным, если удовлетворялись названные выше требования в отношении качества препаратов и отмечалась высокая повторяемость между отдельными экспериментами по этим качествам.

Микроскопические исследования проводили на микроскопе NfrK-2. Микрофотографии сделаны с помощью микрофотонасадки МФН-11.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты оценки частоты удачных и неудачных опытов по всем трем способам разделения (см. таблицу) показали, что наиболее удовлетворительные препараты получаются при использовании двух методов: электрофореза и разделения с помощью осаждения в градиенте сахарозы. Центрифугированием в наших экспериментах удовлетворительных результатов практически не было получено. Фактически опытов проведено значительно больше, чем представлено здесь: в частности, для приготовления градиента испытывали самые разные вещества — глицерин, уксусную кислоту, хлороформ, вазелиновое масло, растворы хлористого натрия, казеин, агар-агар, фосфатные буферы. Все эти опыты оказались неудачными и были забракованы.

На основании проведенных экспериментов можно заключить, что выделение материнских клеток пыльцы тетраплоидной кукурузы из клеточной суспензии и приготовление из них качественных препаратов для изучения мейоза, в принципе, возможны с помощью 2 методов: электрофореза и осаждения в градиенте сахарозы. Центрифугирование в зональном роторе — прогрессивный, по свидетельству некоторых авторов, метод, который в ряде случаев позволял достигать очень тонких разделений (например, разделение клеток, находящихся на разных стадиях митотического цикла [6, 7]), в наших экспериментах не дал удовлетворительных результатов. Следует уточнить, что на исследованных препаратах мы наблюдали четкое и достаточно тонкое разделение более мелких, чем МКП, соматических клеток пыльника, однако ни в одной из 17 фракций, выделяемых этим методом, и ни в одном из 12 проведенных опытов мы не обнаружили

Сравнительная оценка эффективности различных методов выделения материнских клеток пыльцы тетраплоидной кукурузы из клеточной суспензии

Метод фракционирования	Всего проведено опытов	Из них			
		удачных	%	неудачных	%
Центрифугирование	12	0	0	12	100
Электрофорез	28	24	85,7	4	14,3
Осаждение в градиенте сахарозы	20	20	100	0	0

ни в одной из 17 фракций, выделяемых этим методом, и ни в одном из 12 проведенных опытов мы не обнаружили

материнских клеток пыльцы. Они слишком крупны и тяжелы, очень быстро проходят градиент и прилипают к стенке ротора. Поскольку забор фракций осуществляется методом вытеснения градиента, прилипшие к стенке ротора клетки так и остаются на ней. Очевидно, эксперименты с зональным центрифугированием имеет смысл повторить при изменении скорости вращения и перепада градиента. Это пока единственный метод, с помощью которого можно рассчитывать на тонкое разделение МКП (выделение отдельно профазных, метафазных клеток и отдельно диад и тетрад).

Из двух других методов: электрофореза и осаждения в градиенте сахарозы, которые по качеству препаратов примерно равнозначны, мы для практической методики остановились на втором. Этот метод технически крайне прост и позволяет с помощью очень несложных приспособлений (см. рис. 1, а) резко повысить производительность в изготовлении препаратов. Поскольку процесс разделения требует определенного времени, было бы бессмысленно строить работу таким образом, чтобы производить разделение образцов суспензий с отдельных растений в одной разделительной камере, как это указано в работе [3]. Более рационально сделать ряд камер (стеклянных колонок), в каждой из которых производить «разгонку» суспензии по отдельным растениям. Это исключает затраты времени на ожидание окончания предыдущей разгонки, чтобы начать последующую, дает возможность одному человеку разгонять за день суспензии от 30 и более растений, повышает производительность в изготовлении препаратов примерно в 5 раз и полностью устраняет разрыв между скоростью исследования препаратов и скоростью их приготовления. Качество изготавливаемых таким путем препаратов практически не уступает качеству препаратов, изготавливаемых вручную.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
24/VI 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Radlett P. I. 1972. The concentration of mammalian cells in a tangential flow filtration unit.— *J. Appl. Chem. and Biotechnol.*, 22, № 4, 495—499.
2. Chertok R. I., Lake S. 1972. A simple method for the preparation of renal brush borders.— *J. Cell. Biol.*, 54, № 2, 426—430.
3. Miller R. G., Phillips R. A. 1969. Separation of cells by velocity sedimentation.— *J. Cell. Physiol.*, 7, № 3, 192—196.
4. Meistrich M. L. 1972. Separation of mouse spermatogenic cells by velocity sedimentation.— *J. Cell. Physiol.*, 80, № 2, 299—312.
5. Johnston I. R., Mathias A. P., Pennington F., Ridge D. 1968. The fractionation of nuclei from mammalian cells by zonal centrifugation.— *Biochem. J.*, 109, № 1, 127—135.
6. Wells J. R., James T. W. 1972. Cell cycle analysis by culture fractionation.— *Exp. Cell. Res.*, 75, № 2, 465—474.
7. Probst H., Maisenbacher J. 1973. Use of zonal centrifugation for preparing synchronous cultures from Ehrlich ascites cells grown in vivo.— *Exp. Cell. Res.*, 78, № 2, 335—344.
8. Kiichiro A., Izumi K. 1968. Studies on the heterogeneity of cell populations in amphibian presumptive epiderms, with reference to primary induction.— *Developmental biology*, 17, № 6, 617.
9. Albertsson-Per-Ake. 1971. Partition of cell particles and macromolecules. Second edition. Distribution and fractionation of cells, mitochondria, chloroplasts, viruses, proteins, nucleic acids and antigen—antibody complex in aqueous polymer two — phase system.— Print in Sweden by Almqvist Wiksells, Upsala, 1971.
10. Fulwyler M. J. 1965. Electronic separation of biological cells by volume.— *Science*, 150, 910—911.
11. Hulett H. R., Bonner W. A., Sweet R. G., Herzenberg L. A. 1973. Development and application of a rapid cell sorter.— *Clin. Chem.*, 19, № 8, 813—816.

12. Steinkamp I. A., Fulwyler M. I., Coulter I. R., Hievert R. D., Horney I. L., Mullaney P. F. 1973. A new multiparameter separator for microscopic particles and biological cells. — Rev. Sci. Instr. 44, № 9, 1301—1310.
13. Семенов В. И., Семенова Е. В., Капицына Л. Ф. 1969. Изучение характера конъюгации хромосом и анеуплоидии в связи с плодовитостью автотетраплоидной кукурузы. — Генетика, 10, 67.

V. I. Semyonov, E. Y. Kondratenko, E. V. Semyonova

A TECHNIQUE OF QUICK ISOLATION
OF MATERNAL POLLEN CELLS FOR MASS ANALYSIS OF MEIOSIS
OF TETRAPLOID MAIZE

The possibility of isolation of maternal pollen cells (MPC) tetraploid maize by means of fractionation of cell suspensions in order to increase the rate of production of preparations for mass analysis of meiosis.

It is found that isolation of MPC is done relatively easily by two methods, i.e. electrophoresis and sedimentation of cell suspension in sucrose gradient.

By the latter method, it was possible to work out a technique of quick production of MPC of tetraploid maize for mass analysis of meiosis.

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

№ 15, вып. 3

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

1975

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 592.29(591.54)

С. Э. БУДАЕВА, С. И. ГЛУЗДАКОВ

НОВЫЕ НАХОДКИ ЛИШАЙНИКОВ В ЗАБАЙКАЛЬЕ

Приводятся местонахождения и краткие описания 8 видов лишайников из Баргузинского государственного заповедника, которые для Забайкалья и Прибайкалья ранее не приводились в литературе.

При обработке коллекции лишайников, собранных нами на северо-восточном побережье оз. Байкал (в Баргузинском государственном заповеднике) летом 1970—1972 гг., выявлены их новые местонахождения, которые для указанных мест в литературе [1—16] не отмечались. Эти местонахождения представляют восточную часть ареала указанных видов.

Ниже приводится перечень (по алфавиту) восьми видов с указанием для каждого из них мест обитания, особенностей их слоевища, спор.

1. *Arthonia radiata* (Pers.) Ach. Размер спор 14—18×5—7 м. Устье р. Кермы, правый приток Большой речки. Смешанный лес, в нижней части стволов пихты. 27 июля 1970 г. Устье Большой речки, смешанный лес, в нижней части стволов ольхи. 8 июля 1971 г. Часто.

В пределах СССР распространен в Белоруссии, на Украине, в Эстонии, Латвии, Литве, а также в Крыму, на Кавказе, в Арктике.

2. *Vaeomys placophyllus* Ach. Слоевище серовато-зеленое, плотно приросшее к субстрату, края лопасти приподнимающиеся. Верховье р. Шумилихи, каменная россыль, на почве. Редко. 29 июля 1971 г. В лишайниковой коллекции БИН АН СССР имеются лишайники, собранные В. И. Смирновым на побережье оз. Байкал (определены В. П. Савичем в 1941 г.).

В СССР указывается только для Новой Земли, Карелии, Кольского полуострова, Алтая.

3. *Bilimbia sphaeroides* (Dicks.) Koerb. На слоевище собранных нами лишайников расположены выпуклые, круглые, светло-желтовато-розовые апотеции диаметром 1 мм. Споры продолговатые, бесцветные, четырехклеточные, слегка суженные с двух концов. Размеры спор 12—16×5 м. Среднее течение Большой речки, сосново-кедрово-пихтовый лес, в нижней части стволов осины. Не часто. 6 июля 1971 г.

В СССР указывается только для Арктики, Карелии, Архангельской, Вологодской, Ленинградской обл., Эстонии, Латвии, Литвы, Белоруссии, Калининской, Московской обл., Кавказа.

4. *Cladonia decorticata* (Floerk) Spreng. Подеции сероватые, цилиндрические, на верхушке слабо разветвленные, покрытые бугорчатой корой или местами без коры, трещиноватые. На собранных нами экземплярах поверхность подециев покрыта мелкими листочками. Окраска подеций и слоевищ не изменяется от действия К, С, Pd. Верховье р. Шумилихи, гольцы, каменные россыпи, камни с мелкоземом. Редко. 30 июля 1971 г.

В СССР указывается для Арктики, Карелии, Ленинградской обл., Якутии, Камчатки, Литвы, Воронежской, Пензенской, Свердловской, Новосибирской обл., Эстонии, Латвии.

5. *Pannaria pezizoides* (Web.) Trev. Слоевище серовато-коричневое, состоящее из мелких чешуйчатых листочков. Края листочков изрезанные, зубчатые. Апотеции многочисленные. Споры яйцевидной формы, бесцветные, одноклеточные. Размеры спор 17—25×8—10 м. Верховье р. Шумилихи, по берегам, поверхности камней, на почве. Редко. 30 июля 1971 г.

В СССР указывается для Арктики, Эстонии, Латвии, Литвы, Карелии, Ленинградской обл., Украины, Кавказа, Западной Сибири.

6. *Parmelia fraudans* Nyl. Слоевище в виде листовидных розеток, серое с крупными извилисто-складчатые лопасти. На собранных нами экземплярах хорошо заметны сердцевидные от К желтеет, затем краснеет. Бухта Давше, скалы. Редко. 31 июля 1971 г. Устье р. Кермы, гарь, каменная россыль, на поверхности валунов. Редко. 27 июля 1970 г.

В СССР указывается для Арктики, Карелии, Эстонии, Ленинградской обл., Урала, Кавказа.

7. *Parmelia panniformis* (Nyl.) Vain. Словенце коричневое, состоящее из мелких коричневых допастей, края которых на собранных нами экземплярах слегка приподнимаются. Мыс Езовочный, каменные россыпи, на камнях. Не часто. 18 июня 1970 г. Мыс Черный, каменная россыпь, на камнях. Не часто. 27 июня 1972 г.

В СССР указан для Карлат, Саян, гор Якутии.
8. *Parmelia soledius* Almb. Словенце коричневое, блестящее, состоит из рассеченных допастей с крупными головчатыми соралами. Сердцевина не изменяется от К, С, Р. Мыс Езовочный, каменные россыпи, на камнях. Редко. 20 июня 1970 г.

В СССР известен в европейской и азиатской частях (более конкретных указаний в доступной нам литературе обнаружить не удалось).

Бурятский филиал
СО АН СССР,
Улан-Удэ

Поступила в редакцию
25/III 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Еленкин А. А. 1901, 1904. Лишайники русской флоры и пограничных восточных областей.—Тр. СПб. Бот. сада, XIX, XXIV, СПб.
2. Еленкин А. А. 1906. Коллекция лишайников Забайкалья в Читинском музее, собранная Г. А. Стуковым в 1902—1904 гг.—Тр. Бот. музея Академии наук, III, СПб.
3. Еленкин А. А. 1912. Список лишайников, собранных Б. А. Федченко в 1909 г. на Дальнем Востоке.—Тр. СПб. Бот. сада, XXXI, СПб.
4. Окснер А. М. 1926. Обрисники, що їх зібрав Ю. Ю. Каневський 1916 року на Забайкалі.—Укр. бот. ж. Київ.
5. Окснер А. М. 1939. Лишайники бассейну рік Индигірки, Яни, Лени та Південного Прибайкалля, I.—Ж. Инстит. бот. АН УРСР, 23 (31).
6. Окснер А. М. 1940. Лишайники бассейну рік Лени, Яни, Индигірки та Південного Прибайкалля, II.—Бот. ж. АН УРСР, 1, 1.
7. Окснер А. М. 1940. Лишайники бассейну рік Лени, Яни, Индигірки та Південного Прибайкалля, III.—Бот. ж. АН УРСР, 1, 2.
8. Окснер А. М. 1940. Лишайники бассейну рік Лени, Яни, Индигірки та Південного Прибайкалля, IV.—Бот. ж. АН УРСР, 3—4.
9. Окснер А. М. 1956, 1968. Флора лишайників України, I, II.
10. Окснер А. М. 1966. Флора лишайників України, 2.
11. Рассадина К. А. 1936. Лихенологический очерк Байкальских берегов.—Тр. Бот. ин-та АН СССР. Споровые растения, III, М.—Л.
12. Рассадина К. А. 1950. Дополнительный список лишайников Байкальских берегов.—Тр. ВИН АН СССР. Споровые растения, VII.
13. Рассадина К. А. 1971. Семейство Parmeliaceae. Определитель лишайников СССР, 1, Л.
14. Томин М. П. 1937. Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР, Минск.
15. Томин М. П. 1956. Определитель корковых лишайников европейской части СССР, Минск.
16. Цальбрукнер А. Забайкальские лишайники.—Тр. Троицкосавско-Кяхтинского отд. Приамурского отд. Рус. геогр. об-ва, 12, 1 и 2.

