

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
У РА ЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

**ДОКЛАДЫ
ПЕРВОЙ НАУЧНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
МОЛОДЫХ СПЕЦИАЛИСТОВ-
БИОЛОГОВ**

СВЕРДЛОВСК 1962

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

ДОКЛАДЫ
ПЕРВОЙ НАУЧНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
МОЛОДЫХ СПЕЦИАЛИСТОВ-
БИОЛОГОВ

СВЕРДЛОВСК 1962

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР*

Отв. редактор проф. С. С. ШВАРЦ

ВОЛКОВА М. Я., МАХОНИНА Г. И.

К ВОПРОСУ О ДЕСОРБИРУЮЩЕМ ДЕЙСТВИИ ПРИРОДНЫХ ЭКСТРАКТОВ

Одним из факторов, определяющих миграцию химических элементов в почвах, является образование природных комплексных соединений. Из числа многочисленных природных комплексонов, являющихся продуктами отмирающей или разлагающейся биомассы, некоторые способствуют осаждению элементов в почвах, поскольку они образуют нерастворимые или малорастворимые комплексные соединения с металлами, другие же — миграции элементов, так как они образуют с ними растворимые, устойчивые соединения (Mills, 1954; Bloomfield, 1955).

Многочисленные работы русских и иностранных исследователей указывают на то, что особо важную роль в миграции химических элементов в почвах играют воднорастворимые органические продукты, присутствующие в вытяжках из неразложившихся растительных остатков (Lutwich и др., 1952; Кауричев и др., 1959; Scnitzer, 1959). Находящиеся в этих экстрактах биокомплексоны способны переводить металлы непосредственно из кристаллических решеток минералов или из почвенного поглощающего комплекса в раствор (Atkinson, Wright, 1957). Почвенные органические вещества, в особенности низкомолекулярные органические кислоты, также способны образовывать растворимые металло-органические комплексы в почве и делать металлы в этих условиях наиболее мобильными (Lutwich, 1952; Schlichting, 1955; Wolf и др., 1955; Вишняков и др., 1955; Himes, Barber, 1957).

Возможно, что в процессах формирования подзолистых и оглеенных почв комплексообразованию принадлежит главенствующая роль (Wright, Levick, 1956; Himes, Barber, 1957).

Нашей лабораторией начата серия работ по изучению растворяющего действия природных биокомплексонов (Титлянова и др. 1959). Под биокомплексонами мы понимаем любые природные соединения биологического происхождения, способные закомплексовывать металлы. Были изучены комплексующие

свойства экстрактов из желтых листьев осины, березы, черемухи, листьев папоротника и полыни, игл сосны и природных лизиметрических вод по отношению к девяти изотопам: Fe^{59} , Zn^{65} , Co^{60} , Sr^{90} , Y^{90} , Ru^{106} , Cd^{115} , Cs^{137} и Ce^{144} . Исследуемые радиоизотопы были взяты в индикаторных количествах без добавленияносителей. Основная часть опытов проводилась на луговой почве (Южный Урал) и дерново-подзолистой почве (Московская область). Кроме того, в некоторых опытах использовался краснозем (Грузия) и чернозем (Курская область).

Комплексующее действие природных экстрактов изучалось в опытах по сорбции исследуемых элементов почвой и десорбции их из почвы экстрактами. Под сорбией понимали переход элемента из раствора в почву, под десорбией — переход из почвы в раствор, заранее введенного в нее элемента. Сорбцию и десорбцию выражали в процентах. Поскольку из озерной воды большинство элементов сорбировалось на 90—100%, а из экстрактов сорбировалось гораздо меньше этих элементов, то мы сравнивали действие природных экстрактов с действием озерной воды. Те же опыты проводились нами с 0,01 М раствором ЭДТА, обладающим очень хорошими комплексонными свойствами.

Было поставлено две серии опытов: 1) Сорбция Ru , Cd , Ce Sr и Y из «сосновых», «папоротниковых», «черемуховых», «березовых» и «осиновых» экстрактов почвами и десорбция этих элементов из почв этими экстрактами. Кроме того, была изучена десорбция Cs из луговой почвы экстрактами из черемухи, березы, осины. Экстракты для этой серии опытов готовились путем месячного настаивания 100 г сухих листьев на литре озерной воды. 2) Десорбция Fe , Co , Zn из разных почв (чернозема, местной луговой, краснозема и дерново-подзолистой) некоторыми природными вытяжками. Экстракты из листьев осины, черемухи, березы, полыни и игл сосны готовились путем настаивания 100 г сухих листьев на 5 л озерной воды в течение одной недели.

Методика опытов была следующей. В опытах по сорбции радиоизотопы вносили в экстракт и выдерживали в течение суток. Навеску почвы в 1 г перемешивали с 20 мл экстракта в течение 2 ч, затем центрифugировали и отбирали пробы для определения активности, оставшейся в растворе после сорбции. В опытах по десорбции навеску почвы в 1 г перемешивали в течение 1 ч с 20 мл раствора изотопа для насыщения почвы данным элементом. Затем раствор центрифugировали, почву промывали 20 мл дистиллированной воды и десорбировали исследуемый элемент из почвы 20 мл экстракта путем перемешивания раствора с почвой в течение 2 ч. Далее раствор центрифugировали и отбирали пробы для определения процента десорбции.

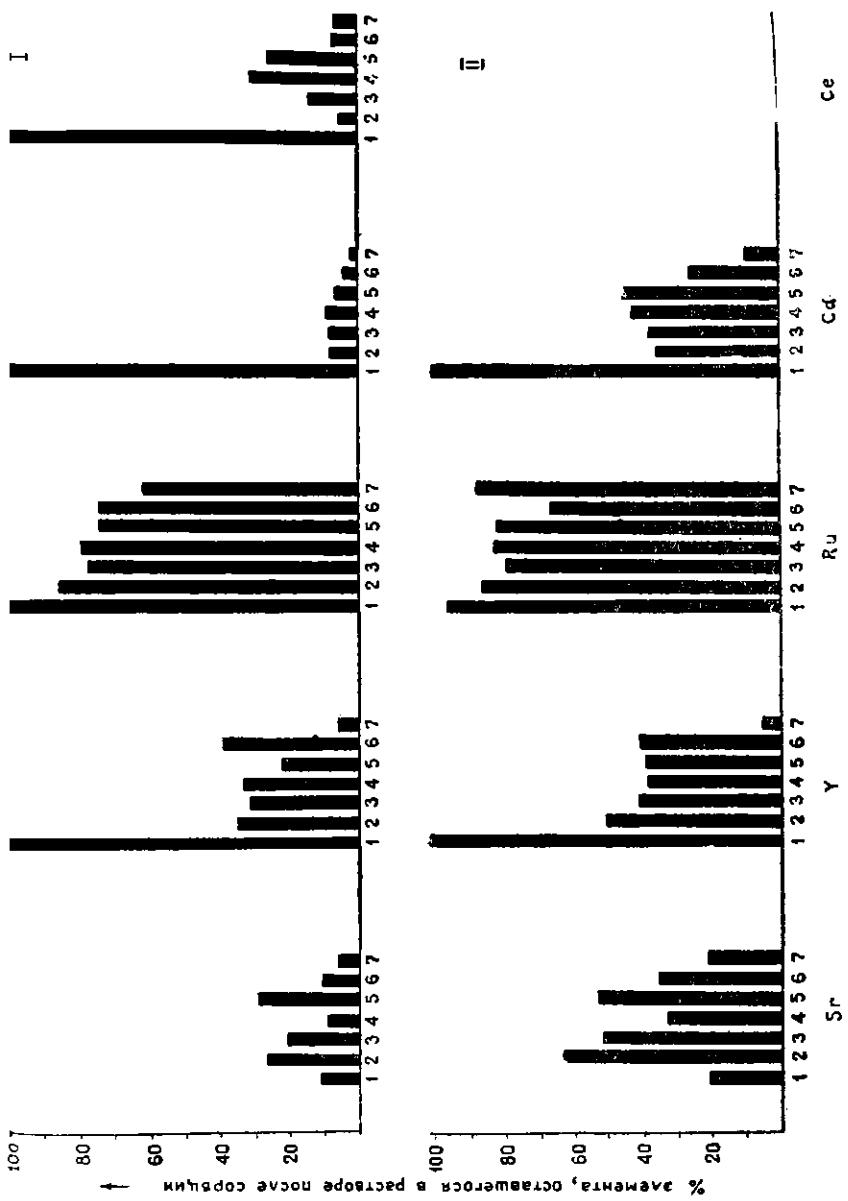


Рис. 1. Сорбция Sr, Y, Ru, Cd и Ce луговой (I) и дерново-подзолистой почвой, гор. Аз (II) из раствора ЭДТА, природных экстрактов и озерной воды.
Ось абсцисс: 1 — 0,01 М раствор ЭДТА; 2 — экстракт из листьев сосновы; 3 — экстракт из листьев черемухи; 4 — экстракт из листьев бересклета; 5 — экстракт из листьев папоротника; 6 — экстракт из листьев сосны; 7 — сапральная вода. Ось ординат: процент элемента, оставшегося в растворе при сорбции.

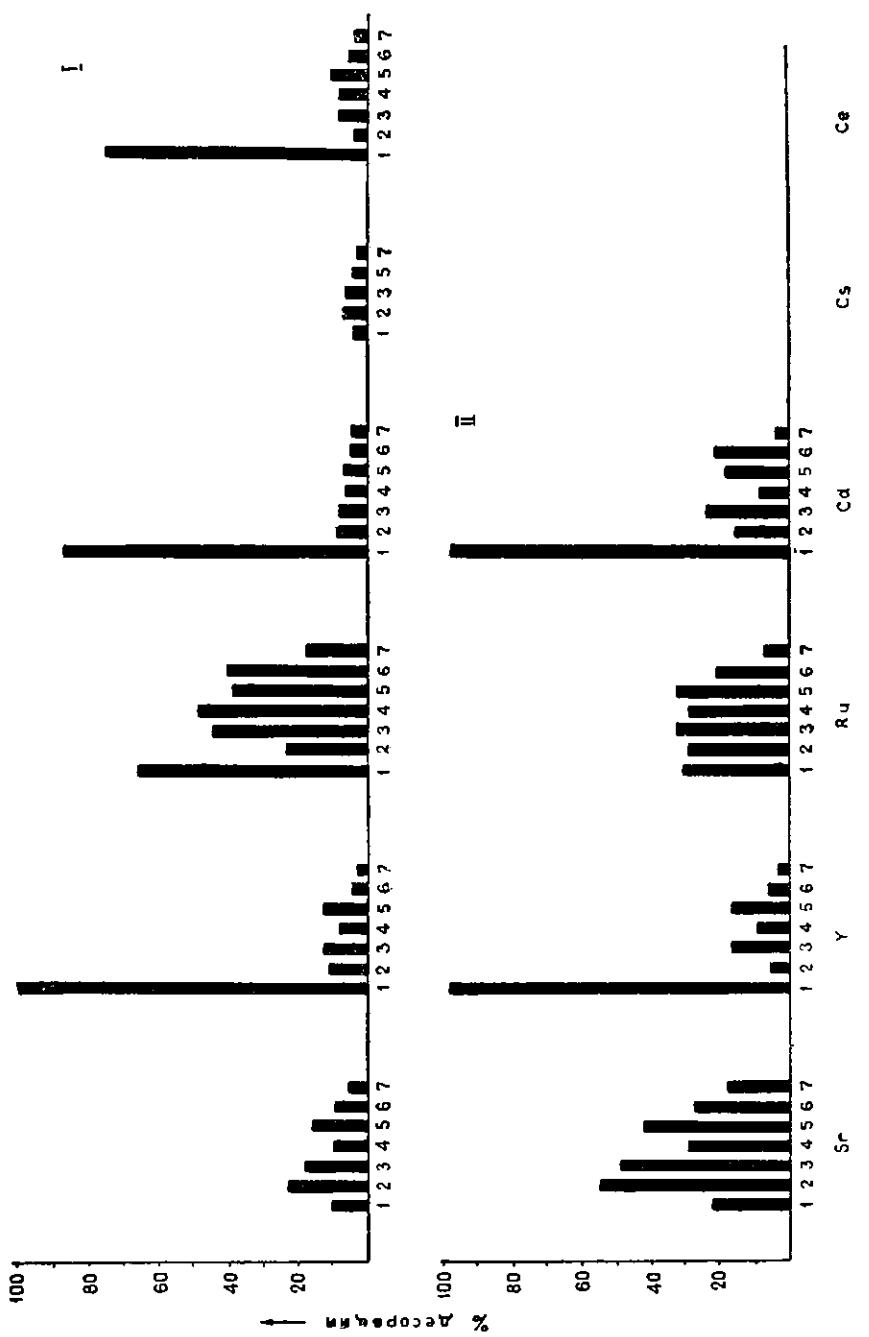


Рис. 2. Десорбция Sr, Y, Ru, Cd, Cs и Ce из луговой (I) и дерново-подзолистой почвы, гор. А₂ (II) раствором ЭДТА, природными экстрактами и озерной водой.
Ось абсцисс: 1 — 0,01 М раствор ЭДТА; 2 — экстракт из листьев бересклета; 3 — экстракт из листьев черемухи; 4 — экстракт из листьев кипариса; 5 — экстракт из листьев бересклета; 6 — экстракт из игл сосны; 7 — озерная вода. Ось ординат: процент десорбции элемента пакротниками.