S. E. Budaeva, S. I. Gluzdakov

NEW DISCOVERIES OF SOME LICHENES IN ZABAYKALYE

The article draws out short description of 8 species of lichenes and its location in Barguzin state preserve which have not been in the Transbaical and Pribaicalye in literature.

В. И. КАЦКО

МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ И ЭКОЛОГИИ МОКРЕЦОВ МАЛОГО ХИНГАНА

Проведены эколого-фаунистические наблюдения за мокрецами на Малом Хингане. Использовались различные методики: колокол Мончадского, этномологический сачок, эксгаустер, липучки. За период наблюдений собрано 55 563 мокреца. Получены интересные данные по фауне и экологии, суточной и сезонной активности мокрецов. Для выявления мест выплода взято 100 проб почвы. Найдено 1000 личинки куколок мокрецов. Установлено, что мокрецы развиваются на заболоченных участках почвы по берегам рек, ручьев, озер, на дорогах, лугах, болотах.

Мокрецы Приамурья остаются слабо изученной группой гнуса. Исследования мокрецов в Хабаровском крае проводились А. В. Гусевичем [1] в 1937 и в 1938 гг. в районе с. Обор. Им зарегистрировано 6 видов. Исследования проводились Д. И. Благовещенским [2] в 1939 г. в Комсомольском районе и А. В. Масловым [3].

На Малом Хингане исследований кровососущих двукрылых не было. Основные эколого-фаунистические наблюдения за мокрецами проводились нами в 1973 г. в окрестностях пос. Сотниковский, расположенного в долине р. Сутара (верхнее течение р. Бира). Большую площадь изучаемой территории занимают мари с листовичными редколесьями, зарослями багульника болотного и рододендрона. Хорошо развит моховой покров. Листовичные мари чередуются с болотистыми вейнико-осоковыми лугами. Для обследуемой территории характерны также возвышенные участки-релки, на которых произрастают кустарники, осинники, березняки и реже многопородные широколиственные леса.

Решающим климатическим фактором, несмотря на удаленность территории от океана, являются восточноазиатские муссоны [4]. Количество годовых осадков здесь более 700 мм, 70—74% выпадает в течение лета. Относительная влажность воздуха в июле—августе достигает 85—95%. Вегетационный период длится 156—162 дня, сумма температур за это время равняется 2000—2500°. Среднегодовая температура воздуха отрицательная. Почвы преимущественно глеевые и торфяно-глеевые, на релках слабоподзолистые, супесчаные или легкосуглинистые. Для почв характерна значительная кислотность [4].

Сбор и учет мокрецов осуществляли различными общепринятыми методами—воздушным сачком, эксгаустером, липучками и другими. Основным методом учета взрослых мокрецов был колокол Мончадского [5]. Мокрецов собирали также с отловленных (мертвых и живых) грызунов и землероек. Места дневок мокрецов выявляли с помощью липучек и кошением сачком по травянистой растительности, кустарникам и деревьям. Для обнаружения мест выплода мокрецов осуществляли забор проб почвы размером 10×20×5 см. Пробы промывали раствором сернистой магнезии [6].

За период работы собрано 55 563 взрослых мокрецов и 1000 их личинок и куколок. Как показали наблюдения, на обследуемой территории мокрецы были основным компонентом гнуса, в сборах за сезон они составили 89,2% (см. таблицу). Из 12 видов, массовыми были *C. sinanoensis* и *C. pulicaris*. На долю этих двух видов в сборах приходится 99,6%. На человека нападали 8 видов мокрецов: *C. sinanoensis*, *C. okumen-sis*, *C. pulicaris*, *C. jagineus*, *C. erairai*, *C. fascipennis*, *C. subfascipennis*, *C. helveticus*.

Соотношение различных компонентов гнуса на Малом Хингане по данным учетов колоколом Мончадского (окр. пос. Сотниковский, 1973)

Месяц	Дека-да	Комары		Мошки		Мокрецы		Слепни		Всего	
		абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Июнь	3	662	6,0	52	0,5	10156	92,7	89	0,8	10959	100
	1	925	7,1	180	1,4	11828	90,6	118	0,9	13051	100
Июль	2	786	6,7	280	2,4	10615	90,9	1	—	11682	100
	3	1030	22,1	75	1,6	3560	77,2	6	0,1	4671	100
	1	906	57,5	17	1,1	655	41,4	0	0	1578	100
Август	2	359	23,7	45	3,0	1115	73,3	0	0	1519	100
	3	998	5,6	24	0,1	16544	94,3	0	0	17566	100
Сентябрь	1	117	25,4	3	0,6	341	74,0	0	0	461	100
Итого		5783	9,4	676	1,1	54814	89,2	214	0,3	61487	100

В сборах указанные виды кровососов составили 99,9%. Три вида — *C. sphagnumensis*, *C. sibiricus*, *C. odibillis* — найдены только в местах выплода и всего один самец *C. reconditus* пойман на липучку.

Ниже приводится видовой состав мокрецов в окрестностях пос. Сотниковский (Малый Хинган, 1973 г.).

№ п/п	Вид	Колич. мокрецов
1	<i>Culicoides okumensis</i> Arn.	65
2	<i>C. sinanoensis</i> Tok.	31 572
3	<i>C. pulicaris</i> (L.)	23 766
4	<i>C. fagineus</i> Edw.	26
5	<i>C. erairai</i> Kono et Tak.	42
6	<i>C. odibillis</i> Aust.	2
7	<i>C. jascipennis</i> (Staeg).	54
8	<i>C. subjascipennis</i> Kieff.	1
9	<i>C. reconditus</i> Camp. et Pein-Clin.	1
10	<i>C. sphagnumensis</i> Will.	17
11	<i>C. sibiricus</i> Mirz.	4
12	<i>C. helveticus</i> Call., Krem et Ded.	13
Всего		55 563

Активность мокрецов началась в конце мая и длилась до конца сентября. В конце сентября, когда температура воздуха понизилась до +5°, лет мокрецов прекратился. Динамика сезонной численности мокрецов характеризуется двумя подъемами. Первый подъем отмечен в период с конца июня и до 20 июля (рис. 1). В это время на один учет колоколом Мончадского отлавливалось в среднем 447 мокрецов при максимуме в 3270 особей. Подъем численности кровососов в июне и июле был обусловлен массовым летом *C. sinanoensis*. Второй пик активности мокрецов отмечался в третьей декаде августа. Его оп-

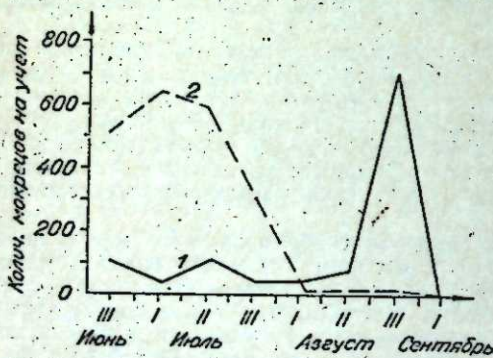


Рис. 1. Сезонная динамика численности *C. pulicaris* (1) и *C. sinanoensis* (2) на Малом Хингане (окр. пос. Сотниковский, 1973 г., по учетам колоколом Мончадского).

ределял массовый лет *C. pulicaris* второго поколения. В среднем на один учет колоколом в это время приходилось 650 особей, а максимальное количество насекомых равнялось 6 тыс. В сентябре численность мокрецов находилась на низком уровне — в среднем 24 кровососа на один учет. Массовые виды *C. sinanoensis* нападали на человека с конца мая и до конца августа, а *C. pulicaris* — с июня по сентябрь.

В суточном ритме активности мокрецов наблюдалось также два пика: утренний (с 5 до 7 ч) и вечерний (с 22 до 24 ч) в июне и в июле. При этом утренний пик был несколько выше вечернего (рис. 2). В конце лета пики активности мокрецов смещались в сторону дневных часов. А в сентябре наблюдался только один подъем — вечерний (в 19—20 ч). Мокрецы активны при температуре от +7 до +26°. В теплые летние ночи летали постоянно. В солнечную жаркую погоду не нападали на человека. Только в конце августа и в дождливые прохладные дни они летали круглосуточно.

Мокрецы, особенно массовые виды — *C. sinanoensis* и *C. pulicaris* охотно нападают на мелких млекопитающих, прежде всего на грызунов и землероек. Кровососы были собраны на красно-серой и дальневосточной полевках, азиатской лесной мыши и бурундуке.

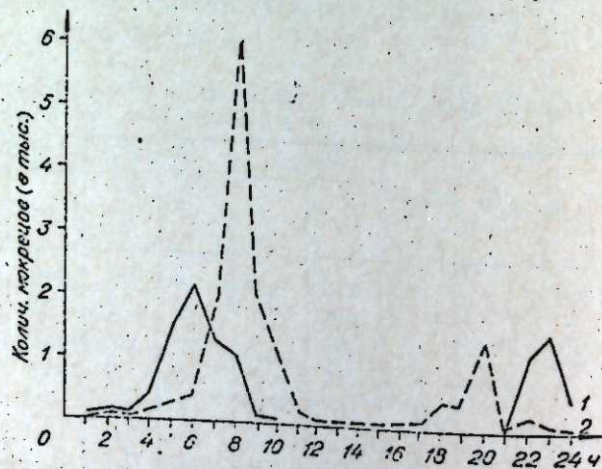


Рис. 2. Суточный ритм активности мокрецов на Малом Хингане (окр. пос. Сотниковский, 1973 г., по учетам колоколом Мончадского). 1 — в солнечный день (25—26 июня); 2 — в пасмурный прохладный день (25—26 августа).

Дневками мокрецов в изучаемом районе Малого Хингана служит травянистая растительность на лугах, марях и в лесу. Выплод происходит на заболоченных участках пойменных лугов и марей, по берегам рек, ручьев и озер. Первые личинки в пробах обнаружены в третьей декаде июля, а в конце сентября их уже не отмечалось. Куколки находили в течение всего лета. Последняя куколка *C. fagineus* была найдена 18 сентября.

В определении видового состава мокрецов большую помощь оказала А. Г. Мирзаева, за что автор приносит ей благодарность.

Хабаровский научно-исследовательский институт
эпидемиологии и микробиологии

Поступила в редакцию
18/11 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Гуцевич А. В. 1940. Материалы по изучению кровососущих двукрылых (гниуса) Северо-Уссурийской тайги.— Зоол. ж., 19, вып. 3, с. 428—444.
2. Благовещенский Д. И. 1948. Клеши семейства *Ixodidae* и кровососущие двукрылые низовья Амура.— Паразитологич. сб., 9. Изд. Зоол. ин-та АН СССР, с. 83—113.
3. Маслов А. В. 1960. Фаунистический состав кровососущих двукрылых Дальнего Востока.— В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока, 4. Приамурский (Хабаровский) фил. геогр. об-ва СССР. Хаб. кн. изд-во, с. 269—298.
4. Васильев В. Н. 1937. Растительный покров Малого Хингана.— Тр. Дальневост. фил. АН СССР, 2, с. 103—272.
5. Мончадский А. С., Радзивиловская З. А. 1947. Новый метод количественного учета активности нападения кровососов.— Паразитологич. сб., 9, Изд. Зоол. ин-та АН СССР, с. 147—166.
6. Гуцевич А. В., Глухова В. М. 1970. Методы сбора и изучения кровососущих мокрецов. Л., «Наука», 103 с.

УДК 576.312.304

Ф. М. ШКУТНА

ПРОИСХОЖДЕНИЕ УНИВАЛЕНТОВ В МЕТАФАЗЕ МЕИОЗА У ГЕКСАПЛОИДНЫХ ТРИТИКАЛЕ

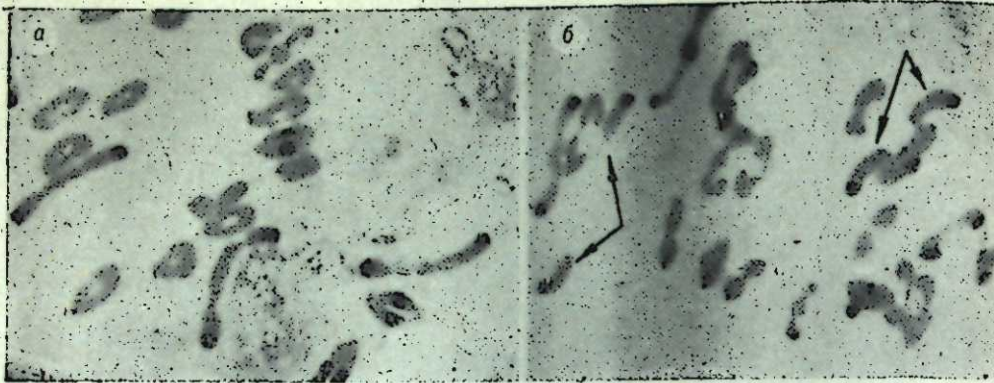
Мейотические хромосомы гексаплоидных тритикале были окрашены дифференциально. В результате было показано, что униваленты у гексаплоидных тритикале возникают в мейозе главным образом за счет десинапсиса хромосом ржи.

Не вызывает сомнения тот факт, что одной из основных причин мейотической нестабильности тритикале является десинапсис [1, 2], который приводит к появлению псевдоунивалентов в первой метафазе мейоза [3]. Наблюдаемые у тритикале в M_1 мейоза одиночные хромосомы названы псевдоунивалентами, поскольку они образуют в диакинезе закрытые биваленты, имеющие не менее двух хиазм. К M_1 хиазмы преждевременно терминируются и сначала возникают открытые, палочковидные биваленты, а затем последняя хиазма соскальзывает и хромосомы, входившие в состав бивалентов оказываются лежащими отдельно. Поскольку они ранее входили в состав бивалента, их правильнее называть псевдоунивалентами, а не унивалентами.

Наличие в M_1 истинных унивалентов и псевдоунивалентов приводит к неправильному их расхождению в A_1 : как те, так и другие отстают в анафазе или обе хромосомы, входившие в состав одного бивалента, отходят к одному полюсу. Это ведет к появлению анеуплоидных клеток в тетраде.

Унивалентные хромосомы в M_1 у разных тритикале описаны уже давно, и никем не оспаривается факт их существования. Однако до сих пор неясны причины их появления, а также источник происхождения: расходятся преждевременно хромосомы ржи, пшеницы или те, и другие.

Поскольку линии октоплоидных тритикале с большим числом псевдоунивалентов в M_1 имеют тенденцию давать в потомстве формы пшеничного типа, Мюнцлинг предположил, что униваленты у тритикале образуются исключительно за счет хромосом



Дифференциально окрашенные хромосомы мейоза в M_1 гексаплоидного тритикале: а) 7 бивалентов, состоящих из хромосом ржи; 4 открытых бивалента и 3 закрытых; б) 4 псевдоунивалента, имеющих по одному гетерохроматиновому блоку.

ржи [4]. К подобному выводу пришел также Санчес-Монге, изучая гексаплоидные тритикале [5]. Его выводы основаны на том факте, что число унивалентов у гексаплоидных тритикале такое же, как и у октоплоидных. Было сделано предположение, что у гексаплоидных тритикале униваленты возникают также за счет десинапсиса хромосом ржи, хотя в потомстве гексаплоидов и не появляются пшеничные формы. Однако позднее было показано, что у тритикале в результате нарушений мейоза могут теряться не только ржаные, но и пшеничные хромосомы. Так, на основе измерения хромосом в митозе у октоплоидных тритикале Пиритца пришел к выводу, что 0,94—2,89% анеуплоидов возникает из-за потери хромосом пшеницы, причем главным образом теряются хромосомы D-генома. Хромосомы ржи могут теряться все, но имеются существенные различия между индивидуальными хромосомами по частоте их элиминации [6]. Подобные работы проведены и на гексаплоидных тритикале [7, 8]. При этом Меркер считает, что ржаные и пшеничные хромосомы у гексаплоидных тритикале элиминируются с частотой, пропорциональной числу геномов родительских видов, т. е. пшеничные хромосомы теряются в два раза чаще, чем ржаные [8]. Имеется также работа по дифференциальной окраске митотических хромосом октоплоидных тритикале, автор которой приходит к выводу, что анеуплоидия у октоплоидов — результат потери главным образом хромосом пшеницы [9].

Таким образом, единого мнения по поводу источника псевдоунивалентных хромосом в M_1 у тритикале в настоящее время нет. Однако большая часть авторов склонна считать, что псевдоунивалентны в M_1 появляются все-таки за счет десинапсиса хромосом ржи, и пытаются выяснить причины их появления.

В настоящей работе был применен метод дифференциальной окраски мейотических хромосом гексаплоидных тритикале. Были покрашены хромосомы в M_1 у пяти разных линий тритикале с нестабильным мейозом (30—50% нарушенных тетрад). Как известно, хромосомы ржи имеют крупные гетерохроматиновые блоки на концах, чем они четко отличаются от хромосом пшеницы [10]. Это различие в рисунке хромосом сохраняется и в мейозе. Поэтому в мейозе очень просто определить, какой из родительских форм принадлежит каждая данная хромосома, т. е. пшеничная она или ржаная. В результате анализа M_1 у тритикале было установлено, что унивалентные хромосомы (за редким исключением) ржаные, т. е. имеют на концах гетерохроматиновые блоки, что хорошо согласуется с морфометрическими данными Пиритца и некоторых других исследователей. Кроме того, на изучаемых препаратах ясно видно, что нарушение конъюгации хромосом у тритикале касается, прежде всего, хромосом ржи. Об этом говорит изучение открытых бивалентов; число их может варьировать, но они, как правило, образованы хромосомами ржи. Интересно отметить, что в первую очередь открываются биваленты, состоящие из хромосом, имеющих гетерохроматиновый блок на одном плече (у них раньше терминализуется одна хиазма). Соответственно и псевдоунивалентны чаще имеют один гетерохроматиновый блок, а хромосомы, имеющие гетерохроматиновые блоки на двух плечах, дольше удерживаются хиазмами в бивалентном состоянии и расходятся одновременно с пшеничными хромосомами или даже после них (см. рисунок). Эти наблюдения подтверждают данные Пиритца о случайной потере различных хромосом ржи.

Таким образом, на наш взгляд, данные по дифференциальной окраске хромосом в мейозе у тритикале показывают, что десинапсис и у гексаплоидных тритикале возникает главным образом за счет хромосом ржи.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
2/VII 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Scoles G. J., Kaltsikes P. J. 1974. The cytology and cytogenetics of triticale.—Z. Pflanzenzüchtg, 73, 13—43.
2. Lelley T. 1974. Desynapsis as a possible source of univalents in metaphase I of triticale.—Z. Pflanzenzüchtg, 73, 249—258.
3. Shkutina F. M., Khvoslova V. V. 1971. Cytological investigation of triticale.—Theoretical and Applied Genetics, 41, 109—119.
4. Müntzing A. 1957. Cylogenetic studies in rye-wheat (triticale).—Proc. Intern. Genet. Symp., Cytologia (Suppl.), 51—56.
5. Sanchez-Monge E. 1958. Hexaploid triticale.—Proc. First Intern. Wheat Genet. Symp., Winnipeg, Manitoba, Canada, 181—194.
6. Pieritz W. J. 1970. Elimination von Chromosomen in amphidiploiden Weizen-Roggen-Bastarden (Triticale).—Z. Pflanzenzüchtg, 64, 90—109.
7. Larter E. N., Shigenaga S. 1971. Further evidence on the derivation of univalents in hexaploid triticale.—Can. J. Genet. Cytol., 13, 895—898.
8. Merker A. 1973. Identification of aneuploids in a line of hexaploid triticale.—Hereditas, 74, 1—6.
9. Weimarck A. 1974. Elimination of wheat and rye chromosomes in a strain of octoploid triticale as revealed by Giemsa banding technique.—Hereditas, 77, 281—286.
10. Хвостова В. В., Шапова А. И. 1974. Дифференциальная окраска хромосом ржи и ее значение в цитогенетике тритикале.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 70—73.

F. M. Shkutina

THE ORIGIN OF UNIVALENTS AT M_1 OF MEIOSIS IN HEXAPLOID TRITICALE

Meiotic chromosomes of hexaploid triticale were stained differentially. Desynapsis of rye chromosomes was found to be the main cause of the origin univalents in hexaploid triticale.

УДК 576.312.304

П. И. СТЕПОЧКИН

АНАЛИЗ МЕИОЗА РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ 42-ХРОМОСОМНЫХ ТРИТИКАЛЕ МЕТОДОМ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ОКРАСКИ ХРОМОСОМ

У пяти форм 6х тритикале с помощью дифференциальной окраски хромосом проведен анализ анафаз I и тетрад в мейозе. Установлено, что в анафазе I в основном отстают ржаные хромосомы и микроядра тетрад почти все несут гетерохроматиновые включения. Таким образом, у 6х тритикале элиминируются в мейозе главным образом хромосомы ржи.

Пшенично-ржаные амфидиплоиды, полученные различными способами, имеют один общий недостаток: пониженную озерненность по сравнению с исходными родительскими формами — пшеницей и рожью. Одна из причин этого дефекта — нарушения в процессе мейоза, приводящие к образованию несбалансированных гамет, а следовательно, и к появлению анеуплоидных растений, которые имеют пониженную плодовитость по сравнению с эуплоидами. Исследователи сделали предположение, что элиминируются в основном хромосомы ржи [1—4]. В последнее время появилось мнение, что процесс элиминации хромосом тритикале случаен и с равной вероятностью могут теряться и ржаные хромосомы, и пшеничные [5—9].

Применение метода дифференциальной окраски открывает большие возможности в цитологическом исследовании тритикале [9—11], поскольку хромосомы ржи резко отличаются по рисунку окраски от хромосом пшеницы. В данной работе проведен



Анафаза I мейоза; видны две отстающие хромосомы с гетерохроматиновыми блоками, преждевременно разделившиеся на хроматиды.

анализ стадий A_1 и тетрад мейоза пяти различных форм тритикале с помощью дифференциальной окраски.

Материал и метод. Колосья пяти форм 6х тритикале (Армдилло Т-909, Джени 60, НАД-430, Рознер, НАД-325) фиксировали в жидкости Ньюкомера. Хромосомы окрашивали красителем по Гимза по методике, описанной А. И. Щаповой [12]. В анафазе I подсчитывали количество ржаных и пшеничных отстающих хромосом: в тетрадах подсчитывали количество микроядер с гетерохроматиновыми блоками и без них.

Результаты и об- суждение. Хромосомы ржи

имеют большие гетерохроматиновые блоки на теломерных концах, в силу чего они резко отличаются от пшеничных [9, 11—18]. Это позволяет различать в кариотипах тритикале пшеничные и ржаные хромосомы.

На рисунке показана анафаза I тритикале четырьмя ржаными хромосомами, расположенными на экваторе. Данные анализа анафазы I и стадии тетрад 6х тритикале приведены в табл. 1 и 2.

В A_1 отстающие хромосомы несут в основном гетерохроматиновые блоки, т. е. являются ржаными. В сорте Джени 60 было только 15,9% отстающих пшеничных хромосом. Исключение составляет тритикале НАД-325, у которого наблюдалось 56,5% отстающих пшеничных хромосом.

Таблица 1

Частота встречаемости отстающих хромосом без хроматиновых блоков с одним и двумя гетерохроматиновыми блоками (в %)

Сорт тритика- ле	Число иссле- дуемых рас- тений	Всего МКП с отстаю- щими хромосомами	% хромосом без блоков гетерохрома- тина	% хромосом с 1 блоком гетерохрома- тина	% хромосом с 2 блоками гетерохрома- тина
Армдилло Т-909	4	104	31,7	18,3	50
Джени 60	4	126	15,9	41,3	42,8
НАД-430	5	142	26,0	26,8	47,2
Рознер	3	100	18	32	50
НАД-325	6	239	56,5	21,3	22,2

Таблица 2

Частота тетрад с микроядрами, несущими гетерохроматиновые блоки, и без них (в %)

Сорт	Число иссле- дованных ра- стений	Всего тетрад с микроядра- ми	% микроядер без блоков гетерохрома- тина	% микроядер с блоками ге- терохромати- на
Джени 60	3	180	22,8	77,2
НАД-430	3	210	12,4	87,6
Рознер	2	138	15,2	84,8
НАД-325	2	106	39,6	60,4

Если бы хромосомы тритикале терялись случайно, то следовало бы ожидать среди отстающих хромосом 1/3 ржаных и 2/3 пшеничных [5—7, 9, 13]. Однако наши предварительные данные скорее находятся в согласии с данными Пирца [3], который пришел к выводу о том, что у тритикале имеется тенденция к элиминации в основном ржаных хромосом, и Ф. М. Шкутиной [19]. Хотя наши исследования основаны на небольшом материале, исходя из общего количества исследованных клеток можно сделать вывод, что процесс элиминации хромосом тритикале происходит не случайным образом и анеуплоидия среди гамет 6х тритикале обусловлена в основном утерей ржаных хромосом.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
29/VII 1975

ЛИТЕРАТУРА

- Müntzing A. 1957. Cytogenetic studies in ryewheat (triticale).—Proc. Intern. Genet. Symp. Cytologia 22, Suppl., 51—56.
- Stutz H. C. 1962. Asynchronous meiotic chromosome rhythm as a cause of sterility in triticale.—Genetics, 47, 988 (Abstr).
- Pieritz, 1970. Elimination von Chromosomen in amphidiploiden Weizen — Roggen — Bastarden (Triticale).—Z. Pflanzenzücht., 64, 90—109.
- Хвостова В. В. 1970. Цитологический анализ пшенично-ржаных амфидиплоидов и 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов в связи с проблемой их плодовитости.—В кн.: Отдаленная гибридизация растений. М., с. 274—280.
- Shigenaga S., Larter E. N. 1971. Karyotype analysis of hexaploid triticale.—Can. J. Genet. Cytol., 13, 585—591.
- Shigenaga S., Larter E. N., McGinnis R. C. 1971. Identification of Chromosomes contributing to aneuploidy in hexaploid triticale, cultivar Rosner.—Canad. J. Genet. Cytol., 13, 592—596.
- Larter E. N., Shigenaga S. 1971. Further evidence on the derivation of univalents in hexaploid triticale.—Canad. J. Genet. Cytol., 13, 895—898.
- Merker A. 1973. Identification of aneuploids in line of hexaploid triticale.—Hereditas, 74, 1, 1—6.
- Weimark A. 1974. Elimination of wheat and rye chromosomes in a strain of octoploid triticale as revealed by Giemsa banding technique.—Hereditas, 77, 2, 218—286.
- Weimark A. 1973. Cytogenetic behaviour in octoploid triticale. Meiosis, aneuploidy and fertility.—Hereditas, 74, 1, 1—6.
- Хвостова В. В., Щапова А. И. 1974. Дифференциальная окраска хромосом ржи и ее значение в цитогенетике тритикале.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 70—73.
- Щапова А. И. 1974. Дифференциальная окраска хромосом растений. *Secale cereale*. Цитология 16, 370—372.
- Merker A. 1973. Giemsa technique for rapid identification of chromosomes in triticale.—Hereditas, 75, 2, 280—282.
- Щапова А. И., Баутина Т. А. 1974. Дифференциальная окраска хромосом ржи и пшенично-ржаного амфидиплоида. Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 134—136.
- Sharma N. P., Natarajan A. T. Identification of heterochromatic regions in chromosomes of rye.—Hereditas, 74, 2, 233—237.
- Verma S. C., Rees H. 1974. Giemsa staining and the distribution of heterochromatin in rye chromosomes.—J. Heredity, 32, 1, 118—121.
- Gill B. S., Kimber G. 1974. The Giemsa c-banded karyotype of rye.—Proc. Nat. Acad. Sci. (USA), 74, 4, 1247—1249.
- Тихонович Н. А. 1974. Дифференциальная окраска метафазных хромосом ржи.—Вестн. ЛГУ, 21, 131—134.
- Шкутина Ф. М. 1975. Происхождение унвалентов в метафазе мейоза у гексаплоидных тритикале.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

P. I. Stepochkin

An analysis of meiosis (anaphase I and tetrads) in 5 strains of 6x triticale was carried out with help of differential staining of chromosomes. It was established that laggards in anaphase I are mainly rye chromosomes and almost all micronuclei of tetrads contain heterochromatic regions. Thus, in 6x Thus mainly rye chromosomes are eliminate in 6x triticale.