Результаты опытов представлены на рис. 1, 2, 3. На рис. 1 показана сорбция Sr, Y, Ru, Cd и Ce из природных экстрактов, озерной воды и раствора ЭДТА луговой (гор. A₁) и дерново-подзолистой (гор. A₂) почвой. На рис. 2 — десорбция этих элементов и Cs из данных почв указанными выше десорбентами. На рис. 3 показана зависимость процента десорбции Fe, Co, Zn экстрактами от типа почв.

Как видно из рисунков, исследуемые элементы по способу действия на них природных экстрактов можно разделить на четыре группы:

а) Cd, Ce, Y, Fe, Co, Zn. На эту группу элементов экстракты действуют по сравнению с водой особенно сильно. Они удерживают в растворе в 3—20 раз большие количества элемента, чем озерная вода. А такой сильный комплексон, как ЭДТА, удерживает в растворе эти элементы на 75—100%.

б) Sr. В условиях опыта в природных экстрактах остается в 2—5 раз больше Sr, чем в озерной воде. Экстракты действовали даже сильнее, чем раствор ЭДТА. Известно, что присутствие в растворе Ca и Mg, которые являются аналогами Sr, заметно снижает поглощение Sr почвой и увеличивает его десорбцию из почвы (Тимофеева и Титлянова, 1959). Поэтому мы определили Ca и Mg в экстрактах. Полученный ряд по содержанию Ca и Mg:

осина > черемуха > береза > сосна, папоротник > озерная вода — совпадает с рядом, соответствующим способности экстрактов удерживать стронций в растворе. Возможно, что полученная нами картина распределения стронция в системе почва — раствор связана с влиянием Ca и Mg, находящихся в экстрактах.

в) Ru. Природные экстракты при сорбции удерживают в растворе почти столько же рутения, сколько озерная вода и ЭДТА, а при десорбции действие ЭДТА и экстрактов в 1,5—4 раза больше, чем озерной воды.

г) Cs. Как элемент, практически не комплектирующийся, чрезвычайно мало десорбируется озерной водой, природными вытяжками и раствором ЭДТА.

Нами были также проделаны опыты по десорбции Fe и Zn природными лизиметрическими водами, поскольку считали, что действие их должно быть подобно действию вытяжек из листьев деревьев. Для этой цели были использованы природные лизиметрические воды, прошедшие через подстилки ельника и сосняка-зеленомошиника, березняка разнотравного и березняка липнякового. Действительно, лизиметрические воды десорбировали в среднем в 5—10 раз большие количества исследуемых элементов, чем озерная вода (рис. 4).

Порядок действия изученных природных экстрактов не остается постоянным. На одни элементы сильнее действуют

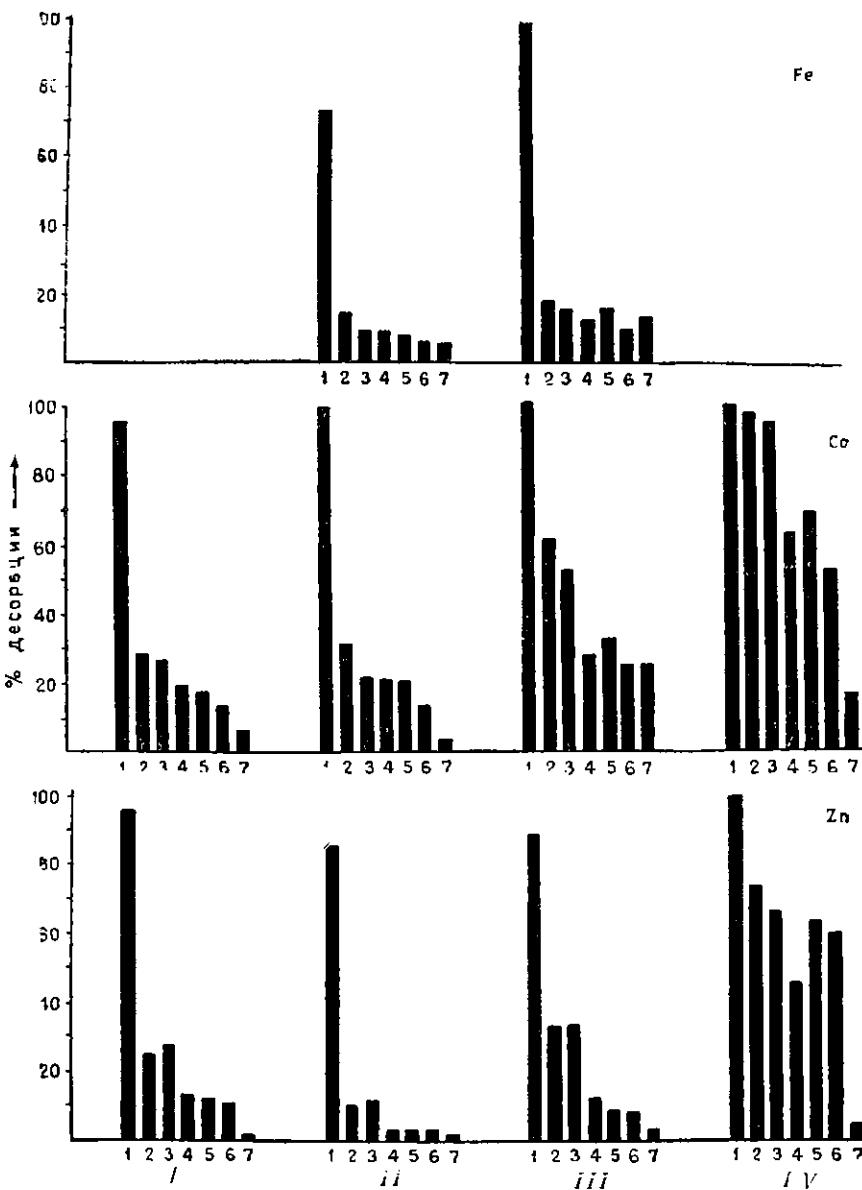


Рис. 3. Десорбция Fe, Co, Zn из различных почв раствором ЭДТА, природными экстрактами и водой. I — чернозем (11% гумуса); II — луговая почва (10,5% гумуса); III — краснозем (5,7% гумуса); IV — дерново-подзолистая почва, гор. Аг.

Ось абсцисс: 1 — 0,01 M раствор ЭДТА; 2 — экстракт из листьев осины; 3 — экстракт из веленой полыни; 4 — экстракт из листьев черемухи; 5 — экстракт из листьев бересклета; 6 — экстракт из игл сосны; 7 — вода. Ось ординат — процент десорбции.

одни экстракты, на другие же элементы — другие экстракты.

Поглощение и удержание элементов зависит от содержания гумуса в почве. Как показали результаты опытов, чем больше гумуса в почве, тем лучше данный элемент сорбируется и прочнее удерживается почвой. Очевидно, исследуемые элементы

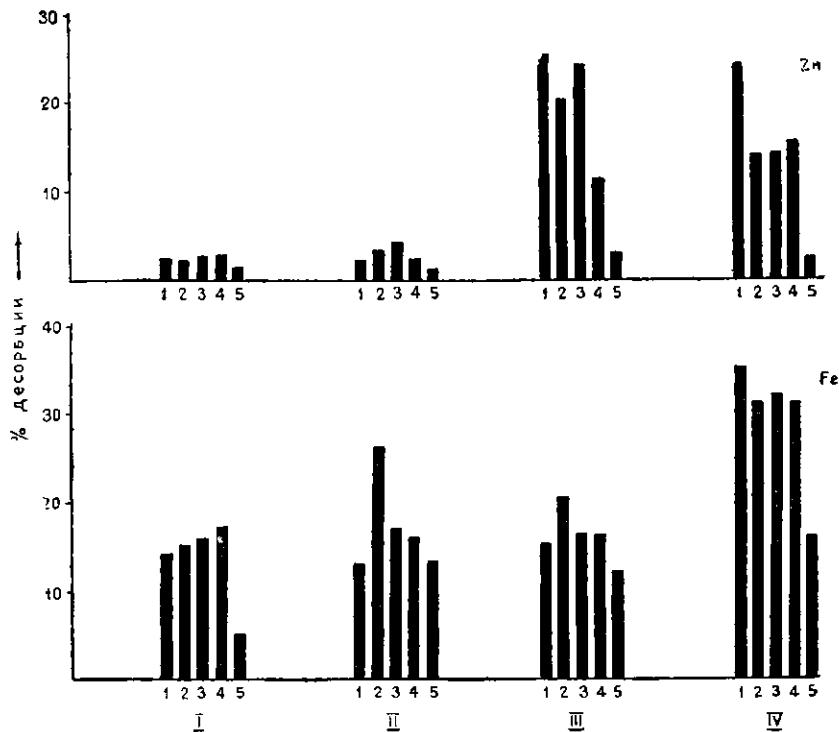


Рис. 4. Десорбция Zn и Fe из различных почв природными лизиметрическими водами. I — луговая почва; II — чернозем; III — краснозем, IV — дерново-подзолистая почва, гор. А2.

Ось абсцисс: 1 — лизиметрическая вода из подстилки ельника-зеленомошника; 2 — лизиметрическая вода из подстилки сосняка-зеленомошника; 3 — лизиметрическая вода из подстилки бересняка разнотравного; 4 — лизиметрическая вода из подстилки бересняка липнякового. Ось ординат — процент десорбции.

прочно сорбируются органической частью почвы. Исключение составляет Ru, который в условиях опыта ведет себя наоборот.

На основании полученных результатов возникло предположение, что способность природных экстрактов удерживать в растворе гораздо большие количества радиоизотопа, чем озерная вода, объясняется процессами комплексообразования. Природные биокомплексы, находящиеся в экстрактах, способны связывать элементы в растворимые комплексные соединения.

нения и, таким образом, переводить их в раствор. Указанием на это служат следующие основания.

Во-первых, из всех изученных элементов только цезий, вообще не склонный к комплексообразованию, не десорбируется из почвы экстрактами и природные настои не меняют его малой подвижности. Такие же типичные металлы-комплексообразователи, как Co, Zn, Cd, Y, Ce, Fe, удерживаются природными экстрактами в среднем в 5—10 раз сильнее, чем водой.

Во-вторых, действие вытяжек в случае десорбции ими кобальта и цинка из дерново-подзолистой почвы (гор. А₂) приближалось к действию ЭДТА (сильного комплексона).

В-третьих, нами было установлено, что такой элемент, как кобальт, десорбируется из чернозема растворами солей и слабой кислотой (0,01 н. HCl) иезначительно, в то время как раствор ЭДТА десорбировал его на 100%, а вытяжки — на 20—30%.

В четвертых, для доказательства комплексонного действия вытяжек были поставлены специальные опыты с цинком. Поскольку значения pH природных экстрактов лежали в пределах от 4 до 8, то прежде всего было показано, что десорбция Zn из почвы водой в интервале pH от 4 до 8 постоянна и не зависит от pH:

pH раствора	8	6	4	3	2
% десорбции цинка	0,3	0,5	0,4	3,0	20

Следовательно, десорбирующее действие природных экстрактов не имеет прямой связи с их активной реакцией.

Полагая, что цинк, десорбируемый из почвы вытяжками, находится в растворе не в ионной форме, а в закомплексованной, мы поставили статические опыты по сорбции цинка из этих растворов катионитом — смолой «Эспатит — I». Почти 50% Zn не поглощалось смолой, а оставалось в растворе:

Экстракт	«Березовый»	«Осиновый»	«Черемуховый»
% Zn, оставшийся после сорбции . . .	56	42	45

Из водных же растворов с pH = 8, 6, 4, 3 Zn сорбировался смолой на 99%. Это свидетельствует о различных формах существования Zn в исследуемых растворах. В водных растворах цинк находится в ионной форме и целиком поглощается катионитом. В вытяжках же из листьев часть Zn находится в закомплексованной форме. Поэтому Zn поглощается смолой частично, в соответствии с тем равновесием, которое устанавливается между сорбированной формой и комплексией, оставшейся в растворе. Это равновесие определяется, с одной стороны, прочностью связи цинка со смолой, а с другой — коистантами

устойчивости его соединений с комплексонами, находящимися в экстрактах.

С разбавлением экстрактов их действие сначала быстро уменьшается, а затем остается почти постоянным или слабо уменьшается (таблица). Исходя из этого, можно предположить, что содержание природных комплексонов в вытяжках в общем невелико. Однако для подтверждения этого предположения нужны дополнительные исследования.

Зависимость процента кадмия, оставшегося в растворе после сорбции, от разбавления экстракта водой

Экстракт	Почва	Разведение							
		1:1	1:2	1:5	1:10	1:50	1:100		
Осиновый . . .	Дерново-подзолистая:								
		Горизонт A ₁	37,9	23,0	9,4	7,4	6,0	5,0	4,0
Черемуховый . . .	Горизонт A ₁	Горизонт A ₂	47,8	34,0	18,0	15,0	12,0	7,9	7,6
		Горизонт A ₁	20,8	25,0	5,3	4,3	5,2	9,8	—
Березовый . . .	Горизонт A ₁	Горизонт A ₂	24,0	17,0	9,7	8,7	7,9	6,3	—
		Горизонт A ₁	28,0	17,0	8,7	5,6	3,8	3,9	—
		Горизонт A ₂	24,5	17,0	10,0	8,5	7,5	5,6	—

Таким образом, результаты проделанных опытов позволяют нам сделать вывод о большом влиянии природных вытяжек на процессы миграции химических элементов в почвах. Эти вытяжки десорбируют металлы из почвы и удерживают их в растворе в широком интервале рН. По-видимому, в вытяжках присутствуют те или иные природные комплексоны, способные давать с металлами-комплексообразователями растворимые малодиссоциированные соединения.