А. И. ЩАПОВА, П. А. ДЬЯЧУК, В. С. ЧЕРЕДЕЕВА

ЛИНЕЙНАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ХРОСОМ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ЧИНЫ.

В результате сравнительного изучения рисунков дифференциальной окраски хромосом *Lathyrus aphaca* L., *Lathyrus sativus* L., *Lathyrus cicera* L., *Lathyrus ochrus* L., *Lathyrus clymenum*, *Lathyrus articulatus* установлено, что кариотипы этих видов чины существенно различаются по количеству гетерохроматина и локализации его в хромосомах. Среди изученных видов нет двух кариотипов, близких по рисунку дифференциальной окраски хромосом. Очень много гетерохроматина у *L. aphaca* и мало у *L. articulatus*.

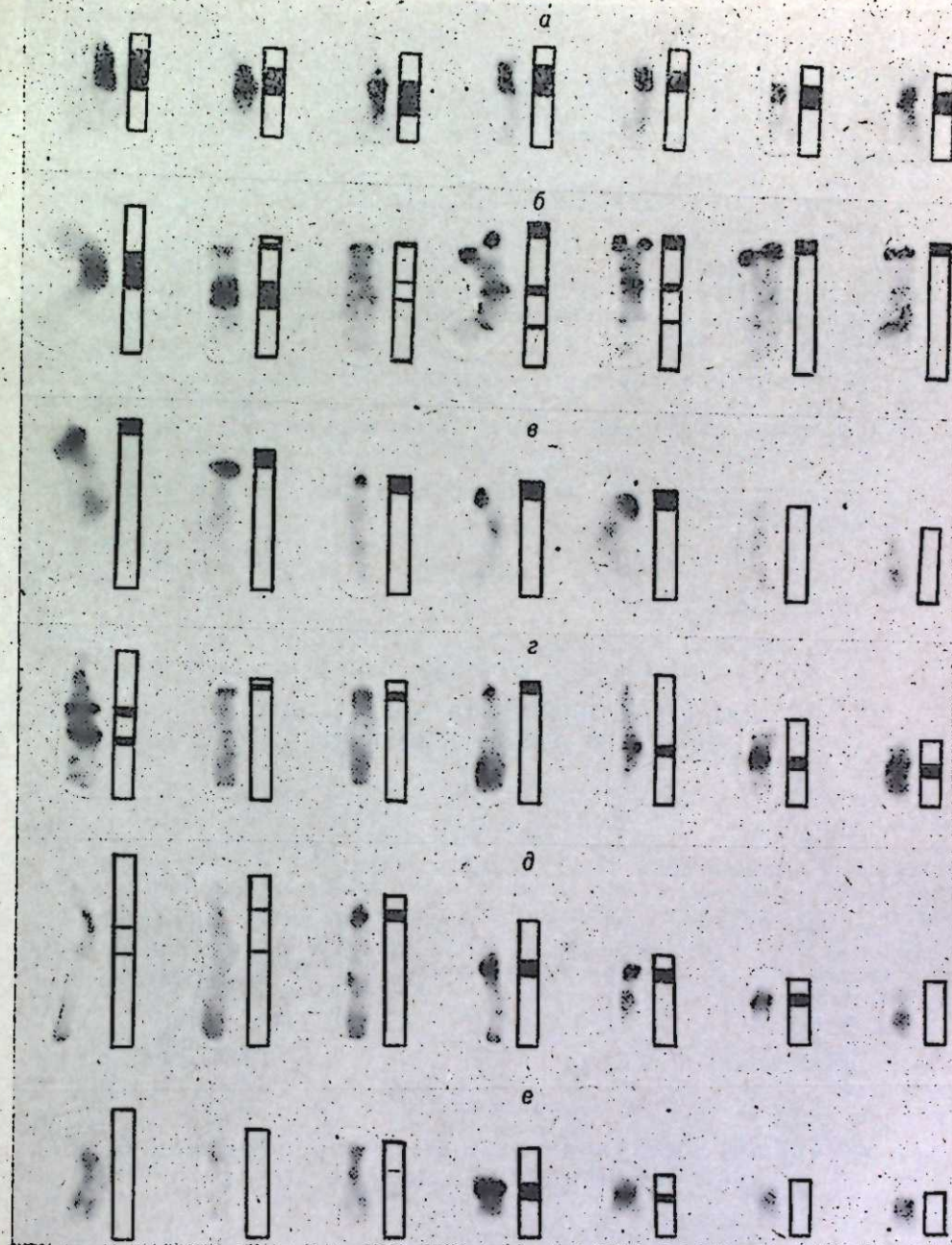
В результате многочисленных кариологических исследований установлено, что кариотипы видов цветковых растений различаются по числу, морфологии и величине хромосом. Наиболее консервативным признаком является основное число хромосом, а наиболее изменчивым — морфология. Кариотипы покрытосеменных растений отличаются от кариотипов млекопитающих наличием у растений большого числа полиплоидных видов. Разнообразие кариотипов по основному числу хромосом, морфологии, размерам и уровню плоидности можно встретить среди видов одного и того же рода. Различия по морфологии отдельных хромосом, а иногда и по уровню плоидности имеются и между кариотипами сортов и форм одного вида.

В последние годы в кариологии растений используется метод дифференциальной окраски хромосом на конститутивный гетерохроматин. С помощью этого метода изучена линейная дифференцировка хромосом у нескольких десятков видов. Однако структура дифференциальной окраски хромосом у видов, принадлежащих к одному роду, изучена пока только у нескольких родов растений.

В результате исследований обнаружены существенные различия в линейной дифференцировке хромосом не только между видами разных родов, но и видами одного рода. Так, в роде *Secale* L. найдены различия по количеству теломерного гетерохроматина. Кариотипы видов секции *Cerealina* Roshev. содержат крупные гетерохроматинные блоки на теломерах большинства плеч хромосом, тогда как все остальные виды имеют крупные блоки только у одной пары хромосом [1—3]. При сравнительном изучении рисунков дифференциальной окраски хромосом *Allium cepa* L. и *Allium altaicum* Pall. оказалось, что кариотипы этих видов значительно различаются (примерно в 1,3 раза) по суммарной длине не окрашивающихся при данном методе участков хромосом; суммарная длина интенсивно окрашенных (гетерохроматинных) блоков примерно одинакова [4, 5]. Кариотипы *Vicia faba* L. и *Vicia sativa* L. различаются по количеству и размеру интеркалярных блоков гетерохроматина [6]. Существенные различия выявлены между видами рода *Anemone* L. и между геномами гексаплоидной пшеницы *Triticum aestivum* L. [7—9].

В настоящем сообщении приведены результаты сравнительного изучения рисунков дифференциальной окраски хромосом шести видов чины: *Lathyrus aphaca* L. ($2n=14$), *Lathyrus sativus* L. ($2n=14$), *Lathyrus cicera* L. ($2n=14$), *Lathyrus ochrus* L. ($2n=14$), *Lathyrus clymenum* L. ($2n=14$), *Lathyrus articulatus* L. ($2n=14$). Семена получены из коллекции Института цитологии и генетики СО АН СССР, методика подробно описана в предыдущей работе [6].

В кариотипе *Lathyrus aphaca* все хромосомы при дифференциальной окраске имеют очень крупные интенсивно окрашенные блоки в районе центромера, которые составляют примерно 25% от длины хромосом набора (рис 1, а). У *Lathyrus sativus* только две пары хромосом содержат очень крупные блоки гетерохроматина около центромера, у остальных в центромерных районах блоки значительно меньше по величине (рис 1, б). У четырех пар хромосом этого вида крупные гетерохроматинные блоки локализованы на теломерах коротких плеч. Спутничная хромосома имеет небольшой блок около ядрышкового организатора. В середине плеч некоторых хромосом иногда видны узкие полоски. Большинство хромосом этого вида чины имеют индивидуальный рисунок поперечной исчерченности, позволяющий различать их в метафазных пластинках. В кариотипе *Lathyrus cicera* пять пар хромосом имеют крупные гетерохроматинные блоки на теломерных концах коротких плеч, а две пары хромосом блоков не содержат (рис 1, в). У *Lathyrus ochrus* L. одна пара хромосом имеет два крупных интеркалярных блока, пять — по одному и одна пара — на теломерном конце одного плеча (рис 1, г). Хромосомы *Lathyrus clymenum* и *Lathyrus articulatus* не содержат на теломерах крупных гетерохроматинных блоков. В кариотипе *L. clymenum* у трех пар хромосом блоки расположены в центромерных районах, а у одной, вероятно, около ядрышкового организатора (рис. 1, д). У *L. articulatus* только две пары хромосом имеют блоки в районе центромера, остальные хромосомы содержат узкие темные полоски (рис 1, е). Среди шести изученных видов чины не встречено даже двух кариотипов, близких по рисунку дифференциальной окраски хромосом. Все исследованные нами виды сильно различаются по структуре линейной дифференцировки хромосом.



Дифференциально окрашенные хромосомы (гаплоидные наборы) шести видов чины: а) *Lathyrus aphaca* ($2n=14$); б) *Lathyrus sativus* ($2n=14$); в) *Lathyrus cicera* ($2n=14$); г) *Lathyrus ochrus* ($2n=14$); д) *Lathyrus clymenum* ($2n=14$); е) *Lathyrus articulatus* ($2n=14$).

Метод дифференциальной окраски хромосом широко используется в кариологии млекопитающих. Среди исследованных видов животных, принадлежащих к одному роду, обнаружены различия только по линейной дифференцировке отдельных хромосом, тогда как кариотипы изученных видов растений одного и того же рода в большинстве случаев различаются по рисунку дифференциальной окраски почти всех хромосом набора. Вероятно, резко выраженный межвидовой полиморфизм по структуре линейной дифференцировки хромосом на гетеро- и эухроматинные районы является отличительной особенностью кариотипов цветковых растений.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
24/VI 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Шапова А. И. 1974. Дифференциальная окраска хромосом растений. I. *Secale cereale*. Цитология, 16, 3, 370—372.
2. Шапова А. И., Баутина Т. А. 1974. Дифференциальная окраска хромосом ржи и пшенично-ржаного амфидиплоида.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, 134—136.
3. Хвостова В. В., Шапова А. И. 1974. Дифференциальная окраска хромосом ржи и ее значение в цитогенетике тритикале.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 70—73.
4. Шапова А. И., Степочкин П. И., Кравцова Л. А. 1974. Дифференциальная окраска хромосом *Allium cepa* L.—Цитология и генетика, 13, 5, 433—434.
5. Шапова А. И., Кравцова Л. А. 1974. Сравнительное изучение кариотипов двух видов лука, различающихся по суммарной длине хромосом набора.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 74—77.
6. Баутина Т. А., Шапова А. И., Горин В. Е. 1975. Линейная дифференцировка хромосом *Vicia sativa* L. Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.
7. Marks G. E., Schweizer D. 1974. Giemsa banding karyotype differences in some species of *Anemone* and in *Hepatica nobilis*.—Chromosoma, 44, 4, 405—416.
8. Gill B. S., Kimber G. 1974. Giemsa C-banding and the evolution of wheat.—Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 71, 10, 4086—4090.
9. Hadlaczky G. Y., Belea A. 1975. C-banding in wheat evolutionary cytogenetics. Plant Science Letters, 4, 85—88.

A. I. Shchapova, P. A. Djachuk, V. S. Cheredeeva

LINEAR CHROMOSOME DIFFERENTIATION IN
DIFFERENT SPECIES OF LATHYRUS L.

The comparative studies of differential staining patterns in chromosomes of *Lathyrus aphaca* L., *Lathyrus sativus* L., *Lathyrus cicera* L., *Lathyrus ochrus* L., *Lathyrus clymenum* L., *Lathyrus articulatus* L. show, that the karyotypes of these species essentially differ by amount of heterochromatin and of its localization in the chromosomes. All studied karyotypes differed in differential staining pattern: *L. aphaca* has a large amount of heterochromatin and *L. articulatus* has only a small amount of heterochromatin.

УДК

Г. Г. ПОПКОВ

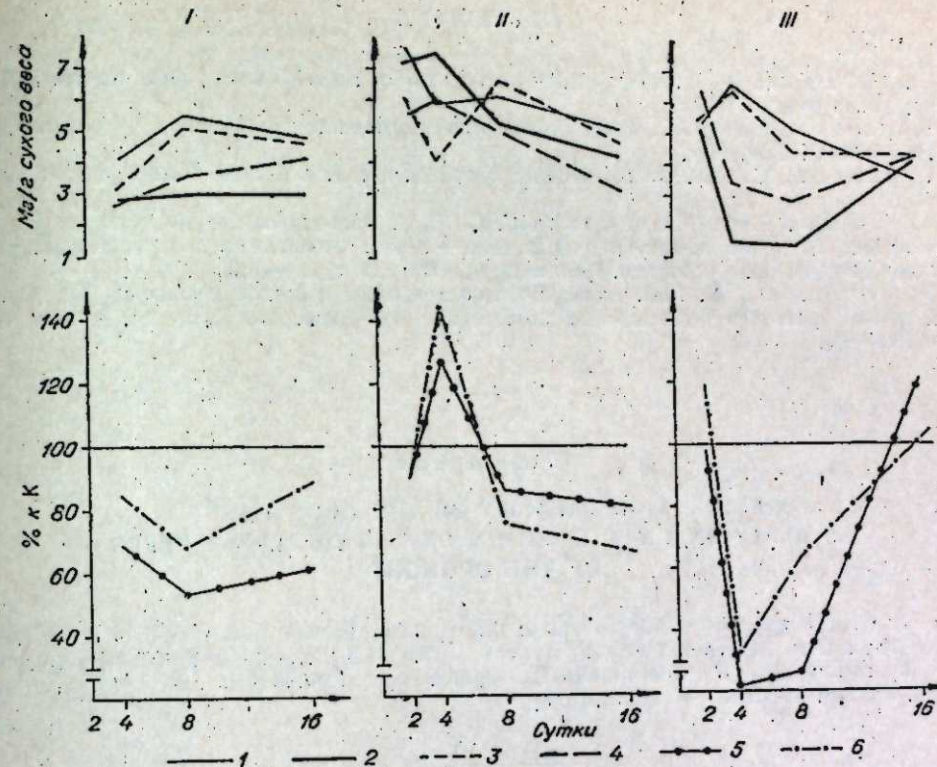
ИЗМЕНЕНИЕ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СПОСОБНОСТИ ТКАНЕЙ
КОРНЯ ПШЕНИЦЫ ПРИ ДЕЙСТВИИ ЗАСУХИ

В вегетационном опыте с пшеницей (Саратовская 29, Минская) прослежена реакция корневой системы (восстановительная способность тканей) при раздельном и комбинированном действии на органы растения обезвоживания и перегрева, имитирующем засуху различных типов. Показано, что при опосредованном действии теплового повреждения на корневую систему («жара») снижалась ее восстановительная способность.

Синтез важнейших метаболитов в корневой системе [1] и взаимосвязь физиологических процессов в растении [2] вызывают необходимость исследования обмена веществ в корнях при действии различных типов засухи. Этот вопрос мало изучен из-за методических трудностей.

Мы ставили задачу исследовать восстановительную способность тканей корня, отражающую общее содержание гидроксилирующих веществ (глутатиона, аскорбиновой кислоты и др.), играющих важную роль в окислительно-восстановительных реакциях, тесно связанных с ростовыми процессами [3].

В вегетационном опыте при помощи полиэтиленовой камеры и калорифера создавали следующие метеоконтакты засухи [4]: контроль (20—25°/70% ПВ — воздух/поч-



Изменение восстановительной способности тканей корня пшеницы при действии засухи различных типов:

I — «северная засуха», II — «жара», III — «южная засуха». Саратовская 29: 1 — контроль, 2 — опыт, 5 — % к контролю. Минская: 3 — контроль, 4 — опыт, 6 — % к контролю.

ва), «жара» (36—48°/70% ПВ), «северная засуха» (20—25°/коэфф. зав.), «южная засуха» (36—48°/коэфф. зав.). Растения пшеницы (Саратовская 29 и Минская) выращивали в сосудах с песком на однократной смеси Прянишникова. До начала опыта в фазе кущения во всех сосудах поддерживали влажность 70% ПВ. Действие обезвоживания почвы и высокой температуры продолжалось в течение 8 сут. подряд; прогрев проводили по 6 ч в день. Восстановительную способность тканей корня изучали после 2, 4, 8 дней действия неблагоприятных факторов и через 8 дней после их прекращения, по методу Гетри [5] с заменой метафосфорной кислоты соляной. Образцы (0,5 г) растирали в ступке с кварцевым песком, переносили в стаканчик на 50 мл, смывая из пипетки остатки гомогената 2%-ным HCl, доводили объем до 20 мл, прибавляли две капли крахмального раствора и титровали 0,05 N раствором йода в KI до появления синей окраски. Результаты вычисляли в миллилитрах раствора I₂ на 1 г сухого вещества.

В варианте «северная засуха» (рис., I) восстановительная способность корней снижалась по мере усиления действия засухи, а после отлива начала возрастать, хотя и не достигла контроля.

В варианте «жара» (рис., II) при косвенном действии повышенной температуры на корни после первоначального подъема наблюдалось резкое падение восстановительной способности, не прекратившееся даже через 8 дней после окончания прогрева, что отражает большую степень повреждения, чем в варианте «северная засуха».

В варианте «южная засуха» (рис., III), где сочетались два предыдущих типа засухи, степень повреждения восстановительной способности тканей корня наиболее глубокая: у обоих сортов уже к 4-му дню действия засухи она оказывается ниже 35% от контроля.

Характер изменений восстановительной способности тканей корня у обоих сортов в период опыта сходный; сортовые различия по этому показателю менее определены.

Таким образом, даже при опосредованном действии теплового повреждения на корневую систему («жара») снижалась ее восстановительная способность.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
29/XI 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Сытник К. М., Книга Н. М., Мусатенко Л. И. 1972. Физиология корня. Киев. «Наукова думка», 356 с.
2. Курсанов А. Л. 1960. Взаимосвязь физиологических процессов в растении. М., Изд-во АН СССР, 44 с.
3. Туркова М. С. 1953. Окислительные процессы и рост растений. Автореф. докт. дис. 27 с.
4. Альтерготт В. Ф., Мордкович С. С. 1973. Роль повышенной температуры в комплексном действии засухи на растение.— В кн.: Физиология приспособления растений к почвенным условиям. Новосибирск, «Наука», с. 128—150.
5. Болховских Э. В. 1955. Анатомо-физиологические исследования некоторых декоративных растений в связи с их зимостойкостью.— Эксперим. бот., сер. 4, вып. 10, с. 139—194.

G. G. Popkov

RESTORATION CAPACITY OF THE ROOT TISSUE,
AS REACTION ON THE ACTION OF THE DIFFERENT TYPES
OF THE DROUGHT

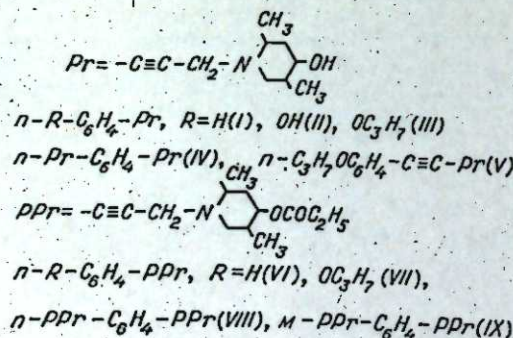
Restoration capacity of the tissues of the wheat roots was investigated in the greenhouse. The different types of the drought were created with the separate and joint action of the dehydration and high temperature on the organs. Rate of damage in creased in direction: "north drought" → "heat" → "south drought".

УДК 615.224 : 547.314.2

И. Л. КОТЛЯРЕВСКИЙ, Е. Г. ИЗЮМОВ, М. И. БАРДАМОВА,
О. Р. ГРЕК, А. Р. КОЛПАКОВ, Т. Г. ШИШМАКОВА

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ
АЦЕТИЛЕНОВЫХ ПРОИЗВОДНЫХ 2,5-ДИМЕТИЛ-4-ОКСИ-ПИПЕРИДИНА

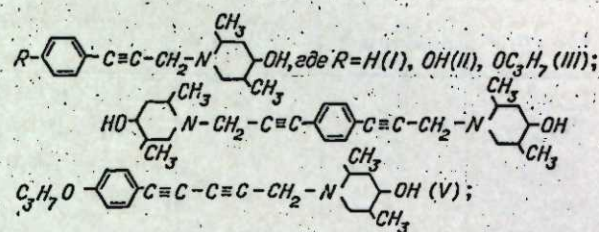
В работе приведены результаты скрининговых испытаний хлоргидратов (ХГ) ацетиленовых аминов на способность вызывать расширение коронарных сосудов изолированного и сокращающегося сердца кролика. Структура соединений следующая:



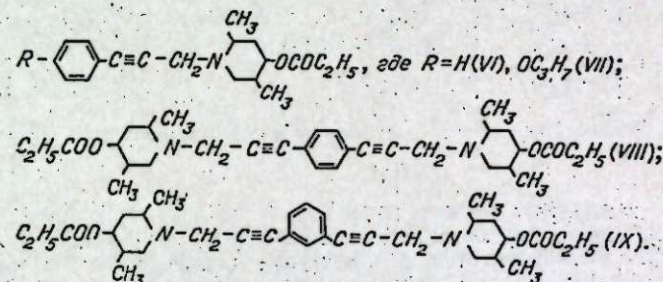
Приведены выходы и константы ХГ испытываемых соединений (амин, выход в %, т. пл. ХГ, °С): I, 85,1, гигроскопичен; II, 37,8, 170°; III, 55, 170°; IV, 71,7, 270—275°; V, 67,9, 165°; VI, 88,8, 215—220°; VII, 84,9, 165°; VIII, 79,7; 250—255°; IX, 17,2, 250° (с разл.). Найдено, что соединения I, VI и VII имеют невысокую токсичность и выраженные коронарорасширяющие свойства. Соединения V и VIII угнетают работу сердца.

В предыдущих сообщениях [1—3] описан синтез ряда моно- и диацетиленовых производных 2,5-диметил-4-окси-пиперидина, полученных взаимодействием их с ароматическими ацетиленами по реакциях Манниха и Ходкевича — Кадно. После физиологи-

ческих испытаний выяснилась перспективность некоторых ацетиленовых аминов. В настоящей работе приведены результаты скрининговых испытаний хлоргидратов ацетиленовых аминов, синтезированных по [1—3], следующей структуры:



и пропониальных производных



В табл. 1 приведены константы хлоргидратов испытываемых соединений.

Изучена способность полученных соединений вызывать расширение коронарных сосудов изолированного сокращающегося сердца кролика. Сердце изолировали по модифицированной методике Лангендорфа [4], степень расширения коронарных сосудов определяли по объему оттекающей жидкости с автоматической регистрацией. Перфузию осуществляли раствором Кравкова. На белых мышах определяли LD₅₀ при внутривенном введении соединений. Расчет производили по Шлоссеру и Беренсу [5]. Результаты представлены в табл. 2.

Большинство изучаемых соединений вызывало отчетливое расширение коронарных сосудов и увеличение оттока перфузируемой жидкости. Исключение составили соединения V и VIII, которые в изучаемой концентрации уменьшали величину коронарного оттока и угнетали работу сердца вплоть до его остановки. Наиболее активными соединениями оказались ацетиленовые амины III, VI, VII. Моноацетиленовые амины (соединения I, II, III, VI, VII) оказались более активными, чем диацетиленовые. На степень коронарорасширяющего действия влиял характер радикала в молекуле соединения (I, II, III). Так, ацетиленовый амин III, содержащий в своей структуре пропоксигруппу, оказался более активным, чем соединения I и II, содержащие соответственно водород и гидроксильную группу.

Таблица 1

Соединение	Выход, основан., %	Т. пл., °С, хлоргидрат	Анализ, % Cl		
			найдено	брутто-формула	вычислено
I	85,1	Очень гигроскопичен	12,69	C ₁₀ H ₂₂ OCIN	12,67
			12,54		
II	37,8	170	12,13	C ₁₀ H ₂₂ NO ₂ Cl	11,99
			12,14		
III	55,0	170	10,47	C ₁₀ H ₂₃ NO ₂ Cl	10,49
			10,48		
IV	71,7	270—275 с разл.	14,76	C ₂₀ H ₃₃ N ₂ O ₂ Cl ₂	14,73
			14,57		
V	67,9	165	9,72	C ₂₂ H ₂₈ NO ₂ Cl	9,80
			9,60		
VI	88,8	215—220 с разл.	10,51	C ₁₉ H ₂₆ NO ₂ Cl	10,56
			10,46		
VII	84,9	165 с разл.	9,07	C ₂₂ H ₃₂ NO ₂ Cl	9,00
			9,19		
VIII	79,7	250—255 с разл.	11,94	C ₃₂ H ₄₆ N ₂ O ₃ Cl ₂	11,95
			11,74		
IX	17,2	250 с разл.	12,08	C ₃₂ H ₄₆ N ₂ O ₃ Cl ₂	11,95
			12,18		

Таблица 2

Острая токсичность и коронарорасширяющая активность ацетиленовых соединений

Соединение	LD ₅₀ , мг/кг	Исследуемая концентрация, г/мл	Количество опытов	Изменения коронарного оттока, % к исходному
I	124±3,7	10 ⁻⁵	4	+86±17,9, P<0,05
II	100±1,0	10 ⁻⁵	4	+92±12,6, P<0,01
III	60±1,5	10 ⁻⁵	6	+166±9,0, P<0,001
IV	87±7,1	10 ⁻⁵	4	+71±14,4, P<0,002
V	23±1,9	10 ⁻⁵	3	Уменьшает
VI	96±4,2	10 ⁻⁵	6	+190±15,0, P<0,001
VII	167±10,5	10 ⁻⁵	6	+204±29,0, P<0,001
VIII	—*	2·10 ⁻⁶	4	Уменьшает
IX	29±1,7	10 ⁻⁵	4	+90±53,9, P<0,2

* Токсичность не изучена из-за очень плохой растворимости соединения.

Введение в молекулу остатка пропионовой кислоты приводило в ряде случаев к усилению коронарорасширяющей активности соединений (I и III, VI и VII). Проследить зависимость между структурой соединений и их токсичностью не удалось. Исследование наиболее активных соединений продолжается.

Вывод

По предварительным данным, ароматические ацетиленовые производные 2,5-диметил-4-оксипиперидина обладают выраженными коронарорасширяющими свойствами.

Новосибирский государственный
медицинский институт,
Институт химической кинетики и горения
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
17/XI 1972

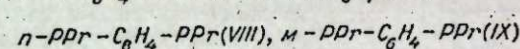
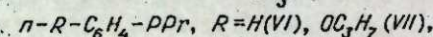
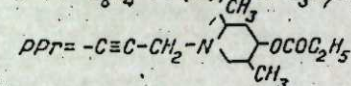
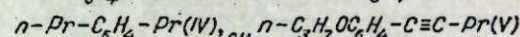
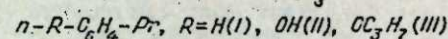
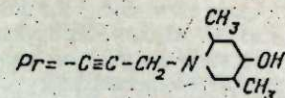
ЛИТЕРАТУРА

- Бардамова М. И., Котляревский И. Л., Любушкин В. А., Мясникова Р. Н. 1971. Пиперидольные производные этилларенов. Изв. АН СССР, сер. хим., 634—636.
- Котляревский И. Л., Бардамова М. И., Шишмакова Т. Г. 1972. Пиперидольные производные некоторых ароматических ацетиленов. Изв. АН СССР, сер. хим., 2254—2257.
- Шишмакова Т. Г., Бардамова М. И., Котляревский И. Л. 1972. Ди- и тетраацетиленовые амины ряда резорцина. Изв. АН СССР, сер. хим., 2029—2032.
- Кисин И. Е. 1966. Влияние коронарорасширяющих средств на кровоснабжение и энергетику сердца. Л., «Медицина».
- Беленький М. Л. 1963. Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. Л., Медгиз.