Выводы

I. Для изучения комплексующих свойств некоторых природных экстрактов (вытяжек из желтых листьев осины, березы, черемухи папоротника, полыни и игл сосны), а также природных лизиметрических вод были поставлены статические опыты по сорбции Fe⁵⁹, Zn⁶⁵, Co⁶⁰, Sr⁹⁰, Y⁹⁰, Ru¹⁰⁶, Cd¹¹⁵, Cs¹³⁷ и Ce¹⁴⁴ из экстрактов почвами и десорбции этих элементов из почв экстрактами и лизиметрическими водами. Для сравнения результатов те же опыты были проведены с озерной водой и 0,01 M раствором ЭДТА, обладающим хорошими комплексонными свойствами.

II. Из числа изученных элементов Cd, Ce, Y, Fe, Co и Zn, типичные металлы-комплексообразователи, удерживались в растворе природными экстрактами в среднем в 5—10 раз сильнее,

чем озерной водой, а раствор ЭДТА десорбировал их из почвы на 75—100%. Sr и Ru, элементы достаточно миграционно способные, незначительно повышали свою подвижность под действием экстрактов, а Cs, элемент практически не комплексующийся, не десорбировался из почвы экстрактами, ЭДТА и водой.

III. Опыты по десорбции Fe и Zn из почв природными лизиметрическими водами, прошедшими через подстилку, показали, что лизиметрические воды десорбировали в среднем в 5—10 раз большие количества элементов, чем озерная вода.

IV. На основании полученных данных, а также специальных опытов с Co и Zn, было высказано предположение о влиянии процессов комплексообразования на поведение исследуемых элементов в почвах. Природные биокомплексоны, находящиеся в экстрактах, способны связывать элементы в растворимые комплексные соединения и, таким образом, переводить их в раствор.

Резюме

Изучались комплексующие свойства некоторых природных экстрактов и лизиметрических вод по отношению к следующим изотопам: Fe⁵⁹, Zn⁶⁵, Co⁶⁰, Sr⁹⁰, Y⁹⁰, Ru¹⁰⁶, Cd¹¹⁵, Cs¹³⁷ и Ce¹⁴⁴. Из числа изученных элементов только Cs, вообще не склонный к комплексообразованию, не десорбировался из почв экстрактами, а Sr и Ru, которые в обычных природных условиях являются миграционно способными, незначительно повышали свою подвижность под действием экстрактов. Такие же типичные металлы-комплексообразователи, как Co, Zn, Cd, Y, Ce, Fe, удерживались экстрактами в 5—10 раз сильнее, чем водой. Высказано предположение, что в экстрактах содержатся природные биокомплексы, способные связывать элемент в растворимые комплексные соединения и тем самым повышать их миграционную способность.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вишняков А. И., О. А. Рабинович. Влияние органических кислот почвы на подвижность железа. Тр. ЛОВИУАА, вып. 36, 1955.
2. Кауричев И. С., Ноздрунова Е. М., М. Н. Рытикова. К характеристике свойств воднорастворимых органических продуктов разложения растительных остатков. Доклады ТСХА, вып. 34.
3. Кауричев И. С., Кулаков Е. В., Е. М. Ноздрунова. О природе комплексных железоорганических соединений в почве. Доклады советских почвоведов к VII Международному конгрессу в США (Reports of Soviet Soil Scientists to VII International Congress in USA). М., АН СССР, 1960.
4. Титлянова А. А., Тюрюканов А. Н., Г. И. Махонина. О десорбирующем действии природных экстрактов. Докл. АН СССР, т. 126, № 6, 1346—1349, 1959.

5. Тимофеева Н. А. и Т. А. Титлянова. Сорбция Sr⁹⁰ почвами. Изв. АН СССР, серия биологическая, № 1, 1959.
 6. Atkinson H J., Wright J. R. Chelation and the vertical movement of soil constituent. Soil Sci., 84, N 1, 1957.
 7. Bloomfield C. Leaf leachates as a factor in pedogenesis. J. Sci. Food and Agric., 6, N 11, 641—651, 1955.
 8. Bloomfield C. The solution—reduction of ferric oxide by aqueous leaf extract—the role of certain constituents of the extract. Rapp. 6 Congr. internat. sci. sol. Paris, 427—432, 1956.
 9. Himes F. L., Barber S. A. Chelating ability of soil organic matter. Soil Sci. Soc. America Proc., 1957, 21, N 4, 368—373.
 10. Lutwich L. E., Coldwell B. B., Dehong W. A. Leachates from decomposing leaves. I. Some general characteristics. Sci. Agric. (Canada), 32, 603, 1952.
 11. Mills C. F. Copper complexes in Grassland Harbage. Biochem. J., v. 57, N 4, 1954.
 12. Schlichting E. Kupperbindung und—fixierung durch Humusstoffe. Acta agric. scand., 5, N 4, 1955.
 13. Schnitzer M. Interaction of iron with rainfall leachates. Soil Sci., 10, N 2, 1959.
 14. Wolf C., Fallab S., Erlemayer H. über das Cu²⁺-Bindungsvermögen einiger Amino-säuren und Peptide Metallionen und biologische Wirkung. Experientia, v. 9, N 11, 1955.
 15. Wright J. R., Levick R. Development of a profile in a soil column leached with a chelating agent. Rapp. 6 Congr. internat. sci. sol. Paris, 257—262, 1956.
-

Э. А. ГИЛЕВА

О НАКОПЛЕНИИ РАДИОИЗОТОПОВ ПРЕСНОВОДНЫМИ ВОДОРОСЛЯМИ

Растения и животные являются важнейшим фактором, обусловливающим распределение большинства химических элементов в масштабах всей нашей планеты. При этом геохимические функции отдельных видов и более крупных таксоид различны. Для ряда элементов известны специфические живые концентраты. Интерес к таким организмам-концентраторам особенно возрос за последнее время в связи с радиоактивными загрязнениями биосферы и возможностью применения биологического метода дезактивации загрязненных участков.

Представляется перспективным изучение аккумулятивной способности водорослей по отношению к химическим элементам, так как водоросли образуют значительную часть живого вещества Земли и геохимически весьма активны.

Водоросли — специфические накопители — могут быть использованы в качестве дезактиваторов загрязненных радиоактивностью вод.

Характеристикой аккумулятивной способности живых организмов является коэффициент накопления — отношение концентрации элемента в организме к концентрации его в среде.

Цель работы — сравнительное изучение коэффициентов накопления разных элементов различными видами водорослей. В качестве материала для наших опытов были взяты протококковые водоросли *Scenedesmus acuminatus* и *Scenedesmus quadricauda*, а также четыре нитчатых зеленых водоросли: *Cladophora glomerata*, *Mougeotia* sp., *Spirogyra Crassa* и *Spirogyra* sp. Изучалось накопление следующих радиоизотопов: фосфора-32, серы-35, кальция-45, хрома-51, железа-59, кобальта-60, цинка-65, рубидия-86, стронция-90, иттрия-91, циркония-95, ниobia-95, рутения-106, кадмия-113, цезия-137, церия-144 и ртути.

Опыты ставились на фильтрованной озерной воде, в стеклянных сосудах. Вначале в них вносились активность из расчета примерно 10 мкюри на 1 л воды. Затем помещались приблизительно одинаковые в повторностях каждого варианта и разных вариантах порции водорослей. Опыты были сравнительно крат-

косрочными (12—16 суток), так как уже к 4—8 суткам коэффициенты накопления достигают постоянной величины, лишь незначительно колебляясь вокруг среднего. Через определенные промежутки времени (чаще всего через 2, 4, 8, и 12 или 16 суток с начала опыта) отбирались пробы воды и водорослей. Водные пробы (1 мл) выпаривались, водоросли однократно промывались в озерной воде и высушивались до постоянного веса. Клетки протококковых отделялись от раствора с помощью центрифугирования.

Активность проб определялась путем просчета на радиометре типа Б-2 с торцовыми счетчиком. Коэффициент накопления рассчитывался как отношение активности 1 г сухого вещества водоросли к активности 1 мл воды.

Коэффициенты накопления изученных элементов, полученные путем усреднения результатов двух последних по времени проб, приведены в таблице. Как и следовало ожидать, водоросли

Коэффициенты накопления 17 элементов шестью водорослями

Элемент	Водоросли					
	<i>Scenedesmus acutifilus</i>	<i>Scenedesmus quadrivalvis</i>	<i>Cladophora glomerata</i>	<i>Mougeotia sp.</i>	<i>Spirogyra crassa</i>	<i>Spirogyra sp.</i>
Фосфор	—	—	135000	2100	1750	—
Сера	400	500	165	575	650	795
Кальций	45	70	335	140	190	175
Хром	—	—	2480	—	—	—
Железо	35000	9000	31500	34000	1660	3120
Кобальт	250	390	8750	238000	17000	5640
Цинк	—	775	3900	36600	1950	31500
Рубидий	—	420	2275	—	—	2325
Стронций	—	130	900	190	235	550
Иттрий	1530	22050	40000	15600	6860	13990
Цирконий	13240	5650	19520	4370	6815	71250
Ниобий	—	—	6950	4130	20900	—
Рутений	760	3000	1280	9300	2330	3200
Кадмий	—	—	17400	2810	3270	—
Цезий	390	280	1565	—	285	1920
Церий	38500	20700	31000	5400	41200	12800
Ртуть	—	—	5410	—	—	—

сли, обладающие большой клеточной поверхностью и высоким темпом обмена веществ, являются интенсивно аккумулирующими химические элементы организма. Изученные элементы можно разбить на три группы по степени поглощения их водорослями: группа относительно слабо накапливаемых (коэффициенты накопления меньше 1000) — сера, кальций, стронций; промежуточная группа (коэффициенты накопления порядка тысяч) — хром, рубидий, ниобий, рутений, кадмий, цезий, ртуть; и, наконец, группа наиболее интенсивно поглощаемых элементов (коэффициенты накопления порядка десятков и сотен ты-

сяч) — фосфор, железо, кобальт, цинк, иттрий, цирконий, церий.

Наиболее высокие коэффициенты накопления дали *Cladophora glomerata* по фосфору (135 000), *Mouseotia* sp. по кобальту (238 000) и *Spirogyra* sp. по цирконию (71 250).

В числе физико-химических факторов, влияющих на поглощение указанных элементов водорослями, следует указать химическую близость элементов, знак заряда и радиус ионов, концентрацию радиоизотопов в растворе, способность к поверхности сорбции и т. д.

Оба изученные вида *Scenedesmus* обладают меньшей способностью концентрировать химические элементы, чем нитчатки, несмотря на более мелкие размеры клеток, и, следовательно, большую поверхность. Нитчатые водоросли накапливают радиоизотопы чрезвычайно, по сравнению не только с протококковыми, но и с другими водными растениями и животными.

Полученные нами данные еще раз свидетельствуют о большой геохимической роли водорослей и возможности их использования в биоценозах, предназначенных для биологической очистки радиоактивных вод.

В. С. НИКОЛАЕВСКИЙ

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ГАЗОУСТОЙЧИВОСТИ ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫХ ПОРОД В УСЛОВИЯХ ГОРОДА КРАСНОУРАЛЬСКА

Увеличение масштабов промышленного и жилищного строительства, осуществляемое по семилетнему плану, ставит задачу расширения озеленительных работ, которые должны проводиться с учетом не только специфики городских почвенно-климатических условий, но и вредных для растительности отбросов и газов, выбрасываемых промышленными предприятиями.

Изучение газоустойчивости древесно-кустарниковых пород применительно к зоне Среднего Урала проводилось в г. Красноуральске Свердловской области. Основным отбросом Красноуральского медеплавильного комбината, загрязняющим воздух, является сернистый ангидрид. Максимальные концентрации сернистого ангидрида в радиусе 1 км от комбината достигают 5—10 мг на 1 м³ воздуха.

По данным Д. Н. Ванифатова (1959), при концентрации сернистого газа 0,75—1,0 мг на 1 м³ воздуха повреждения площади листа достигают 10—40%, при концентрации 4 мг — 60%.

Опыт некоторых исследователей (Булгаков, 1958; Бабкина, 1959) показывает, что даже в очень трудных для озеленения условиях возможно создание (путем правильных мер по отбору древесно-кустарниковых пород, агротехнике выращивания их и ухода) вполне устойчивых и декоративных городских зеленых насаждений.

Наши исследования проводились с целью изучения эколого-физиологических причин повреждаемости листовых органов древесных пород, используемых для озеленения г. Красноуральска. Изучались дневной ход фотосинтеза методом Л. А. Иванова, Н. Л. Коссович (1946), дневной ход транспирации методом быстрого взвешивания на торзионных весах, динамика движения устьиц инфильтрационным методом и изменение влажности листьев в течение дня и вегетационного периода. Все опыты проводились в 3—4-кратной повторности с сеансами в 7, 13 и

19 ч на пяти породах: осине, тополе бальзамическом, березе бородавчатой, клене яснелистном и яблоне сибирской.

При обследовании состояния зеленых насаждений оценка газовых повреждений проводилась по методике, предложенной Н. П. Красинским (1950).

Большое значение, по нашему мнению, для изучения газоустойчивости растений имеют важные положения, выдвинутые рядом советских ученых. К ним относятся выводы Н. П. Красинского (1937, 1940, 1950) о связи газоустойчивости с систематическим положением видов и окисляемостью клеточного содержимого листьев, выводы Л. А. Иванова (1946) о связи интенсивности фотосинтеза с систематическим положением видов, а также Л. А. Сергеева (1953) о зависимости выносливости растений от интенсивности обмена веществ.

Для исследований был выбран сквер около здания управления медеплавильного комбината, находящийся в 200 м от источников газа, т. е. в зоне наивысших концентраций вредных газов во время газовых волн. Сквер создавался в 1933—1935 гг. Деревья высаживались в привозную богатую гумусом почву. По мере отпада части их сквер периодически восстанавливался молодыми саженцами.

За вегетационный период 1959 г. зеленые насаждения г. Красноуральска подвергались влиянию газов в течение 22 дней. Деревья же в сквере подвергались газовому влиянию чаще, чем городские посадки. Как правило, газовые волны совпадали с осадками, после которых наступали ясные солнечные дни, что способствовало появлению значительных газовых повреждений.

Проведенные исследования показали, что перечисленные выше пять древесных пород характеризуются различной средней дневной интенсивностью фотосинтеза, т. е. каждый вид обладает своим ритмом фотосинтетической деятельности.

Следовательно, наши данные подтверждают вывод Л. А. Иванова (1946) о связи интенсивности фотосинтеза с систематическим положением видов.

Эта связь хорошо обнаруживается в ясную солнечную погоду, т. е. при повышенной освещенности — 18, 21 и 23 июля. В пасмурную погоду четкость связи теряется, так как при пониженной освещенности сглаживаются индивидуальные различия и особенности фотосинтетической деятельности растений.

Интенсивность фотосинтеза у клена, по сравнению с другими породами, и в пасмурную погоду оказалась наиболее низкой — 3,18 мг. Наивысшая интенсивность фотосинтеза в пасмурную погоду — у яблони, т. е. так же, как и в ясную солнечную погоду.

Интенсивность фотосинтеза осенью значительно ниже, чем в июле и соотношение по нему между породами не соответствует

лету, так как в этот период у осины и березы начинается листвопад. В то же время он был слабо выражен у тополя и яблони и не наблюдался у клена.

Характерно, что у клена, по сравнению с другими породами, более низкая интенсивность фотосинтеза в течение вегетационного периода и более продолжительно время вегетации. В осенний период, когда другие породы уже начинают сбрасывать листву, интенсивность фотосинтеза у клена остается близкой к летнему.

По степени повреждаемости листьев древесные породы располагаются аналогично ряду по интенсивности фотосинтеза (таблица). Наиболее повреждаемыми оказались акация желтая, липа мелколистная, сильно — яблоня сибирская, береза бородавчатая, средне — осина и тополь бальзамический, слабо — жимолость татарская и клен ясенелистный.

Следовательно, газоустойчивость древесных пород связана с видовой спецификой. С другой стороны, степень повреждаемости листьев у древесных пород тесно связана с интенсивностью фотосинтеза. Чем выше средняя дневная интенсивность фотосинтеза, тем выше повреждаемость листьев у древесных пород.

О наличии связи газоустойчивости с интенсивностью фотосинтеза говорит тот факт, что газами повреждается только хлорофиллоносная паренхима листьев и почти не повреждаются их жилки; что вызывает характерную пятнистость и полосатость у листьев отдельных пород (береза пушистая, боярышник сибирский, осина).

Как и рядом других исследователей (Ванифатов, 1959; Крокер 1950; Железнова-Каминская, 1953; Бабкина, 1959), нами не обнаружены газовые повреждения на стеблях, почках и черешках листьев. Следовательно, органы растений, лишенные хлорофиллоносных клеток и не принимающие заметного участия в ассимиляции, не повреждаются газами. В то же время указанные авторы подчеркивают, что газовые повреждения увеличиваются с повышением освещенности и влажности воздуха, т. е. в условиях, благоприятствующих повышению интенсивности фотосинтеза. Растения, находящиеся в затенении, имеют меньшую повреждаемость по сравнению с незатененными, что также неоднократно отмечалось при обследовании состояния насаждений.

Весной 1960 г. нам пришлось наблюдать интересное и важное, по нашему мнению, явление: древесные породы, покрывшиеся листвой до 12 мая, попали под влияние неожиданно выпавшего снега, который пролежал на листьях и почве почти два дня. На листьях бузины красной, жимолости татарской, кизильника, клена ясенелистного снег не оставил никаких повреждений.

Средняя дневная интенсивность истинного фотосинтеза

Порода	18 июля, сквер		19 июля, сквер		21 июля, сквер		23 июля, сквер	
	условия освещенности	интенсивность фотосинтеза	условия освещенности	интенсивность фотосинтеза	условия освещенности	интенсивность фотосинтеза	условия освещенности	интенсивность фотосинтеза
Яблоня сибирская	Пасмурно	4,93	Ясно	10,4	Ясно	12,80	Переменная облачность	8,74
Береза бородавчатая	«	3,81	«	7,71	«	10,80	«	10,73
Тополь бальзамический	«	5,10	«	7,0	«	9,63	»	8,34
Осина	«	4,44	«	6,1	«	7,40		7,32
Клен ясенелистный	«	3,18	«	5,2	«	6,30		5,80

Следовательно, рано распускающиеся древесные породы, несмотря на неблагоприятные условия (заморозки, снег), в первую половине мая переносят их без существенных нарушений в обмене веществ. Одновременно эти же породы являются и более устойчивыми к кислым газам.

По-видимому, устойчивость древесных пород, находящаяся в связи с их видовой спецификой, зависит в своей основе от интенсивности или уровня обмена веществ в растениях и в первую очередь от фотосинтеза, что согласуется с теорией выносимости растений Л. А. Сергеева (1953). Несомненно, известную роль должен играть и биохимизм обмена веществ. Именно этим следует объяснять некоторую аналогию, наблюдаемую между устойчивостью растений к заморозкам и газоустойчивостью, а также способность последних начинать вегетацию в более ранние сроки по сравнению с неустойчивыми к газам породами.

Начало облистения было зарегистрировано: для ива — до 1 мая, жимолости татарской — 3—4 мая, кизильника — 6 мая, клена ясенелистного — 7—8 мая, тополя бальзамического — 12 мая, яблони сибирской — 14 мая, березы бородавчатой — 16 мая, акции желтой — 18 мая, липы мелколистной — 25 мая.

Приходилось наблюдать также в пределах одного вида и в сходных условиях одного участка разные сроки начала распускания листьев. У тополя бальзамического, например, разница в сроках достигала 7—12 дней.

Осенний листопад у древесных пород проходит в более сжатые сроки, но можно отметить, что у устойчивых к газам видов листья опадают позже. В условиях влияния газов (при заводские и заводские территории) у менее устойчивых пород

(в мг СО₂ на 1 дм² в час) в июле — сентябре 1959 г.

24 июля, в лесу		16 сентябр., сквер		17 сентябр., сквер		22 сент., в лесу		Повреждаемость листвы в процентах в %	Место породы в ряду по повреждаемости	Место породы в ряду по интенсивности фотосинтеза
условия освещенности	интенсивность фотосинтеза	условия освещенности	интенсивность фотосинтеза	условия освещенности	интенсивность фотосинтеза	условия освещенности	интенсивность фотосинтеза			
Переменная облачность	—	Пасмурно	1,70	Переменная облачность	5,02	—	—	50	1	1
«	7,56	«	1,01	«	3,52	Пасмурно	0,0	40	2	2
«	—	«	0,83	«	4,06	«	—	30	3—4	3
«	7,06	«	1,21	«	3,61	«	0,0	30	—	4
—	—	«	0,77	—	4,23	—	—	5—10	5	5

опадание листьев начинается на 2—3 недели раньше по сравнению с устойчивыми. Такая же разница в сроках наблюдается при сравнении с теми же породами в условиях отсутствия влияния газов. Так, у акции желтой в сквере листопад наблюдался в первой половине августа, у липы мелколистной и березы бородавчатой — в первых числах сентября. Более устойчивый к сернистому газу клен ясенелистный дольше сохраняет зеленую листву (25—30 сентября), даже в условиях высокой загазованности в сквере.

Следовательно, виды имеющие пониженную газоустойчивость имеют и более сокращенный срок вегетации по сравнению с устойчивыми. Так, у акции желтой и липы мелколистной срок вегетации меньше на 30—40 дней, чем у клена ясенелистного и жимолости татарской. Сокращение вегетационного периода под влиянием газов отмечали М. А. Железнова-Каминская (1953) и В. Г. Антипов (1957).

Сокращенный срок вегетации у древесных пород с малой устойчивостью в известной степени компенсируется повышенной интенсивностью фотосинтеза, но одновременно при появлении газовых волн у них обнаруживаются более значительные газовые повреждения.

Исследования позволили отметить, что каждая древесная порода имеет свой характерный внешний вид газовых повреждений. У одних пород они появляются в виде темно-бурых, почти черных точек (сирень мохнатая, боярышник), у других — в виде белесых светлых пятен (акация желтая), у третьих — в виде сплошных больших светлых или темных пятен, обычно начинающихся с кончика листа (береза, осина). Для некоторых древесных пород эти ожоги настолько характерны, что по ним

можно издали отличить один вид от другого, например, березу бородавчатую от пушистой.

В зависимости от возраста листьев ожоги могут иметь различную интенсивность окраски и форму даже на одном дереве (тополь бальзамический). Старые листья имеют обычно светлоокрашенные ожоги, молодые — более темные (тополь, береза).

В подтверждение выводов ряда авторов (Красинский, 1937, 1940, 1950; Кроккер, 1950; Ванифатов, 1959), нами также наблюдалось повышение газоустойчивости у древесных пород с возрастом.

Визуальные наблюдения позволили отметить наличие связи между состоянием отдельных деревьев и их газоустойчивостью: больные и ослабленные повреждаются газами сильнее, чем здоровые. Отмечена более сильная повреждаемость деревьев, имеющих светлую окраску листьев, по сравнению с темно-зелеными (сирень мохнатая, яблоня сибирская, жимолость татарская, клен ясенелистный), хотя в некоторых случаях светлая окраска может быть следствием патологического состояния этих деревьев.

Выводы

1. Проведенные исследования подтвердили ряд положений и отдельных замечаний в отношении газоустойчивости растений, выдвинутых Н. П. Красинским, основным среди которых является вывод о связи газоустойчивости с видовой спецификой.

2. Отмечена зависимость устойчивости растений к кислым газам от интенсивности фотосинтеза.

3. Отмечена некоторая аналогия между газоустойчивостью растений и выносивостью их.

4. По срокам начала вегетации растений можно в известной степени судить о газоустойчивости их, что имеет важное значение как для предварительной оценки отдельных видов древесных пород, так и для выявления более устойчивых форм в пределах одного вида с целью получения более устойчивого к газам посадочного материала, а также в целях селекции.

ЛИТЕРАТУРА

- Антипов В. Г. Влияние дыма и газов, выбрасываемых промышленными предприятиями на сезонное развитие деревьев и кустарников. Бот. ж., т. 42, № 1, 1957.
- Бабкина В. М. Устойчивость декоративных растений против дымовых газов. Бюлл. гл. бот. сада, вып. 33, 1959.
- Булгаков М. В. Опыты озеленения города Красноуральска. Материалы по озеленению городов Урала. Вып. 1, Свердловск, 1959.
- Ванифатов Д. Н. Окисляемость клеточного содержимого как показатель газоустойчивости растений. Научная конференция по рационализации лесного хозяйства и аглосемелиорации Казахстана. Рефераты докладов. Алма-Ата, 1959.

- Железиова - Каминская М. А. Результаты интродукции хвойных экзотов в Ленинграде и его окрестностях. Интродукция и зеленое строительство. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953.
- Иванов Л. А. Свет и влага в жизни наших древесных растений. Тимирязевские чтения. 5. Изд-во АН СССР, 1946.
- Иванов Л. А. и Коссович Н. Л. Полевой метод определения фотосинтеза в ассимиляционных колбах. Бот. ж., т. 31, № 5, 1946.
- Красинский Н. П. Озеленение промплощадок дымоустойчивым ассортиментом. Акад. коммун. хоз-ва им. Памфилова. М., 1937.
- Красинский Н. П. О физиологической сущности газоустойчивости растений. Уч. зап. Горьк. гос. ун-та, вып. 9, Горький, 1940.
- Красинский Н. П. Теоретические основы построения ассортиментов газоустойчивых растений. Сб. «Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые ассортименты». Горький — Москва, 1950.
- Кроккер В. Рост растений. М., Изд-во Иностр. лит., 1950.
- Сергеев Л. А. Выносливость растений. М., Сов. наука, 1953.

Ю. А. ТЕРЕШИН, З. Г. ЯЧМЕНЕВА

К ВОПРОСУ О РОЛИ РАЗНОВОЗРАСТНОЙ ХВОИ В ФОРМИРОВАНИИ ПРИРОСТОВ СОСНЫ В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Годичный прирост древесины и общей массы органического вещества у деревьев и древостоев зависит от их состояния, возраста, площади листвы, экологических (лесорастительных) условий местопроизрастания, погодных условий вегетационного периода и других причин. Особенный интерес представляет выяснение зависимости прироста древесины от количества и качества листвы.

А. А. Молчанов (1952) показал, что, независимо от возраста и полноты древостоев, вес хвои сосны в зоне смешанных лесов прямо пропорционален приросту стволов по объему. То же самое установила Н. Ф. Полякова (1954) для дуба в Теллерманновском лесном массиве. А. А. Ничипорович (1956) указал на высокую корреляцию у однолетних растений между индивидуальным весом и площадью листьев в период максимального ее развития.

Однако установленная авторами закономерность верна для всей совокупности явлений лишь в первом, грубом приближении. Она более точна для отдельных частных случаев, например, для одновозрастных насаждений какой-либо древесной породы, произрастающих в сходных лесорастительных условиях. Действительно, производительность 1 кг свежей хвои за 3-летний период колеблется, по данным А. А. Молчанова (1952), от 0,008 до 0,025 м³ древесины в зависимости от возраста и размеров деревьев. Производительность листвы дуба за год, по Н.Ф. Поляковой (1954), варьирует от 0,0019 до 0,0089 м³ древесины. В дальнейшем, при приведении собственных экспериментальных данных, под производительностью хвои будем понимать то же самое, что и указанные авторы, т. е. количество стволовой древесины в кубических сантиметрах, созданное 1 г хвои за вегетационный период. Л. А. Иванов и другие (1960) отмечают, что при небольших пределах колебания поверхности листьев в сокращенных насаждениях различных лесорастительных зон продукция органического вещества 1 га леса максимальна.