I. L. Kotlyarevski, E. G. Izyumov, M. I. Bardamova,
O. P. Grec, A. R. Kolpakov, T. G. Shishmakova

PHYSIOLOGICAL ACTIVITY OF ACETYLENIC DERIVATIVES
OF 2,5-DIMETHYL-4-HYDROXY-PIPERIDINE

Results are reported of screening tests for the ability of acetylenic amines of the structure



to dilate the cardiac vessels of an isolated pulsating rabbit heart.

The aromatic acetylenic derivatives of 2,5-dimethyl-4-hydroxy-piperidine are shown to possess pronounced cardiovascular dilation properties.

УДК 612.15

Ю. П. ШОРИН, Т. А. ОБУТ, О. И. РЫБАЛОВА

АКТИВНОСТЬ ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНО-НАДПОЧЕЧНИКОВОЙ СИСТЕМЫ
У САМЦОВ КРЫС ПОСЛЕ ОСТРОГО И ХРОНИЧЕСКОГО СТРЕССА

Активность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы оценивали по уровню в плазме периферической крови 11-ОКС, которые определяли флюориметрически. Многократное встряхивание самцов крыс на шюттель-аппарате вызвало адаптацию к стрессу, выражавшуюся в понижении реактивности и повышении лабильности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы животных в ответ на воздействие.

В настоящее время широко изучается вопрос о влиянии стресса на состояние гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы и ее реактивность. Обнаружено, что иммобилизационный стресс, действующий непрерывно на протяжении 4 ч, вызывает у животных в первые 60 мин значительную активацию гипоталамо-гипофизарно-надпочечникового комплекса, которая в последующем снижается [1]. Такие же наблюдения описаны после 8—12 ч звукового стресса и после 12—36 ч ожогового стресса [2]. Постепенное снижение активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечникового комплекса на протяжении длительно действующего стресса легко было объяснить истощением системы. Однако исследования свидетельствуют о том, что наблюдаемый эффект связан с истощением, а со специфическими адаптивными изменениями центральных и периферических регуляторных звеньев гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы [1]. После многократного подкожного введения крысам раствора формальдегида было также обнаружено снижение реакции гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы на стрессор [3]. На 1-й и 5-й день инъекций уровень кортикостерона в крови крыс увеличивался в несколько раз по сравнению с контрольным; на 20-й и 28-й день он был незначительно выше контрольного. Сходная закономерность обнаружена и в гомогенатах надпочечников тех же животных. Автор расценивает эти изменения как адаптивные, хотя они в равной мере напоминают истощение. Изменения регуляторных механизмов после многократно действующего стресса мало изучены.

Целью наших экспериментов было сравнение характера ответной реакции гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы на одно- и многократно повторяющееся стрессовое воздействие. Одной из задач было изучение времени релаксации системы как показателя ее состояния.

Материалы и методы

Исследования проводили на самцах белых крыс линии «Вистар». Животных встряхивали в ящике на шюттель-аппарате (типа 2194) со скоростью 160 возвратно-поступательных движений в 1 мин. Забивали крыс декапитацией в разные сроки после встряхивания — спустя 0, 30, 60, 90, 120, 150, 180 мин. В опытах с острым стрессом животных встряхивали однократно в течение получаса и часа, при хроническом стрессе — по 1 ч в день на протяжении 18 дней. Забой всех животных (контрольных и опытных)

Характер стресса	Длительность стресса, ч	Содержание 11-ОКС ($M \pm m$, $\mu\text{кг}\%$) спустя разные сроки (n-мин)					
		контроль	0	30	60	90	120
Острый	0,5	$12,1 \pm 0,84$ (84)	$29,0 \pm 1,88$ (6)	$23,5 \pm 1,68$ (3)	$15,0 \pm 2,78$ (5)	—	—
		$12,1 \pm 0,84$ (84)	$52,0 \pm 2,76$ (19)	—	$28,0 \pm 6,07$ (3)	$26,0 \pm 10,0$ (3)	$13,5 \pm 2,31$ (12)
		$12,1 \pm 0,84$ (84)	$25,2 \pm 1,46$ (23)	$26,3 \pm 2,03$ (3)	$11,3 \pm 1,31$ (17)	$9,4 \pm 0,42$ (4)	$10,3 \pm 1,88$ (7)
Острый	1,0	$12,1 \pm 0,84$ (84)	$29,0 \pm 1,88$ (6)	$23,5 \pm 1,68$ (3)	$15,0 \pm 2,78$ (5)	—	—
		$12,1 \pm 0,84$ (84)	$52,0 \pm 2,76$ (19)	—	$28,0 \pm 6,07$ (3)	$26,0 \pm 10,0$ (3)	$13,5 \pm 2,31$ (12)
		$12,1 \pm 0,84$ (84)	$25,2 \pm 1,46$ (23)	$26,3 \pm 2,03$ (3)	$11,3 \pm 1,31$ (17)	$9,4 \pm 0,42$ (4)	$10,3 \pm 1,88$ (7)
Хронический	1,0	$12,1 \pm 0,84$ (84)	$29,0 \pm 1,88$ (6)	$23,5 \pm 1,68$ (3)	$15,0 \pm 2,78$ (5)	—	—
		$12,1 \pm 0,84$ (84)	$52,0 \pm 2,76$ (19)	—	$28,0 \pm 6,07$ (3)	$26,0 \pm 10,0$ (3)	$13,5 \pm 2,31$ (12)
		$12,1 \pm 0,84$ (84)	$25,2 \pm 1,46$ (23)	$26,3 \pm 2,03$ (3)	$11,3 \pm 1,31$ (17)	$9,4 \pm 0,42$ (4)	$10,3 \pm 1,88$ (7)

Примечание. Звездочкой отмечены значения, статистически не отличающиеся от контроля ($P > 0,05$). В скобках указано число опытов.

проводили в одно время суток (с 12 ч 40 мин до 13 ч) для того, чтобы исключить эффект циркадного ритма на динамику активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы крыс. Активность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы оценивали по уровню 11-ОКС в плазме периферической крови, который определяли флюориметрически [4]. О функциональном состоянии надпочечников судили по повышению содержания 11-ОКС в крови через 1 ч после подкожного введения АКТГ в дозе 3 ед. на 100 г веса тела. Хронически шоттелированным крысам вводили АКТГ через сутки после последнего встряхивания.

Результаты и обсуждение

Результаты исследований свидетельствуют о том, что сразу после встряхивания крыс уровень 11-ОКС в плазме у них значительно повысился по сравнению с контрольным. При этом наибольшее повышение (пятикратное) обнаружилось после часового острого воздействия, меньшее (более чем двукратное) — после получасового и еще меньшее (менее чем двукратное) — после хронического часового встряхивания животных (см. таблицу). Таким образом, при хроническом часовом стрессе сразу после воздействия происходит меньшая активация гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, чем даже при получасовом остром стрессе. Снижение реакции гипоталамо-гипофизарно-надпочечникового комплекса на стресс после многократного встряхивания животных в наших опытах напоминает наблюдения, описанные после повторяющегося фармакологического воздействия с введением крысам раствора формальдегида [2]. Чем вызваны наблюдаемые явления — истощением или адаптивными изменениями в гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системе? Для ответа на этот вопрос была изучена динамика восстановления уровня 11-ОКС до исходного у крыс после однократного и многократного встряхивания. Восстановление уровня 11-ОКС у животных достигалось при остром часовом стрессе через 120 мин после воздействия, а при хроническом часовом, как и при остром получасовом, уже через 60 мин (см. таблицу). Уменьшение времени, необходимого для восстановления уровня 11-ОКС после хронического стресса, по сравнению с острым, происходит у крыс, очевидно, вследствие адаптации к повторяющемуся воздействию.

Подкожное введение АКТГ вызвало значительное и одинаковое повышение уровня 11-ОКС в плазме крови интактных ($43,9 \pm 1,91 \mu\text{кг}\%$) и многократно шоттелированных ($42,3 \pm 1,24 \mu\text{кг}\%$) крыс по сравнению с базальным уровнем у контрольных животных ($12,1 \pm 0,84 \mu\text{кг}\%$). Эти опыты свидетельствуют о том, что кора надпочечников не находится в состоянии истощения после хронического стресса.

Внешне опытные крысы выглядят здоровыми. Средний вес тела животных, шоттелированных в течение 48 дней и контрольных, статистически не различается, составляя соответственно $181 \pm 4,9$ и $167 \pm 6,4$ г.

На основании полученных данных можно заключить, что одним из признаков адаптивности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, помимо понижения реак-

тивности на стимул, является повышение ее лабильности, выражающееся в сокращении времени восстановления (времени релаксации) до исходного состояния. Повышение лабильности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы при хроническом стрессе может быть связано в первую очередь с ускоренным восстановлением центральных механизмов, а также с увеличением эффективности потребления и метаболизма стероидов в органах-мишенях. Наблюдаемое понижение реактивности изучаемой системы может обуславливаться увеличением чувствительности гипоталамических рецепторов обратной связи, которые в ответ на тот же стимул в большей степени подавляют секрецию АКТГ. Вследствие этого уровень 11-ОКС, секретируемый в кровь, понижается. Эти предположения требуют дальнейшего экспериментального подтверждения.

Выводы

Следствием адаптации крыс к длительному встряхиванию является снижение реакции гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы на воздействие. Для реакции гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы адаптированных крыс характерно отчетливое сокращение времени нормализации активности системы.

Новосибирский
государственный медицинский институт

Поступила в редакцию
28/VIII 1974

ЛИТЕРАТУРА

- Dallman M. F., Jones M. T. 1973. *Endocrinology*, 92, 1367.
- Henkin R. I., Knigge K. M. 1963. *Am. J. Physiol.*, 204, 710.
- Mikulaj L. 1973. *Cs. Physiol.*, 22, 461.
- Панков Ю. А., Усватова И. Я. 1965. — В кн: Методы исследования некоторых гормонов и медиаторов. М., Изд. 1-го Моск. мед. ин-та, с. 137.

J. P. Shorin, T. A. Oboot, O. N. Ribalova ACTIVITY OF THE HYPOTHALAMO — PITUITARY — ADRENAL SYSTEM AFTER ACUTE AND CHRONIC STRESS IN THE MALE RATS

Hypothalamo — pituitary — adrenal system activity was estimate over 11-OCS level fluorimetrically determined. Repeatedly shaking of the rat males with the shuttel — apparatus induced the adaptation to stress. This adaptation was expressed in decreased reactivity and increased lability of the animals' hypothalamo — pituitary — adrenal system following the stress influences.

УДК 591.42; 611.2

И. В. Устюжанинова, Г. С. Шишкин, Г. Н. Королева РАЗМЕРЫ И ОБЪЕМЫ ЭЛЕМЕНТОВ МЕЖАЛЬВЕОЛЯРНЫХ ПЕРЕГОРОДОК ЛЕГКИХ КРЫС

На монтажах электрограмм планиметрировались площади альвеолярной выстилки интерстициальных пространств, капиллярной крови и эндотелия каждой межальвеолярной перегородки. Установлено, что основную массу перегородки (67—77%) составляют капилляры. Объемы альвеолярной выстилки и эндотелия почти равны (по 10—15%). Интерстициальные пространства занимают около 15%.

Респираторные отделы легких в количественном аспекте проанализированы недостаточно. В ряде работ приводятся единичные измерения толщины межальвеолярных перегородок, толщины азрогематического барьера и т. д. [1—5]. Однако для понимания гемодинамики и процессов газообмена в легких необходимо иметь представление о количественных соотношениях тканей и составляющих их элементов в различных морфо-

Таблица 1

Объемы элементов межальвеолярных перегородок в разных участках легкого одного животного

Структура	Средняя площадь (в мк) по участкам				Средний объем (в %) по участкам			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Альвеолярная выстилка (с базальной мембраной)	11,6±4,4	8,8±5,0	17,5±5,3	12,0±5,3	13,6	11,9	11,8	12,3
Капилляры	11,4±4,3	10,7±4,0	11,0±1,2	5,5±2,5	13,4	14,5	11,3	5,6
Из них:	51,8±16,0	47,6±18,0	61,9±9,2	67,1±30,8	60,6	64,4	63,6	68,8
эндотелий	5,3±3,0	4,0±4,0	5,6±4,0	5,0±5,0	6,2	5,4	5,7	5,1
кровь	5,3±4,1	2,8±2,0	7,4±4,9	8,0±5,7	6,2	3,8	7,6	8,2
Интерстициальные пространства	85,4±26,6	73,9±44,3	97,6±36,9	97,6±14,5	100,0	100,0	100,0	100,0
Из них:								
межкапиллярные								
боковые								
Перегородки в целом								

логических структурах акциуса. До настоящего времени была предпринята только одна попытка исследования такого рода [6], однако все структуры акциуса (межалвеолярные перегородки, стенки альвеолярных ходов, стенки респираторных бронхиол и т. д.) автор анализировал суммарно, не разделяя их. Поскольку основной функциональной структурой легкого является межалвеолярная перегородка, количественное изучение ее элементов представляет первоочередную задачу, которая и решалась в настоящей работе.