в зоне лесостепи и смешанных лесов, снижается в зоне хвойных лесов и особенно низка в лесах степной зоны, что объясняется различиями в интенсивности продуктивного фотосинтеза. При этом большая часть органического вещества в зоне тайги отлагается в стволе, а в степной — в листве, ветвях и корнях.

Для хвойных древесных растений характерно наличие разновозрастных групп листьев — хвои. У сосны обыкновенной продолжительность жизни хвои колеблется от 3—4 до 5—6 лет и более. С возрастом у хвои уменьшается обводненность (Данилов, 1948; Молчанов, 1952; Шатерникова, 1956, и др.) и водоудерживающая способность (Шатерникова, 1956), изменяется транспирационная способность (Иванов, 1941), интенсивность фотосинтеза и дыхания (Иванов и Коссович, 1930; Freeland, 1952; Савина, 1956) и других физиологических процессов. Продуктивность работы одно-, двух- и трехлетней хвои у сосны ранее изучал П. Фальковский (1928).

Скорость возрастных изменений и продолжительность жизни хвои зависит от лесорастительных условий, возраста деревьев и других причин. Такие неблагоприятные факторы, как почвенная засуха (Максимов, 1941; Нестеров, 1954) и недостаток света (затенение) ускоряют старение растения и его ассимиляционного аппарата.

В табл. 1 приведены результаты определения водоудерживающей способности изолированной хвои различного возраста с деревьев сосны из 3 типов лесорастительных условий Ильменского заповедника. Водоудерживающая способность хвои в данном случае характеризуется количеством воды, сохранившейся после 30-часового подсушивания в лабораторных условиях при комнатной температуре.

Таблица I

Водоудерживающая способность хвои сосны в различных лесорастительных условиях (наблюдения 6 и 17. IX 1959 г.)

Тип лесорастительных условий	1-летняя	2-летняя	3-летняя	1-летняя	2-летняя	3-летняя
Свежий сосновяк .	66,8 ± 1,5	67,5 ± 2,6	60,6 ± 1,4	67,4 ± 2,5	65,3 ± 1,8	64,7 ± 2,0
Сухой сосновяк .	73,8 ± 1,0	68,6 ± 1,8	53,5 ± 1,2	71,7 ± 1,1	65,6 ± 2,0	53,8 ± 1,3
Свежий березняк (сосна под пологом березы) .	67,7 ± 3,0	59,8 ± 3,4	41,4 ± 2,8	70,6 ± 3,1	63,7 ± 2,4	47,9 ± 3,5

Данные табл. 1 показывают, что в сухом сосновяке формируется хвоя с более высокой водоудерживающей способностью, чем в двух других типах лесорастительных условий, но вследствие возрастных изменений она резко снижается к третьему году жизни. Подобным же образом изменяется с возрастом водоудерживающая способность у хвои сосны, растущей под пологом березы в свежем типе лесорастительных условий и страдающей

от недостатка света. В свежем же сосновке при достаточном освещении возрастные изменения водоудерживающей способности у хвои сосны замедлены.

Приведенные выше данные ряда авторов по возрастной изменчивости хвои сосны и наши результаты по определению водоудерживающей способности и обводненности позволили предположить, что роль хвои разного возраста в приростах сосны в различных лесорастительных условиях неодинакова. С большой вероятностью можно было ожидать, что одновозрастные насаждения, произрастающие в одной лесорастительной зоне, но в разных лесорастительных условиях, будут иметь неодинаковую возрастную структуру хвои, а хвоя при этом будет обладать различной производительностью.

С целью проверки предположений в 1960 г. в Ильменском заповеднике был заложен опыт по изучению роли разновозрастной хвои в формировании годичного прироста сосны в различных лесорастительных условиях.

Экологическими вариантами опыта являлись молодые (I класс возраста) сосновые и сосново-березовые насаждения в сухих и свежих лесорастительных условиях Ильменского заповедника (Фильзое, 1958). Опыт проводился в предгорном лесорастительном микрорайоне в сухом сосновке, свежем сосновке и свежем березняке с угнетением сосной во втором ярусе. Общая характеристика этих молодняков приводилась нами раньше (Терешин, 1959). Возраст опытных деревьев колебался в среднем от 14 до 16 лет.

На результатах нашего опыта в значительной степени сказалось обилие осадков летом 1960 г., в связи с чем в сухом сосновке создались благоприятные условия для роста деревьев в высоту и по диаметру.

Методика опыта заключалась в следующем. В конце апреля — начале мая, когда почки у сосны набухли, но еще не тронулись в рост, у деревьев некоторых вариантов были полностью удалены отдельные возрастные хвои. Схема опыта представлена на рисунке. На деревьях, в I варианте (контроль) была оставлена вся хвоя, во II — только однолетняя (1960 года) и двухлетняя (1959 года), в III — трехлетняя (1958 года) и вся оставшаяся более старая, в IV — четырехлетняя (1957 года) и вся оставшаяся более старая, в V варианте — только однолетняя (1960 года). Повторность опыта — пятикратная, т. е. в каждом варианте имелось по 5 деревьев. В течение вегетации измерялся рост верхушечного побега деревьев и рост хвоинок в длину на том же побеге.

После окончания опыта все деревья выкорчевывались, проводился точный анализ приростов их стволов по высоте и объему и определялись приrostы стволовой древесины за вегетационные периоды 1958, 1959 и 1960 гг. В конце опыта в каждом

варианте проводилось также определение сырого и абсолютно сухого веса хвои по возрастам, в том числе и опадающей к концу вегетации, что позволило вычислить производительность хвои. В свежем и сухом сосняках основная масса хвои представлена световой, хвои промежуточного типа — значительно меньше. В свежем березняке сосна имела только теневую хвою.

У П. Фальковского (1928), проводившего опыт по подобной методике на соснах в возрасте 8 лет в условиях Украины (бывшая Харьковская губ.), продуктивность работы двух-и трехлет-

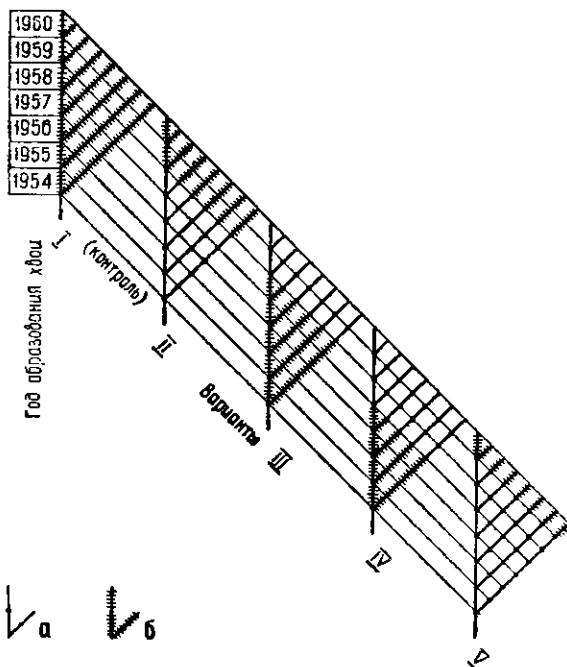


Схема опыта: *a* — хвоя удалена; *b* — хвоя оставлена.

ней хвои оказалась одинаковой, одинаковой — в два раза меньшее.

В настоящей статье не приведены данные о динамике роста побегов и хвои, так как это не имеет прямого отношения к рассматриваемому вопросу.

В табл. 2 сведены данные о длине верхушечного побега к концу вегетационного периода, т. е. по годичному приросту дерева в высоту и величине хвои в вариантах опыта. Чтобы свести к минимуму влияние индивидуальных колебаний, приросты деревьев в высоту и по объему в 1960 г. вычислены в процентах к приростам 1959 г.

Таблица 2

Данные годичного верхушечного побега и хвоя по вариантам опыта к концу вегетационного периода 1960 г.

Тип лесорастительных условий	Вариант	Длина верхушечного побега			Длина хвоя	
		см	% к длине побега 1959 г.	отношение длины побегов 1960 и 1959 гг. в % к I варианту	см	% к I варианту
Свежий сосняк . . .	I	58,5	107,3	100,0	5,60	100,0
	II	45,4	98,8	92,1	5,45	97,3
	III	44,6	100,3	93,5	—	—
	IV	31,0	70,6	65,8	—	—
	V	19,1	42,7	39,8	3,89	69,5
Сухой сосняк	I	29,6	270,1	100,0	4,82	100,0
	II	26,1	208,7	77,3	4,20	87,1
	III	24,9	189,7	91,6	—	—
	IV	22,4	180,5	66,8	—	—
	V	17,8	136,0	50,4	4,17	86,5
Свежий березняк (сосна под пологом березы)	I	12,9	94,9	100,0	4,48	100,0
	II	8,6	131,8	138,9	3,90	87,1
	III	9,6	112,6	118,4	—	—

Из данных табл. 2 видно, что удаление хвои отрицательно сказалось на росте верхушечного побега во всех вариантах опыта, хотя разница между контролем (I вариантом) и II и III вариантами невелика, особенно в свежем сосняке. В свежем же березняке в обоих вариантах удаление хвои у сосны положительно повлияло на годичный прирост деревьев в высоту, что довольно трудно объяснимо. Значительно сократился прирост сосны в высоту только в IV и V вариантах, где количество оставленной хвои по сравнению с другими вариантами оказалось намного меньше.

Данные табл. 2 показывают, что формирование новой хвои в 1960 г. во II и V вариантах в меньшей степени зависело от удаления старых возрастов хвои, чем рост верхушечных побегов. Однако в V варианте новые хвоинки выросли мягкими, более короткими и тонкими по сравнению с хвоей контрольных деревьев, что особенно заметно в свежем сосняке.

В табл. 3 приведены данные по приросту древесины ствола и производительности хвои сосны в вариантах опыта.

Из табл. 3 видно, что во всех вариантах опыта удаление хвои более заметно снизило прирост древесины, чем прирост деревьев в высоту (см. табл. 2). Работа комплексов хвои (5 графа табл. 3) II и III вариантов в сумме превышает работу

хвои I варианта и в свежем и в сухом сосняках примерно на 35%, но не равна ей, как это можно было ожидать. Это объясняется тем, что при удалении отдельных возрастов хвои для оставшихся создались более благоприятные условия освещения и водоснабжения, чем в контрольном варианте, обеспечившие более высокую продуктивность работы оставленной хвои. Более заметно это выражено у старых возрастов хвои в III и IV вариантах. Поэтому приводимая в табл. 3 производительность комплексов хвои в опытных вариантах несколько завышена, особенно в III и IV.

Таблица 3
Прирост стволовой древесины и производительность хвои сосны
по вариантам опыта в 1960 г.

Тип лесорастительных условий	Вариант	Прирост стволовой древесины			Вес сухой хвои, г			Производительность хвои, или прирост древесины ствола на 1 кг сухой хвои, см ³		
		см ³	% к приросту 1959 г.	отношение приростов 1960 и 1959 гг. в % к 1 варианту	всей	однолетней	всей, с вычетом половины однолетней	всей	всей, кроме однолетней	всей
Свежий сосновик	I	746,7	135,0	100,0	643,9	179,9	553,9	1,16	1,35	
	II	278,7	74,7	55,3	226,6	119,6	166,8	1,23	1,67	
	III	364,2	107,2	79,4	252,6	—	252,6	1,44	1,44	
	IV	145,2	53,9	39,9	107,3	—	107,3	1,35	1,35	
	V	41,1	12,0	8,9	54,9	54,9	—	0,70	—	
Сухой сосновик	I	160,4	154,3	100,0	187,8	62,0	156,8	0,85	1,02	
	II	73,1	79,4	51,5	78,5	42,4	57,3	0,88	1,28	
	III	117,0	126,3	81,9	87,4	—	87,4	1,34	1,34	
	IV	41,7	78,6	50,9	39,0	—	39,0	1,07	1,07	
	V	18,9	29,6	19,2	30,2	30,2	—	0,63	—	
Свежий березняк (сосна под пологом березы) . . .	I	26,7	99,7	100,0	44,9	13,6	38,1	0,60	0,70	
	II	7,6	54,1	54,3	12,2	5,4	9,4	0,57	0,80	
	III	8,5	65,3	65,5	24,0	—	24,0	0,36	0,36	

* По данным П. Фальковского (1926) и табл. 3, производительность однолетней хвои приблизительно в 2 раза меньше двух-трехлетней. Поэтому, чтобы получить более точное представление о работе комплексов хвои разных вариантов, приведена производительность, вычисленная путем деления прироста древесины на количество хвои с вычетом половины однолетней.

Прирост древесины в контрольном варианте составил в процентах к приросту 1959 г. в свежем сосновике 135,0%, в сухом — 154,3%; в свежем березняке — 99,7%. Незначительный прирост древесины и слабый рост в высоту у сосны в свежем березняке является результатом сильного угнетения ее березой, приводя-

щего к постепенной гибели сосны. Высокий прирост древесины, как и рост деревьев в высоту, в сухом сосновке обусловлен весенними и летними осадками 1960 г. Но, несмотря на это, производительность хвои во всех вариантах опыта в свежем сосновке выше, чем в сухом. В обычные и засушливые годы различие по производительности хвои сосны в этих типах леса будет, совершенно очевидно, еще больше.