Материал и методы

Межалвеолярные перегородки исследованы у семи беспородных крыс (самцов) весом 210—240 г. Животных забивали декапитацией. Кусочки ткани объемом 1 мм³ забирали из диафрагмальной доли правого легкого в течение нескольких секунд после вскрытия грудной клетки и помещали в фиксатор Колфида на 2 ч. Затем их промывали буфером Михаэлиса, дегидрировали в спиртах и заливали в смесь метилбутилметакрилатов. С помощью ультратома Tesla BS-490 A и специально переоборудованного микротомы с каждого блока готовили серийные срезы толщиной 5—8 мк и парные к ним срезы толщиной 700—800 мк. Первые окрашивали толундиновым синим, вторые — раствором Рейнольдса и спиртовым раствором уранилacetата. По гистологическим срезам проводили объемную реконструкцию части акциуса и определяли нужные структуры, которые затем фотографировали на ультратонких срезах в электронном микроскопе Tesla BS-242 при увеличении X3000. Из 60—80 последовательных фотографий монтировали единую электронограмму части альвеолярного хода с относящимися к нему альвеолами и межалвеолярными перегородками. На монтажах электронограмм методом прямой планиметрии определяли площади альвеолярной выстилки, интерстициальных пространств, капиллярной крови и эндотелия каждой межалвеолярной перегородки. Полученные данные пересчитывали на общее увеличение. В работе приведены абсолютные значения площадей микроструктур в фиксированной ткани. Для пересчета на «свежую ткань» их необходимо умножить на коэффициент 1,56. Соотношения объемов определяли из распределения площадей элементов, согласно теоретическим обоснованиям Хеннига [7] и их практическому применению, разработанному Вейбелем [6]. Всего у семи животных изучено 77 межалвеолярных перегородок.

Результаты исследования

С помощью параллельно-объемной реконструкции на электронограммах были достоверно определены границы

Таблица 2

Площади элементов межалвеолярных перегородок у разных животных

Структура	Средняя площадь у животных, мк							$\bar{X} \pm \sigma$
	1 (n=17)	2 (n=8)	3 (n=8)	4 (n=16)	5 (n=11)	6 (n=9)	7 (n=8)	
Альвеолярная выстилка (с базальной мембраной)	11,0	13,0	12,8	15,2	13,0	17,1	15,1	13,9±2,0
Капилляры								
Из них:								
эндотелий	10,5	11,4	10,6	15,4	20,0	22,4	26,9	16,7±6,5
кровь	54,1	77,7	70,5	64,2	67,1	58,0	67,2	65,5±7,3
Интерстициальные пространства								
Из них:								
межкапиллярные	4,6	4,5	3,6	4,2	3,7	4,3	4,0	4,1±0,4
боковые	5,8	11,4	14,5	20,0	19,2	12,2	8,8	13,1±5,2
Перегородка в целом	86,0	118,0	112,0	119,0	123,0	114,0	122,0	113,0

истинных межалвеолярных перегородок, к которым отнесены только структуры, разделяющие две альвеолы одного альвеолярного хода (респираторной бронхиолы) или прилежащих ходов. Структуры, отделяющие пространство альвеол от внутреннего пространства альвеолярного хода, определяли как «стенки альвеолярного хода» и из анализа исключали.

Все изученные межалвеолярные перегородки покрыты непрерывной альвеолярной выстилкой с подлежащими базальными мембранами. Последние ограничивают внутреннее пространство перегородки, содержащее капилляры и интерстициальную ткань. Это пространство имеется даже в самых тонких участках, и базальные мембраны выстилки противоположных поверхностей нигде не соприкасаются. Интерстициальные пространства межалвеолярных перегородок можно условно разделить на боковые, находящиеся сбоку от капилляра и отделяющие его от одной из альвеолярных поверхностей, и межкапиллярные.

В табл. 1—3 приведены результаты измерения площадей и объемных отношений элементов межалвеолярных перегородок в различных участках нижней доли правого легкого у одного животного и у разных особей. Основную массу перегородки (67—77%) во всех случаях составляют капилляры. Объемы альвеолярной выстилки и эндотелия почти равны (по 10—15%). Интерстициальные пространства в целом занимают около 15%, причем объем боковых, хотя они гораздо уже, в 1,5 раза больше, чем межкапиллярных. Указанные соотношения в основном соответствуют данным Э. Р. Вейбеля [6], но содержание интерстициальной ткани в нашем случае в 1,5 раза меньше. Это связано с тем, что в настоящей работе отбирались «истинные межалвеолярные перегородки», так как стенки респираторных бронхиол, даже последних порядков, содержат больше интерстиция.

Таблица 3

Объемы элементов межалвеолярных перегородок у разных животных

Структура	Средний объем у животных, %							$\bar{X} \pm \sigma$
	1 (n=17)	2 (n=8)	3 (n=8)	4 (n=16)	5 (n=11)	6 (n=9)	7 (n=8)	
Альвеолярная выстилка (с базальной мембраной)	12,8	11,7	13,3	12,8	11,4	15,0	12,4	12,7±1,18
Капилляры								
Из них:								
эндотелий	12,2	10,3	9,5	12,9	17,7	19,6	22,0	14,8±4,9
кровь	62,8	63,8	64,2	53,9	51,0	51,0	55,1	57,4±5,9
Интерстициальные пространства								
Из них:								
межкапиллярные	5,4	4,0	3,2	3,6	3,3	3,8	3,3	3,8±0,76
боковые	6,8	10,2	11,8	16,8	16,9	10,7	7,2	11,4±4,3
Перегородка в целом	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Из табл. 1 следует, что для всех исследуемых элементов регистрируется большой разброс значений их площади в отдельных замерах. Коэффициент вариации для площади межальвеолярной перегородки в целом составляет около 40%; а для интерстициальных пространств — 70—80%. Средние значения показателей в разных участках доли и у разных животных (табл. 2, 3) различаются гораздо меньше (коэффициент вариации снижается у большинства из них до 11—14%). Это свидетельствует о том, что отдельные срезы, каждый из которых в значительной мере случаен, получены с межальвеолярных перегородок, сходных между собой по размерам и строению.

Институт физиологии Сибирского филиала
АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
25/V 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Forrest J. B. 1970. The effect of changes in lung volume on the size and share of alveole.— J. Physiol., 210, 533—547.
2. Karrer H. E. 1956. The ultrastructure of mouse lung. Fine structure of the capillary endothelium.— Exp. Cell. Res., 11, 542—547.
3. Low F. N. 1954. Ultrastructure of the pulmonary alveolar wall.— Anat. Rec., 118, 429—430.
4. Policard A., Collet A., Pregermain S. 1960. Le passage entre bronchioles et alveoles pulmonaires. Etude au microscope electronique.— Presse. med., 23, 999—1002.
5. Schulz H. 1959. Die Submikroskopische Anatomie der Lung. Berlin, Springer S. 10—12.
6. Вейбель Э. Р. 1970. Морфометрия легких человека. М. «Медицина».
7. Hennig A. 1956. Bestimmung der Oberfläche beliebig geformter Körper mit besonderer Anwendung auf Körperhaufen im mikroskopischen Bereich.— Mikroskopie, 11, 1—20.

N. V. Ustushaninova, G. S. Shishkin, G. N. Koroleva

SIZE AND VOLUME OF INTERALVEOLAR SEPTS ELEMENTS OF RATS LUNGS

The quantitative studies of the general functional structure of the lung—an interalveolar sept—have been carried out in the work. By means of parallel technique of plastik reconstruction on electron diffraction pictures the limits of the real interalveolar septa dividing two alveoli of one alveolar duct (respiratory bronchiole) or applied ducts have been determined. Capillaries (66—77%) have been estimated to be the general mass of septa in all cases. The volumes of alveolar lining and endothelial cells are almost equal (per 10—15%). Interstitial spaces on the whole occupy about 15%, the volume of lateral septal spaces being 1.5 times more than that of intercapillary ones. Our data in general correspond to E. P. Veibel's data (1970).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

ПРИРОДНЫЕ СЕНОКОСЫ И ПАСТБИЩА ХАКАССКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ. Отв. ред. А. В. Кумниова. Новосибирск, «Наука», 1974, 297 с.

Рецензируемая книга посвящена важному вопросу — характеристике природной кормовой базы Хакасии. Потенциальные возможности естественных сенокосов и пастбищ велики, однако не всегда правильное их использование приводит к большому недобору кормов. Приемы рационального использования дадут должный эффект лишь в том случае, если хозяйства будут иметь сведения о типологическом составе и состоянии кормовых угодий. В этом отношении книга дает полное представление о естественных кормовых угодьях и землях, побочно используемых под выпас и сенокосение в Хакасской автономной области.

Книга состоит из введения, общей и специальной частей, заключения, списка литературы. В приложении даны графические изображения растений, распространенных на сенокосах и пастбищах Хакасии.

В первой главе приводятся сведения по физико-географической характеристике области, во второй дается краткий очерк растительности, причем для каждого типа растительности указана занимаемая им площадь. В третьей главе приведена краткая характеристика наиболее распространенных на сенокосах и пастбищах Хакасии растений.

Четвертая глава посвящена общей характеристике естественных кормовых угодий. Показано, что во всех районах области из общей площади сельскохозяйственных угодий на долю естественных кормовых угодий приходится от 49 до 73%. Средняя урожайность сенокосов 10,6 ц/га. Приводится характеристика сенокосов и пастбищ по классам типов, дается химический состав сена. Охарактеризованы также леса и залежи как типы кормовых угодий. Материал, изложенный в этой главе, представляет безусловный интерес для сельскохозяйственного производства.

Большая заслуга коллектива авторов состоит в выявлении и характеристике угодий побочно используемых под выпас и сенокосение (сенокосы и пастбища по лесу, залежам, болотам). Обычно в хозяйствах такие угодья являются большим подспорьем в животноводстве, однако количественно-качественного их учета нет, и площади, занимаемые ими, не учитываются при планировании кормовой базы.

В пятой главе дается характеристика кормовой базы каждого из восьми районов области. Показаны пути ее расширения: залужение залежей, более широкое использование пастбищ на территории Гослесфонда и пр. Особенности кормовой базы каждого района позволяют дифференцированно подойти к вопросу улучшения естественных кормовых угодий, рациональному вовлечению в оборот угодий побочного пользования.

Целесообразно было бы охарактеризовать хозяйственное состояние кормовых угодий, т. е. привести площади угодий, заросших кустарником, покрытых кочками и пр. Следовало бы, по нашему мнению, подразделить площади по степени сбитости пастбищ. Это помогло бы в планировании мероприятий по улучшению пастбищных угодий.

Геоботаническое обследование природных кормовых угодий проводится для целей и нужд сельского хозяйства. Для того чтобы сельскохозяйственные органы могли полностью использовать эти материалы при своих разработках, необходимо, на наш взгляд, классификацию по крупным таксонам давать в соответствии с общесоюзной классификацией, утвержденной НТС МСХ СССР в 1972 г.

Шестая глава посвящена вопросам улучшения и рационального использования сенокосов и пастбищ. На основании обобщения литературных источников, передового опыта, данных лугового отряда экспедиции рекомендуются наиболее оптимальные средства улучшения и использования кормовых угодий. Приведены ценные данные о динамике нарастания растительной массы на основных пастбищных массивах, что позволило авторам рекомендовать оптимальные сроки скармливания и скашивания травостоев.

Авторы заострили внимание на вопросе использования лесов в качестве кормовых угодий. Бессистемность приводит к деградации травостоев и в конечном итоге к гибели леса. Учитывая большую водоохранную и противозероэрозийную роль лесов, лесные пастбища следует использовать с умеренной нагрузкой и включать в пастбищеоборот.

В целом книга производит хорошее впечатление. Данные о площадях кормовых угодий и их урожайности привязаны к административным единицам. Эти материалы можно использовать при планировании развития кормовой базы Хакасии.

С. И. Дмитриева, И. В. Савченко

СПИСОК СТАТЕЙ,
ОПУБЛИКОВАННЫХ В СЕРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК В 1975 Г.