Производительность комплексов хвои, отличающихся по возрастной структуре, оказалась неодинаковой: в свежем сосновке она колебалась от 0,70 до 1,67; в сухом сосновке — от 0,63 до 1,34; в свежем березняке — от 0,36 до 0,80. От II варианта к III и далее к IV во всех типах леса производительность комплексов хвои снижается (10 графа табл. 3), что связано с преобладанием в III и IV вариантах старых возрастов хвои. Некоторым исключением является II вариант в сухом сосновке. Уменьшение производительности в IV варианте по сравнению в III в сухом сосновке выражено сильнее. Данные по производительности разновозрастных комплексов хвои и ранее приведенные результаты по водоудерживающей способности свидетельствуют о том, что различные неблагоприятные факторы, в частности недостаток почвенной влаги и затенение, ускоряют возрастные изменения ассимиляционного аппарата сосны.

В результате удаления молодой хвои в III и IV вариантах и улучшения условий водоснабжения и освещения для хвои оставшихся старых возрастов процесс старения ее задержался, особенно в сухом сосновке. Это выразилось в том, что у контрольных деревьев осенью 1960 г. почти полностью опала 4-летняя хвоя, сформировавшаяся в неблагоприятных условиях 1957 г., и в меньшей степени опала более старая 5-летняя хвоя. У сосен же III и особенно IV вариантов опад 4-и 5-летней хвои был в несколько раз меишим.

Приведенные литературные сведения и результаты эксперимента позволяют сделать следующие выводы:

1. Производительность хвои сосны обыкновенной в различных лесорастительных условиях не одинакова. Производительность хвои в сухом сосновке, даже в условиях влажного года, и под пологом березы в свежем березняке ниже, чем в свежем сосновке.

2. С возрастом у хвои изменяется интенсивность физиологических процессов, снижается ее производительность. Возрастные изменения хвои ускоряются неблагоприятными факторами: в сухом сосновке — недостатком почвенной влаги, в свежем березняке под пологом березы — недостатком света. Улучшением условий жизни хвон возможно замедлить ее старение.

3. Удаление хвои сильно отражается на приросте древесины ствола, менее — на приросте деревьев в высоту и еще меньше — на формировании новой хвои.

ЛИТЕРАТУРА

- Данилов М. Д. Изменение веса и влажности хвои сосны обыкновенной (*Pinus silvestris L.*) в связи с собственным возрастом и возрастом дерева. Докл. АН СССР, т. 59, № 8, 1948.
- Иванов Л. А. Об изменении транспирационной способности древесных пород в течение года в зависимости от температуры. Бот. ж. СССР, т. 26, № 2 и 3, 1941.
- Иванов Л. А., Гулидова И. В., Цельникер Ю. Л., Юрина Е. В. Транспирация и фотосинтез лесных насаждений в различных лесорастительных зонах. Тезисы докладов выездной сессии Отделения биологических наук (в г. Казани по вопросам водного режима растений в связи с обменом веществ и продуктивностью). Изд. Казанского ун-та, 1960.
- Иванов Л. А. и Коссович Н. Л. О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород. I. Сосна. Ж. Русск. Бот. о-ва т. 15, № 3, 1930.
- Максимов Н. А. Влияние засухи на физиологические процессы в растениях. Сб. работ по физиологии растений памяти К. А. Тимирязева. М., Изд-во АН СССР, 1941.
- Молчанов А. А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. М., Изд-во АН СССР, 1952.
- Нестеров В. Г. Общее лесоводство. М.—Л., Гослесбумиздат, 1954.
- Ничипорович А. А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. 15 Тимирязевские чтения. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- Полякова Н. Ф. Соотношение между массой листьев, приростом древесины и транспирацией. Докл. АН СССР, т. 96, № 6, 1954.
- Савина А. В. Физиологическое обоснование рубок ухода. М., Гослесбумиздат, 1956.
- Терешин Ю. А. К характеристике водного режима сосны и березы в молодняках Ильменского заповедника в связи с типами леса. Научно-производственное совещание по вопросам развития лесного хозяйства Челябинской области. Тезисы докл., Челябинск, 1959.
- Фальковский П. Роль хвои разного возраста в образовании прироста у сосны. «Лесное х-во и лесная пром.», № 5—6 (52—54), 1928.
- Фильрозе Е. М. Типы леса Ильменского государственного заповедника и их динамика. Тр. по лесному х-ву Сибири, вып. 4, Новосибирск, 1958.
- Шатерникова А. Н. Сосна крымская, Л., 1956.
- Freeland R. O. Plant Physiol., 27, 685, 1952. Цитировано по N. T. Mirov and R. G. Stanley. The Pine tree. Annual review of plant physiology, v. 10, 1959.

В. М. КОРОБИЦИНА

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЕНОШЕНИЯ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗРАСТА И ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДЕРЕВЬЕВ

Изучением влияния возраста деревьев и их индивидуальной изменчивости на семеношение занимались многие. Достаточно упомянуть работы О. Г. Кааппера (1926), Н. П. Кобранова (1922), С. З. Курдиани (1912), В. В. Огневского (1954), А. П. Тольского (1950). Однако исследования касались таких древесных пород, как сосна, ель и некоторые др. Пихта сибирская является одной из немногих, слабо изученных пород.

Учитывая отсутствие подобных данных, нами начато изучение семеношения пихты сибирской и в 1960 г. собран материал в древостоях Шалинского лесничества Свердловской области.

Материал собирался на лесосеках со срубленных деревьев (в двух кварталах — 48 и 57) в возрасте 80—100 лет. Кроме того, срезались шишки (пружинным секатором) со стоящих деревьев в 18 квартале. Возраст деревьев колебался от 30 до 40 лет. С каждого собирались отдельно все шишки. Еще до рубки определялся класс роста деревьев (по Крафту), устанавливались форма кроны, характер коры, угол прикрепления сучьев. После рубки измерялись высота, диаметр ствола на высоте 1,3 м, протяженность и ширина кроны, возраст (по числу годичных колец на пне), учитывались вредители.

У собранных шишек определялась их окраска и форма, измерялась длина и ширина; подсчитывалось общее количество семян в шишке; устанавливался вес шишки без семян и вес семян с крылатками; определялась всхожесть и полнозернистость семян.

Всего исследовано 2804 шишки, собранных со 100 деревьев.

Изучение материала позволило выявить следующее в отношении ряда признаков шишек и семян пихты сибирской.

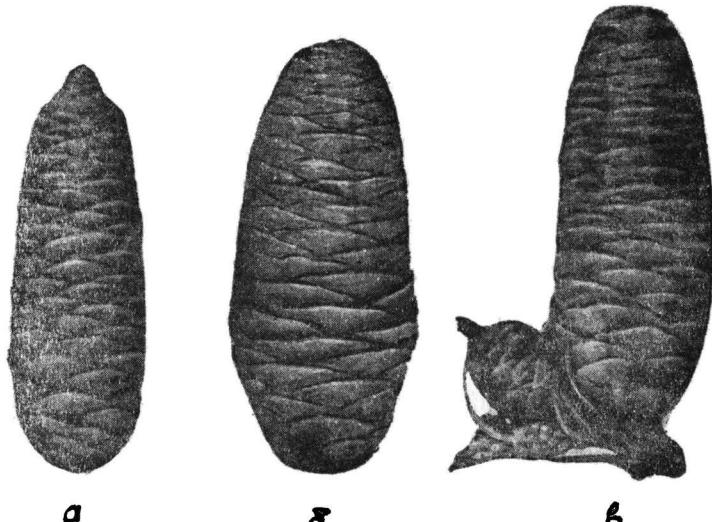
Как правило, все шишки имели овально-цилиндрическую форму; по форме же верхушки выявлено некоторое различие, которое позволяет разделить все шишки на 3 группы (рисунок): заостренные *a*, округлые *b*, притупленные *c*.

Процент «округленности» верхушки шишки с возрастом увеличивается. Из табл. 1 видно, что у молодых деревьев была за-

Таблица 1
Общая характеристика шишек пихты сибирской

Возраст, лет	Число деревьев (в %) с формой шишек			Среднее количество шишек на дереве	Длина шишк, мм $M \pm t$	Ширина шишек, мм $M \pm t$	Количество семян в шишке $M \pm t$	Вес шишки без семян, г $M \pm t$	Вес семян шишки, г $M \pm t$
	заостренной	округлой	притупленной						
30—40	54,1	37,5	8,3	12,4	65,56 ± ± 0,97	24,03 ± ± 0,83	226 ± ± 5,69	5,83 ± ± 0,22	2,41 ± ± 0,11
—80	22,2	55,5	22,2	42,8	61,05 ± ± 1,25	24,01 ± ± 0,46	216,6 ± ± 5,84	5,33 ± ± 0,38	2,56 ± ± 0,17
—120									

остренная форма шишек — 54,1%, в спелых насаждениях преобладали округлые и притупленные формы — 77,7%. С увелич-



нием общего возраста от 30—40 до 80—120 лет размеры шишек несколько изменяются. Длина шишки уменьшается с 65,5 до 61 мм, а ширина практически не изменяется, колебляясь около 24 мм.

С увеличением общего возраста отмечается некоторое уменьшение среднего веса одной шишки с 5,83 до 5,33 г и увеличение общего веса семян с 2,41 до 2,56 г.

Заметных изменений содержания семян в одной шишке в зависимости от возраста не наблюдалось. Среднее количество семян в шишке у 30—40-летних деревьев составило 226 шт., 80—120-летних деревьев — 216,6.

В связи с увеличением общего возраста увеличивается среднее число шишек на дереве, что, видимо, вызвано разрастанием кроны.

Резко увеличивается процент полнозернистости семян с возрастом — с 21,8 до 41,6, что можно объяснить большими биологическими возможностями опыления и оплодотворения в спелом насаждении.

Из наших данных, представленных в табл. 2, видно, что у молодых, сравнительно недавно начавших плодоносить деревьев

Таблица 2
Распределение генеративных ярусов по скелетным ветвям
у деревьев пихты сибирской разных возрастов

Номер модельного дерева	Возраст, лет	Высота, м	Процент протяженности яруса по кроне		
			женского	мужского	вегетативного
49	30—40	4,9	15	0	85
44	30—40	3,9	21	0	79
47	30—40	6,6	28	0	72
50	30—40	5,5	15	0	84
62	30—40	6,2	18	0	82
64	30—40	5,2	26	0	74
53	100—120	24,0	9	46	45
57	100—120	27,0	3	21	76
77	100—120	26,5	7	39	54
81	100—120	21,8	8	24	68
92	100—120	24,0	9	60	31
98	100—120	25,0	9	25	66

имеется только женский генеративный ярус, причем его протяженность по кроне, начиная с вершины, довольно значительная. Это, на наш взгляд, объясняется тем, что молодые деревья имеют большой ежегодный прирост по высоте, где образуются женские шишки. Кроме того, шишки находились на значительном расстоянии друг от друга, что можно связать с хорошей освещенностью относительно свободно стоящих молодых деревьев.

В распределении генеративных ярусов спелых насаждений (табл. 2) отмечается сравнительно малая доля по протяженности в кроне женского яруса и сравнительно большая доля мужского.

Таким образом, спелые насаждения лучше обеспечиваются пыльцой.

Т. П. Некрасова (1957), изучая семеношение пихты сибирской, отмечает у последней наличие смешанного генеративного яруса, т. е. такого, в котором одновременно находятся и женские и мужские шишки. Нами этот ярус не выявлен.

Стоящей, по-видимому, вне зависимости от возраста оказалась окраска крылаток семян. Наблюдалась целая гамма оттенков цветов крылаток, хотя для отдельных деревьев они были строго выдержаны в одном тоне. В зависимости от интенсивности потемнения крылатки нами выделены 5 вариаций. Хорошо различимы желтовато-бурые, темно-ореховые, желто-бурые, желто-бурые с синеватыми кончиками, грязно-фиолетово-синеватые оттенки.

В молодняках и спелых насаждениях выделено две группы деревьев, несколько отличающихся по ширине кроны — узкопирамидальные и пирамидальные. В молодняках какой-либо зависимости морфологических признаков шишек и семян от формы кроны не обнаружено. В спелых насаждениях деревья с широкой кроной имели большее количество шишек на дереве по сравнению с узкопирамидальными (табл. 3).

Таблица 3
Зависимость количества шишек от ширины кроны

Возраст, лет	Количество модельных деревьев	Ширина кроны, м	Среднее число шишек на дереве
30—40	39	0,8—2,0	10,7
	6	2,0—3,8	18,0
80—120	34	2,5—4,0	29,0
	13	Более 4	76,0

Однако полученные данные из-за малого количества измерений требуют дополнительной проверки.

Наблюдалось увеличение числа шишек на дереве по мере роста диаметра дерева (табл. 4), что согласуется с данными ряда авторов (Правдин, 1936).

Таблица 4
Зависимость количества шишек от диаметра дерева

Число деревьев	Диаметр дерева на высоте 1,3 м	Среднее число шишек на дереве
6	18—20	10,6
8	20—22	24,6
9	22—24	28,4
9	24—26	72,4
3	28—30	120,0
4	30—32	44,8

На основе вышеприведенного можно сделать некоторые предварительные выводы:

1. Шишки пихты сибирской разных возрастных этапов обладают некоторой изменчивостью целого ряда признаков (формы, веса, полнозернистости и др.).

2. Как и для других пород, выявляется зависимость семеновложения пихты сибирской от индивидуального состояния дерева (ширины кроны, диаметра дерева).

ЛИТЕРАТУРА

- Каппер О. Г. Репродуктивная способность сосновых насаждений в южных областях СССР по исследованиям в лесах Воронежской губернии. Зап. Воронеж. с.-х. ин-та, т. 6, 1926.
- Кобранов Н. П. Материалы по исследованию биологии плодоношения искусственно разведенных в степных лесничествах древесных пород. Зап. Воронеж. с.-х. ин-та, т. 4, 1922.
- Курдиани С. З. К вопросу о сосновых семенах, добываниии их из шишек и о семеносушнях. Зап. Ново-Александрийского ин-та сельского х-ва и лесоводства, т. XXII, вып. 2. Спб., 1912.
- Некрасова Т. П. К методике изучения динамики плодоношения у хвойных. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, № 6, 1957.
- Огневский В. В., Попова Н. С. Лесные питомники и культуры. М., Сельхозгиз, 1954.
- Правдин Л. Ф. О закономерности плодоношения насаждений. В сб. «Исследования по лесоводству». М., Гослестехиздат, 1936.
- Тольский А. П. Лесное семеноводство. М., Гослестехиздат, 1950.

С. Г. ШИЯТОВ

ВЕРХНЯЯ ГРАНИЦА ЛЕСА НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ И ЕЕ ДИНАМИКА В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЯМИ КЛИМАТА

Наиболее общей причиной всех тех грандиозных изменений в растительном покрове земного шара, которые происходили на протяжении геологических промежутков времени, является смена климатов (Сукачев, 1928). В последнее время накапливается все больше данных, говорящих о том, что на изменение растительного покрова, на характер его динамики значительное влияние также оказывают изменения климата, непродолжительные по времени (11-летние, 30—40-летние, вековые и др.). Так, М. П. Скрябиным (1949, 1960) было показано значение вековых колебаний природных условий в разрушении и становлении сосновых боров центральной лесостепи. Вымокание сосново-березовых лесов и березовых колок Западной Сибири связывали с чередованием влажных и сухих периодов (Пьявченко и Кощеев, 1955; Арефьева и Кеммерих, 1951; Глумов, 1959, 1960). Е. П. Смолоноговым (1960) было высказано предположение о связи между ходом естественного лесовозобновления концентрированных вырубок с колебаниями климата на Среднем Урале. Смещение верхней и полярной границ леса также обычно связывали с изменением условий то в сторону похолодания, то в сторону потепления (Городков, 1935; Тихомиров, 1941; Говорухин, 1947; Галазий, 1954, и др.).

Все это показывает, что при изучении динамики растительного покрова нужно обращать особое внимание на смены растительных сообществ, определяемые изменением климатических условий. Наиболее ярко климатогенные смены выражены и хорошо прослеживаются в местах, где те или другие растительные сообщества находятся в условиях, крайних для их существования, где даже незначительное изменение комплекса климатических факторов (или даже одного ведущего) вызывает заметное изменение в направлении динамики растительного покрова.

Такие смены нами наблюдались на верхнем климатическом пределе древесной растительности восточного склона Полярного Урала (массив Рай-Из, гора Черная).

К истории вопроса изучения динамики верхней границы леса в горах Урала

Изучение динамики верхней границы леса в горах Урала и причин, вызывающих ее смещение, имеет свою историю. Не останавливаясь на этом подробно, следует отметить лишь тот интересный факт, что синжение верхней границы леса наблюдалось исследователями только в северной половине Уральского хребта, а по времени — до 30-х годов нынешнего столетия (Ковалевский, 1853; Сочава, 1930; Городков, 1926, 1935; Говорухин, 1929). Исследователи после 30-х годов, работавшие в южной и северной половине хребта, или не наблюдали опускания верхней границы леса, или даже отмечали поднятие ее в горы (Тихомиров, 1941; Говорухин, 1947; Горчаковский, 1954).

По вопросу о причинах смещения верхней границы леса в горах Урала у разных авторов нет единого мнения. Б. Н. Городков (1926, 1935), В. Б. Сочава (1930), В. С. Говорухин (1947), П. Л. Горчаковский (1954) опускание или поднятие верхней границы леса объясняли изменением климатических условий. В. Б. Сочава (1950) опускание верхней границы леса связывал с происходящими в настоящее время эпейрогеническими поднятиями северной части Урала.

Краткая характеристика верхней границы леса

Верхняя климатическая граница леса на восточном склоне Полярного Урала (массив Рай-Из, гора Чериая) представлена в основном лиственничными редколесьями, поднимающимися до высоты 200—370 м над уровнем моря. В одних местах граница леса вплотную подходит к хребту, в других — удалена от него до 4—5 км к востоку, проходя по пологим предгорным увалам (рис. 1).

Характерной особенностью верхней климатической границы леса в данном районе является то, что она состоит из отдельно расположенных или соединенных между собой островков и полос леса различной ширины. В противоположность этому на более южных вершинах Урала граница леса проходит по верхней кромке сплошного лесистого массива, обрывающегося на определенной высоте.

Островки и полосы лиственничного леса обычно вытянуты в направлении, перпендикулярном господствующему на данном склоне направлению ветра. Следует указать, что данная взаимосвязь между ориентировкой лесных островков и полос с направлением господствующего ветра прослеживается не всегда. В частности, на сильно продуваемых ветром склонах с резко выраженным перепадами высот лесные сообщества приурочены к наиболее защищенным от ветров местоположениям (ложбин-

кам, котловицам) и форма лесных островков в основном зависит от формы того или иного понижения.

На пологих и сглаженных склонах, где рельеф не влияет на расположение лесных сообществ, граница леса представлена в основном полосами леса различной протяженности, направление которых перпендикулярно направлению господствующего ветра. Ширина таких полос колеблется от 50 до 200 м и отделены они друг от друга безлесными пространствами шириной 50—150 м, которые представлены тундровыми и луговыми сообществами. Спускаясь вниз по склону от верхней полосы леса, мы

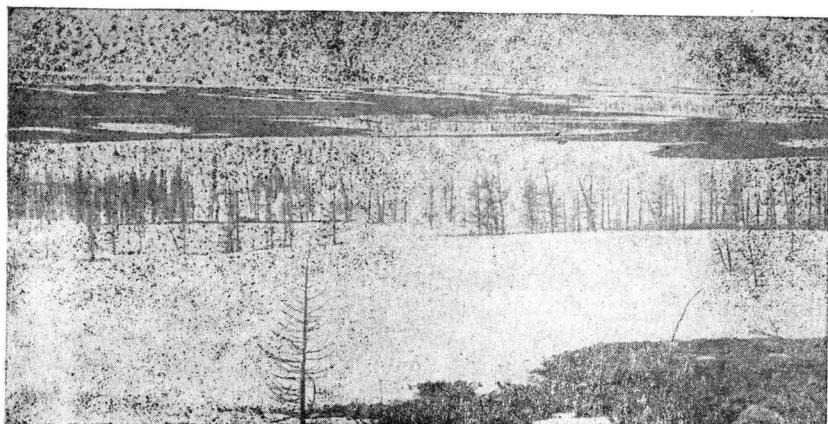


Рис. 1. Верхняя климатическая граница леса восточнее горы Черной.

поочередно будем пересекать то лесную полосу, то безлесную территорию. Всего на верхней границе леса можно встретить до 3—4 лесных полос. По мере удаления вниз по склону площади безлесных территорий сокращаются, а затем исчезают. Лиственничные же леса постепенно переходят в смешанные еловово-лиственнично-березовые.

Островной и полосной характер лесных сообществ, находящихся на верхней границе леса, обусловлен характером отложения здесь снежного покрова. В работах Л. Д. Долгушина (1940), А. О. Кеммерих (1957) и П. Л. Горчаковского (1959) была показана роль верхней границы леса и подгольцовских разреженных лесов в накоплении больших масс снега, который сдувается с гольцовского пояса. Если на более южных вершинах Уральского хребта мощность снежного покрова нарастает от верхней кромки леса вниз по склону и достигает максимальной величины на некотором удалении от верхней кромки леса, а затем постепенно уменьшается, то иную картину видим на восточном склоне Полярного Урала. Здесь сильными и постоянно дующими ветрами

снег сдувается с гораздо больших площадей гольцов и тундр, а поэтому самые верхние островки леса не способны удержать весь сдуваемый с гор снег и он откладывается на значительном протяжении и очень неравномерно. Максимальной мощности (более 2—3 м) снежный покров достигает с подветренных сторон островков и полос леса на некотором от них удалении, т. е. в местах, где нет леса (рис. 2). Под пологом лиственничных сообществ мощность снежного покрова меньшая и колеблется в пределах от 0,5 до 2—3 м.

Скопление больших масс снега с подветренных сторон лесных островков и полос приводит к тому, что стаивание его про-

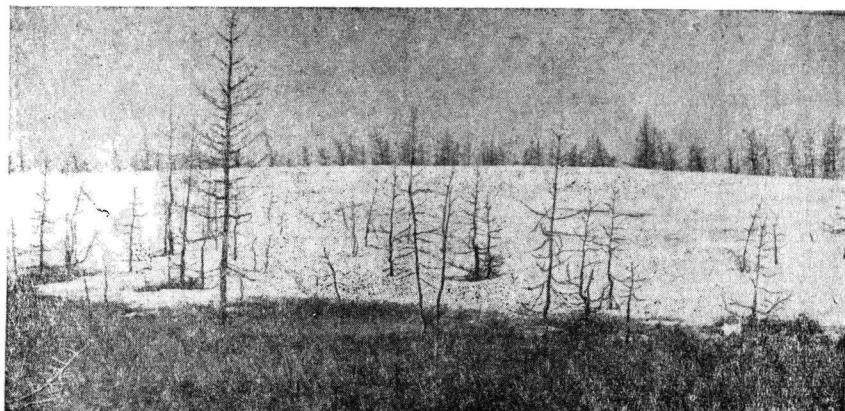


Рис. 2. Скопление больших масс снега с подветренной стороны лесной полосы исходит на 2—3 недели позже по сравнению с лесными участками со средней мощностью снега. Это настолько сильно сокращает и без того короткий вегетационный период в условиях севера, что всходы древесных пород, появившиеся в местах скопления больших масс снега, гибнут, так как молодые побеги к осени не успевают одревеснеть и вымерзают.

Таким образом, закономерное чередование лесных и безлесных участков при движении от верхней кромки леса вниз по склону обусловлено неравномерным отложением снега. В свою очередь, неравномерное распределение снега по площади обусловлено снегозадерживающей способностью древесной растительности. Лесные островки и полосы, способствуя отложению больших масс снега у своих подветренных сторон, являются причиной отсутствия леса на некотором протяжении ниже по склону, в местах наибольшей мощности снега.

Однако влияние разреженных лиственничных лесов на скорость ветра и отложение снега оказывается на небольшом про-

тяжении, и уже через 50—150 м от подветренной стороны лесной полосы мощность снега резко снижается и создаются благоприятные условия для произрастания там древесной растительности, т. е. ниже по склону располагается следующая лесная полоса.

С другой стороны, по повышенным и сильно ветроподуваемым местоположениям, где снег полностью сдувается или мощность его не превышает 0,5 м, лес также не растет. Причины этому, по-видимому, являются крайне жесткие ветровые условия и сильное промерзание почвы зимой. Но таких участков на границе леса сравнительно немного и приурочены они в основном к самой верхней кромке леса, а потому роль их в распределении лесных сообществ менее значительна.

Все сказанное выше позволяет сделать вывод, что снег играет очень большую роль в жизни лесных сообществ на верхней границе леса. В местах, где снега нет или его слишком много, создаются неблагоприятные условия для произрастания древесной растительности. Размах колебаний мощности снега, при котором возможно существование лесных сообществ, зависит, кроме того, и от характера увлажнения того или иного местоположения и связанного с ним теплового режима ночи. На более сухих и прогреваемых местах диапазон мощности снега, при котором возможно произрастание древесной растительности, увеличивается как за счет снижения минимальной мощности снега, так и за счет увеличения максимальной. Иными словами, лес на сухих и теплых местоположениях может произрастать при большей и меньшей мощности снега, чем на влажных и холодных.

По мере удаления от верхней кромки границы леса вниз по склону количество отлагаемого снега уменьшается, распределение его по площади становится более равномерным, в связи с чем сокращаются безлесные площади, т. е. отрицательное действие снега проявляется все меньше и меньше.

Динамика верхней климатической границы леса

В районе наших исследований очень часто встречаются остатки пней, стоящие и поваленные сухие деревья выше современного положения верхней границы леса (на расстоянии по склону до 500 м, что соответствует разнице в высотах до 75 м). Наличие большого количества остатков пней и сухих деревьев на единице площади в отдельных местах говорит о том, что здесь отмерли не отдельно стоящие деревья, а целые лесные островки или их опушки (рис. 3).

Большое количество остатков пней и сухих деревьев находится в островках и полосах леса во всей зоне отложения сдуваемого с гор снега, а не только на самой верхней кромке границы леса.

При этом обнаружилось, что полная гибель древостоя и подроста произошла в тех местах, которые по комплексу экологических условий являются крайними для произрастания лиственничных сообществ. Сюда относятся местообитания с незначительной и с очень большой мощностью снега, особенно с перевлажненными холодными почвами. В наиболее же оптимальных в данном районе местоположениях для произрастания лиственничных сообществ произошло лишь только незначительное изреживание древостоев (оптимальная мощность снега, теплые почвы). Отсюда видно, что степень изреживания древостоев увеличивается при ухудшении условий местопроизрастания.