- Аксенович А. В. Связь между активностью карбоангидразы, интенсивностью фотосинтеза и водным режимом ячменя и пшеницы, № 15, вып. 3.
- Алексеев Ю. Б. Строение насаждений припоселковых кедровников, № 10, вып. 2.
- Аликин Ю. С. О некоторых закономерностях выделения углекислоты у байкальских рыб при плавании, № 15, вып. 3.
- Алифанова Т. И. Снегорегулирующая роль лесных полос в степях Красноярского края, № 5, вып. 1.
- Альтергот В. Ф., Рогинский В. З. Явление вторичного побегообразования у пшеницы, пораженной корневой гнилью, № 5, вып. 1.
- Байкова О. Я. Новый род поденки из Приморья (*Ephemeroptera: Heptageniidae*), № 5, вып. 1.
- Баутина Т. А., Шапова А. И., Горин В. Е. Линейная дифференциация хромосом *Vicia sativa* L.
- Бенимецкий Ю. С. Сезонные изменения активности щитовидной железы водяной крысы, № 10, вып. 2.
- Васильев А. Н. К флоре мхов «липового острова» на Кузнецком Алатау, № 5, вып. 1.
- Винницкий И. М. Эффект стимуляции миндалевида комплекса различными параметрами тока на выработку оборонительных условных рефлексов у крыс, № 5, вып. 1.
- Волгин М. В., Анчутин В. М., Черепанов П. А. Динамика структуры нерестовой популяции карасей лесостепных озер Западной Сибири, № 15, вып. 3.
- Встовская Т. Н. О перспективах интродукции древесных растений Амуро-Приморской географической страны в южные районы Западной Сибири, № 5, вып. 1.
- Габеев В. Н. Продуктивность и биометрические показатели культур сосны в раннем возрасте, № 10, вып. 2.
- Гайдаленок Р. Ф. Идентификация отдельных хромосом в мейозе у пшеницы сорта Саратовская 29, № 5, вып. 1.
- Гетманова Т. Н. Ангиоархитектоника почек у грызунов с различной экологической специализацией, № 10, вып. 2.
- Григорьев Ю. С. О некоторых важнейших закономерностях гидроадаптации растений, № 10, вып. 2.
- Демина Т. Г., Федоровский В. Д., Владимиров Т. Н. О биологически активных соединениях плодов смородины Забайкалья, № 10, вып. 2.
- Дорошенко М. А., Тищенко-Попова Н. И. Сравнительная морфология и гистохимия обонятельного эпителия акул и скатов, № 10, вып. 2.
- Захаров М. Д., Бородаевская Г. И., Никифоров А. Ф. Активность холинэстераз в симпатических ганглиях кошки после пре- и постганглионарной перерезки нервных волокон, № 5, вып. 1.
- Зубкус О. П., Новоселова А. И., Севрова О. К. Изучение биоэлектрической реакции проростков пшеницы в связи с тепловой закалкой, № 10, вып. 2.
- Идова Г. В. Продукция IgG- и IgM-антител во вторичном ответе при повышении уровня серотонина в организме в период первичной иммунной реакции, № 5, вып. 1.
- Ильин В. Б. Элементарный химический состав растений и один из возможных аспектов его практического использования, № 10, вып. 2.
- Карамшук З. П. Целлюлозная активность темно-каштановой почвы в зернопаровом севообороте, № 5, вып. 1.
- Киселева Г. Н. Влияние β-индоллил-уксусной кислоты на пролиферативную активность и параметры митотического цикла у проростков ячменя, № 5, вып. 1.
- Колосов Г. Ф. Структура фитомассы осинового фитоценоза юго-западного Забайкалья, № 5, вып. 1.
- Кривошеева Л. И. Видовой состав и динамика фитопланктона в выростных прудах Новосибирского нерестово-выростного хозяйства, № 15, вып. 3.
- Кузьмин В. А. Фитомасса и химические элементы в растениях степных сообществ северо-западного побережья оз. Байкал, № 10, вып. 2.
- Кузьмина В. С., Шарапов В. М. Кератинофильные грибы в гнездах птиц, № 5, вып. 1.
- Ламанова Т. Г. Возрастной спектр, численность и жизненное состояние популяции типчака и ковыля в степных сообществах Чулымо-Енисейской котловины, № 5, вып. 1.
- Лацинский Н. Н. Цитогенетический анализ травяных сосновых лесов Нижнего Приангарья, № 10, вып. 2.
- Лацинский Н. Н., Рогинская А. В. Особенности флористического состава травяных сосновых лесов Нижнего Приангарья, № 10, вып. 2.
- Левадная Г. Д. Изучение продуктивности перифитона в Новосибирском водохранилище, № 15, вып. 3.
- Литвина Л. А., Строганова В. К., Тибатина И. А., Ходырев В. П., Хромов А. Я. Некоторые аспекты защиты от вредителей овощных культур в совхозе «Искитимский», № 5, вып. 1.
- Майстренко А. Г. Субмикроскопическое и морфометрическое изучение клеток асцитной карциномы Эрлиха при введении мышам РНК и ее ферментативного гидролизата, № 10, вып. 2.
- Майстренко А. Г., Христолюбова Н. Б., Роничевская Г. М., Рыкова В. И., Черниченко Л. Н. Действие очищенной РНК, гликопептида и комплекса на клетки первичной культуры опухоли молочной железы у мышей линии С₃H, № 10, вып. 2.
- Максимович М. Б., Баталина Т. А. Седиментационная и плотностная характеристики инфекционных компонентов вируса гриппа, обнаруживаемых вне клетки, № 5, вып. 1.
- Матрынов С. П. К применению принципа Шрикганди для оценки генотипической вариации количественных признаков пшеницы, № 5, вып. 1.
- Массель Г. И., Рожков А. С., Вольский Л. Н., Пентегова В. А. Защитные преобразования состава монотерпеновых углеводов у хвойных при повреждении ствола, № 10, вып. 2.
- Микичур Н. И., Садахчиев Л. С., Щелкунов С. Н. Спектрофотометрический метод анализа ферментативной активности в микрургически выделенных органеллах, № 15, вып. 3.
- Мордкович С. С., Мокридова С. А. Явление вторичного осеннего побегообразования у яровой пшеницы. 2. Формирование колоса после действия засухи различных типов, № 15, вып. 3.
- Мордовин С. В. Количественная динамика фибробластов в очаге хронического асептического воспаления, № 15, вып. 3.
- Некрасова Т. П. Рефрактометрический индекс концентрации клеточного сока у кедров сибирского, № 10, вып. 2.
- Никифоровская Л. Н., Мартынец Л. Д., Кононова А. Л. Влияние водного голодания на мукополисахаридный состав почек белой крысы и большой песчанки, № 10, вып. 2.
- Панин П. С., Долженко И. Б. Изменение засоленности и солонцеватости корковых солонцов под влиянием химических мелнорантов и промывок, № 15, вып. 3.
- Панфилов В. П., Чащина Н. И., Особенности поведения влаги в супесчаных и суглинистых автоморфных почвах в связи с их порозностью, № 5, вып. 1.
- Пеккер Е. Г. Глобулины семян остролодочника и копеечника, № 15, вып. 3.
- Пестрякова Т. С., Кухарчук Л. П., Лужкова А. Г., Морозов Е. В. Выплод *Aedes (Stegomyia) galloisi* Yamada, 1921, в Западной Сибири, № 5, вып. 1.
- Полежаева З. Н., Севостьянова В. К. Корневая система тополя черного в полезащитных полосах, № 15, вып. 3.
- Попов В. П., Попова О. С. Рост и развитие тополя бальзамического в защитных насаждениях Северного Казахстана, № 10, вып. 2.
- Пухова Я. И., Гительзон И. И., Терсков И. А. О роли аутоиммунных реакций в механизме действия кобальта на эритропоэз, № 5, вып. 1.
- Родынюк И. С., Косинова Л. Ю. Образование гетероаккуссина и ауксиноподобных веществ симбиотическими бактериями осоки безжилковой, № 5, вып. 1.
- Салганик Р. И., Соловьева Н. А. Наследственная галактоземия у крыс, № 5, вып. 1.
- Семенов В. И., Семенова Е. В. Дифференциальная окраска хромосом *Zingera biebersteiniana* (Claus) P. Smirg. в митозе и мейозе, № 15, вып. 3.
- Семешин В. Ф., Кинадзе И. И., Шерудило А. И. Некоторые закономерности процессов формирования и слияния ядрышек, № 15, вып. 3.
- Спирidonov В. Н. Влияние уплотнения почвы на прирост деревьев в лесопарках Новосибирского научного центра, № 10, вып. 2.
- Степанов Э. В. Роль метаболитов корневых систем хвойных как фактора среды лесных биогеоценозов, № 10, вып. 2.
- Сулимов А. Д. Ареалогическая структура фауны гельминтов диких млекопитающих Тувинской АССР, № 5, вып. 1.
- Терскова М. И. Об уравнении, описывающем рост эмбрионов птиц, № 15, вып. 3.
- Титлянова А. А., Тихомирова Н. А. Трансформация элементарного химического состава растительного материала в системе зеленая фитомасса — ветошь — подстилка, № 15, вып. 3.
- Томсон В. П., Вережкина К. Н., Закабуини А. И., Томилова В. М. Противоопухолевое действие ферментативного гидролизата РНК и отдельных фракций олигорибонуклеотидов, № 5, вып. 1.
- Убогов В. И. К объяснению природы устойчивых органоминеральных комплексов в солонцах, № 5, вып. 1.

- Хисматуллин Ш. Д. Дерново-глеевые почвы темнохвойных лесов Причунского плато Нижнего Приангарья, № 15, вып. 3.
- Цветовский С. Б. Обнаружение электроэнцефалографических и вегетативных коррелятов условных эмоциональных реакций, вырабатываемых в остром опыте, № 5, вып. 1.
- Чайковская Т. С. Фитопланктон Енисея от Кызыла до Дивногорска, № 15, вып. 3.
- Чесноков В. Н., Мертвцов Н. П. Фракционирование изоэзимов тирозинамиотрансферазы печени крыс путем хроматографии на ДЭАЭ-целлюлозе, № 5, вып. 1.
- Чимитов В. Д. Динамика макрофагальных элементов в очаге хронического асептического воспаления, № 5, вып. 1.
- Шарапов В. М. О возможности аднаспиромикоза у птиц, № 5, вып. 1.
- Шевцова Л. С. Изменчивость партеногенетического и обоеполого долгоносиков рода *Z. polydrosus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae), № 5, вып. 1.
- Шмонов А. М. Кедр сибирский в равнинных лесах Кузбасса и динамика его ареала, № 15, вып. 3.
- Штерншис М. В., Северина Н. И., Гулий В. В. Повышение активности вируса-возбудителя гранулеза озимой совки, № 15, вып. 3.
- Щапова А. И., Баутина Т. А. Ориентация и пространственное расположение центромер двух видов чины, № 15, вып. 3.
- Яновский В. М., Киселев В. В. Роль биотических факторов в регуляции численности большого лиственничного короеда, № 5, вып. 1.

Методика исследований

- Панин П. С., Долженко И. Б. Определение засоленности и солонцеватости почв методом гипсовых вытяжек, № 10, вып. 2.
- Семенов В. И., Кондратенко Е. Я., Семенова Е. В. Техника быстрого выделения материнских клеток пыльцы для массового анализа мейоза тетраплоидной кукурузы, № 15, вып. 3.
- Стефанович Л. Е., Савченко С. М., Садахчиев Л. С. Механическая очистка *Acetabularia mediterranea* от бактериальных загрязнений, № 10, вып. 2.
- Штерншис М. В., Солоненко Л. П. Исследование белка вирусных включений методом электрофореза в тонком слое геля с изоэлектрической фокусировкой, № 5, вып. 1.

Краткие сообщения

- Башмаков Р. А., Рогинская В. А. Использование дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* для количественного определения активности грибов *Helminthosporium sativum* P. K. et V., N 10, вып. 2.
- Бурдаева С. Э., Глуздаков С. И. Новые находки лишайников в Забайкалье, № 15, вып. 3.
- Вольф Н. В., Леутин В. П., Цветковский С. Б. Изменения сердечного ритма как индикатор качества эмоциональной реакции, № 10, вып. 2.
- Горюнова Т. Е., Дробышевская Н. А., Климова В. П., Никифоровская Л. Ф. Активность гиалуронидазы в функционально различных зонах почечной ткани белых крыс и кроликов, № 10, вып. 2.
- Изерская Л. И., Пашнева Г. Е. Содержание микроэлементов в илстой фракции черноземов Томской области, № 10, вып. 2.
- Кацко В. И. Материалы по фауне и экологии мокрецов Малого Хингана, № 15, вып. 3.
- Котляревский И. Л., Изюмов Е. Г., Бардамова М. И., Грек О. Р., Колпаков А. Р., Шишмакова Т. Г. Физиологическая активность ацетиленовых производных 2,5-диметил-4-оксипиперидина, № 15, вып. 3.
- Никulina Э. М., Арав В. И. Роль ядра шва среднего мозга в различных формах агрессивного поведения самцов белых крыс, № 10, вып. 2.
- Попков Г. Г. Изменение восстановительной способности тканей корня пшеницы при действии засухи, № 15, вып. 3.
- Розин В. Г. О скорости фильтрации одиночных клубочков, относящихся к разным популяциям нефронов. Анализ результатов нескольких экспериментальных работ, № 10, вып. 2.
- Соболева А. Д. Гистологические изменения в слюнных железах, № 5, вып. 1.
- Соболева А. Д. Гистологические изменения печени, № 5, вып. 1.
- Соболева А. Д. Морфология почек, № 5, вып. 1.
- Соболева А. Д. Морфология селезенки, № 5, вып. 1.

- Соболева А. Д. Редукция малого круга кровообращения, № 5, вып. 1.
- Степочкин П. И. Анализ метода различных форм 42-хромосомных тритикале методом дифференциальной окраски хромосом, № 15, вып. 3.
- Устюжанинова Н. В., Шишкин Г. С., Королева Г. Н. Размеры и объемы элементов межальвеолярных перегородок легких крыс, № 15, вып. 3.
- Шкутина Ф. М. Происхождение унивалентов в метафазе мейоза у гексаплоидных тритикале, № 15, вып. 3.
- Шорин Ю. П., Обут Т. А., Рыбалова О. Н. Активность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы у самцов крыс после острого и хронического стресса, № 15, вып. 3.
- Щапова А. И., Дьячук П. А., Чередеева В. С. Линейная дифференцировка хромосом различных видов чины, № 15, вып. 3.

Критика и библиография

- Груntenko Е. В. Ю. А. Уманский. Иммунологическая реактивность при раке. Киев, «Здоров'я», 1974, 240 с, № 10, вып. 2.
- Дмитриева С. И., Савченко И. В. Природные сенокосы и пастбища Хакасской автономной области, № 15, вып. 3.
- Памяти Н. Д. Градобоева, № 10, вып. 2.

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АН СССР

Главный редактор чл.-корр. М. Ф. Жуков

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ СЕРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Ответственный редактор чл.-корр. И. А. Терсков, д-р биол. наук В. Ф. Альтерготт,
д-р биол. наук А. С. Исаев, д-р с.-х. наук Р. В. Ковалев, д-р биол. наук И. Ю. Коропачинский, чл.-корр. Ф. Э. Реймерс, д-р биол. наук Р. И. Салганик, д-р биол. наук
В. В. Хвостова, канд. биол. наук Б. С. Юдин

Адрес редакции: 630099, Новосибирск, 99, ул. Советская, 18, комн. 331, тел. 22-00-44.

Редактор Т. Б. Мелкозерова
Художественный редактор Э. С. Филонычева
Технический редактор А. В. Сурганова
Корректоры Л. Л. Тичкина, К. И. Сергеева

Сдано в набор 24 сентября 1975 г. Подписано к печати 11 декабря 1975 г. МН 12361. Формат 70×108^{1/16}.
Бумага типографская № 2. 10 печ. л., 14 усл. печ. л., 14 уч.-изд. л. Тираж 1475 экз. Заказ № 665.
Цена 70 коп.

Издательство «Наука», Сибирское отделение, 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука», 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.

**СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»**

готовит к выпуску следующие книги:

- Гомоюнова Н. П. Биология оводов северных оленей.
Давыдова М. С. Гамазовые клещи семейства Parasitidae фауны Западной Сибири.
Данилов О. Н. Хищные птицы и совы Барабы и Северной Кулунды.
Новости фауны Сибири. (Серия «Новые и малоизвестные виды фауны Сибири», вып. 10.
Сорокин В. Н. Налим озера Байкал.
Дмитриенко В. К., Петренко Е. С. Муравьи тасжних биоценозов Сибири.
Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока.
Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География населения позвоночных животных южной тайги Западной Сибири.

Книги высылаются наложенным платежом. Заказы направляйте по адресу: 630090, Новосибирск, 90, Морской проспект, 22, Магазин «Наука».