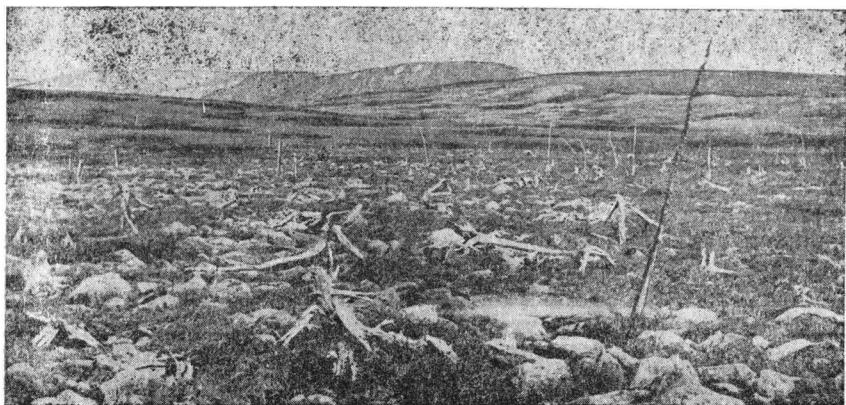


Рис. 3. Полностью усохший островок леса в понижении.

Таким образом, отмирание лиственницы на границе леса выразилось в изреживании древостоев, в сокращении ширины лесных островков и полос и в полном усыхании отдельных островков леса.

Все это говорит о том, что в недавнем прошлом граница леса поднималась выше в горы, но затем произошло ее опускание. При этом наибольшее опускание произошло на склонах, подверженных более сильным ветрам, т. е. где преобладают местоположения, наименее благоприятные для произрастания лиственничных сообществ. Здесь произошло полное усыхание всех верхних островков и полос леса. На некоторых же склонах опускание границы леса не наблюдалось, так как там преобладают местоположения, наиболее благоприятные для произрастания лиственницы. Это склоны, защищенные от действия сильных ветров, где скапливается меньшее количество снега и почвы имеют лучший температурный режим. На таких склонах произошло лишь изрежение древостоев различной интенсивности.

Наличие остатков стволов и корней лиственниц разной степени перегнивания вплоть до стоящих сухих стволов говорит о том, что отмирание деревьев на верхней границе леса происходило постепенно, в течение довольно продолжительного времени. Сопоставляя изменение ширины годичных колец сухих и ныне живущих старых деревьев лиственницы, мы смогли определить время усыхания того или иного сухого дерева. Оказалось, что усыхание деревьев происходило в течение почти всего XIX столетия, но особенно интенсивно в 1880—1910 гг. В настоящее



Рис. 4. Молодое поколение лиственницы, появившееся на ранее безлесном участке, где происходит отложение снега.

время оно прекратилось, а значит прекратилось и опускание верхней границы леса.

Наоборот, сейчас происходит поднятие границы леса в горы, причем очень интенсивное. Об этом говорит обильное возобновление лиственницы под пологом леса, по опушкам лесных полос и островков, а также выше верхних пределов леса (рис. 4). Наиболее обильное возобновление лиственницы отмечается в тех местах, где в прошлом наблюдалось интенсивное изреживание древостоев. В настоящее время происходит увеличение густоты лиственничных редколесий, сокращение ширины межполосных безлесных пространств, заселение лесом новых территорий.

Возраст молодого поколения лиственницы не превышает 40—45 лет, что говорит о том, что наступление леса на тундру

началось с 20-х годов нынешнего столетия. Сильно препятствуют возобновлению лиственицы густые заросли ерников из карликовой берески, а также недостаток семян в местах, находящихся выше границы леса, так как возможность поступления семян из ниже расположенных древостоев очень мала, поскольку ветры дуют постоянно в противоположном направлении.

Превращение кустовых форм лиственницы в стволовую; преобладание стволовой формы у вновь появляющегося подроста и самосева в тех условиях, где более старое поколение имело кустовую форму; улучшение состояния и прироста у перестойных и полуувалившихся деревьев, боковые ветви которых образуют стволовые побеги, — все это также говорит об улучшении состояния деревьев и поднятии границы леса вверх.

К настоящему времени лес еще не завоевал тех позиций, которые он имел в прошлом из-за плохой обеспеченности семенами вышерасположенных участков и непригодности для лесовозобновления тех мест, где после усыхания и вывала древостоев произошел полный смыв почвы. При этом следует иметь в виду небольшой период расселения и возобновления леса (40 лет).

Для выяснения причины смещения верхней климатической границы леса на восточном склоне Полярного Урала был сделан анализ хода годичного прироста по диаметру у деревьев лиственницы, произраставших на верхней границе леса. Изменение ширины годичных колец было изучено у 10 деревьев лиственницы. При этом оказалось, что ход изменения ширины годичных колец у лиственниц, имеющих различный возраст и собранных в различных условиях местообитания, происходит синхронно. На рис. 5 показан ход годичного прироста по диаметру у одной из моделей, имеющей наибольший возраст (310 лет), и изменение среднегодовой температуры воздуха по данным метеостанции в Салехарде, где наблюдения ведутся с 1882 г. Как видно из рисунка, существует довольно тесная взаимосвязь между шириной годичного слоя и среднегодовой температурой воздуха. Это дает основание сделать вывод, что прирост деревьев, произрастающих на верхнем пределе своего существования, обусловлен в основном изменением климатических условий, в частности изменением температуры воздуха. Поэтому, рассматривая изменение ширины годичных колец, судим по ним об изменении климатических условий в сторону потепления или похолодания.

На графике хорошо заметны изменения прироста, непродолжительные по времени, порядка 10—30 лет. Но эти непродолжительные изменения климатических условий не оказывают сколько-нибудь заметного влияния на динамику верхней границы леса, но, по-видимому, оказывают какое-то влияние на ход лесовозобновления и, как видно, на прирост деревьев.

На снижение или повышение верхней границы леса оказывают влияние изменения климата продолжительностью не менее 100 лет. Как видно из рис. 5, повышение прироста, начавшееся в 1720—1730-х годах, а следовательно, улучшение климатических условий продолжалось до 1820—1830-х годов, а затем сменилось резким снижением прироста деревьев до 1910—1920-х годов, т. е. ухудшением климатических условий. В начале 20-х годов нынешнего столетия произошло такое резкое увеличение прироста деревьев по диаметру, какого не наблюдалось за все 310 лет

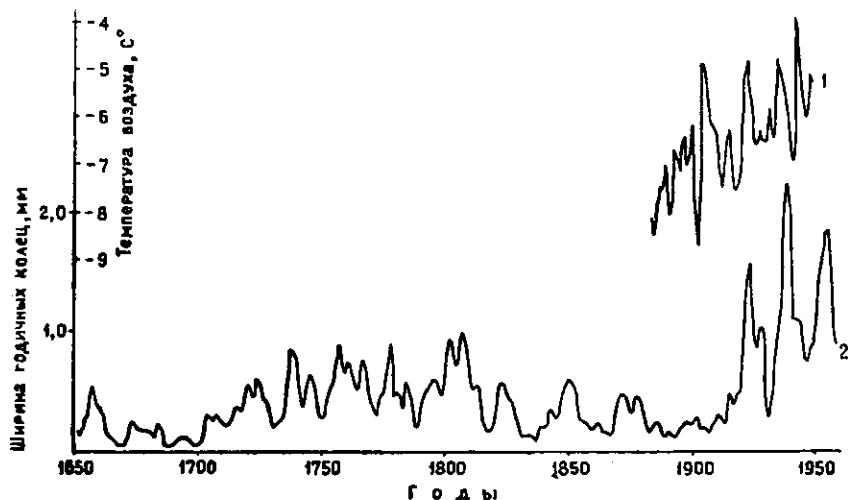


Рис. 5. Ход изменения ширины годичных колец лиственницы и среднегодовой температуры воздуха по данным метеостанции в Салехарде:
1 — трехлетняя скользящая среднегодовая температура воздуха; 2 — трехлетняя скользящая ширина годичных колец.

их жизни. Климатологи также утверждают, что потепление климата на севере, произшедшее за последние десятилетия, не имело себе равных за последние 500—600 лет (Петров, 1960). Гелиофизики также подтверждают факт, что «... между более высокими вековыми циклами XVIII и XX столетий располагался более низкий вековой цикл XIX века» солнечной активности (Эйгенсон, 1957, стр. 75).

Для выяснения динамики верхней границы леса большое значение имеет изучение возрастной структуры лиственничных древостоев. По возрасту деревьев можно судить о времени заселения участков тундры лесом или о времени появления того или иного поколения деревьев.

В данном районе не представляет большого труда отделить одно поколение лиственницы от другого по внешнему виду де-

ревьев. Это говорит о том, что возрастные поколения отделены друг от друга длительными промежутками времени, когда не происходил возобновительный процесс. Определение возраста большого количества модельных деревьев показало также, что для лиственничных древостоев характерна ступенчатая разнозрастность, т. е. появление и выживание подроста происходит не беспрерывно, а только в определенные промежутки времени. При этом обнаружилось, что появление отдельных поколений лиственницы происходило примерно в одно и то же время в насаждениях, находящихся в различных почвенно-грунтовых условиях. Из этого можно сделать вывод, что появление возрастных поколений лиственницы обусловлено климатическими условиями.

В лиственничных насаждениях на верхней границе леса выделены следующие возрастные поколения:

1. Перестойное, вываливающееся поколение, возраст которого колеблется от 270 до 330 лет. Оно появилось между 1630—1690 гг.
2. Средневозрастное поколение, возраст которого 120—180 лет, в настоящее время преобладающее на границе леса. Появление его приурочено к 1780—1840 гг.

3. Молодое поколение, возраст которого не превышает 40—45 лет. Начало его появления относится к 20-м годам нынешнего столетия и продолжается в настоящее время.

Сопоставление времени появления названных поколений лиственницы с изменением климатических условий показало, что образование возрастных поколений лиственницы приурочено к периодам потепления климата. В периоды похолодания процесс лесовозобновления почти прекращается. Особенно четко прослеживается связь между потеплениями климата и появлением средневозрастного и молодого поколений лиственницы. Средневозрастное поколение появилось в конце периода потепления климата, прошедшего в XVIII столетии. Молодое поколение лиственницы приурочено к потеплению климата, происходящему в настоящее время. Не совсем ясна связь между появлением перестойного поколения с потеплением климата, что, видимо, связано с недостаточной изученностью изменений климата в этот отдаленный промежуток времени. Следует лишь указать, что на появление возрастных поколений большое влияние оказывают последующие условия, которые могут полностью уничтожить появившийся подрост.

На верхней границе леса трехступенчатая возрастная структура прослеживается не везде. У многих насаждений отсутствуют одно или два указанных выше возрастных поколения. Это наблюдается там, где недавно произошло облесение ранее безлесных участков и успело образоваться только одно или два возрастных поколения, или же появлению того или иного поколе-

ния мешали какие-либо причины, в частности мощность снежного покрова.

Таким образом, периоды лесовозобновления и расселения леса выше верхней границы приурочены к периодам потепления климата. Такой период наблюдался в настоящее время, был во второй половине XVIII и начале XIX столетий и, по-видимому, в первой половине XVII. Периоды похолодания, наблюдавшиеся в течение XIX и, по-видимому, на стыке XVII и XVIII столетий, вызывали снижение верхней границы леса и резкое сокращение процессов лесовозобновления.

Данные наших исследований подтвердили высказывания тех исследователей, которые объясняли опускание или поднятие верхней границы леса изменением климатических условий то в сторону потепления, то в сторону похолодания.

В заключение можно попытаться объяснить противоречивые сведения, касающиеся вопросов динамики верхней границы леса в горах Урала и причин, ее вызывающих. Правы исследователи, которые отмечали опускание верхней границы леса до 30-х годов нынешнего столетия и поднятие ее после 30-х годов. Переход в динамике верхней границы произошел в 30-х годах, в связи с потеплением климата. Отсутствие опускания верхней границы леса в южной половине Уральского хребта объясняется тем, что здесь она не достигает своего климатического предела ввиду незначительного поднятия гор, и похолодание климата, происходившее в XIX столетии, сказалось только на снижении прироста и, возможно, на процессах лесовозобновления.

При похолодании климата такой интенсивности, какое наблюдалось в XIX столетии, можно предотвратить опускание верхней границы леса в северной части Уральского хребта путем снежных мелиораций. Для этого не следует допускать больших скоплений снега под пологом лесных насаждений, что можно достигнуть путем изреживания древостоев и задержанием снега выше верхней границы леса. Не лишено интереса изучение возможности более раннего сгона снега путем его зачернения. Там же, где снега мало и это отрицательно сказывается на состоянии древесной растительности, следует приводить работы по снегозадержанию.

На переувлажненных и холодных почвах большое значение будут иметь мероприятия, способствующие улучшению теплового режима почвы (уничтожение мохового покрова, пуск легких огневых палов, задернение поверхности почвы и т. д.).

ЛИТЕРАТУРА

Арефьева В. А. и Кеммерих А. О. О причинах повышения уровня грунтовых вод в бассейне р. Тобол. Изв. АН СССР, сер. геогр., № 5, 1951.

Галазий Г. И. Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. III (геоботан.), вып. 9, 1954.

- Глумов Г. А. Некоторые данные по типологии березовых колков лесостепи и степи Южного Зауралья. Материалы по классификации растительности Урала. Тезисы докладов, Свердловск, 1959.
- Глумов Г. А. Естественные леса южной части лесостепи Зауралья. Тр. Ин-та биологии Урал. фил АН СССР, вып. 19, 1960.
- Говорухин В. С. Растительность бассейна р. Ылыча (Северный Урал). Тр. о-ва изучения Урала, Сибири и Дальнего Востока, т. I, вып. I. М., 1929.
- Говорухин В. С. Динамика ландшафтов и климатические колебания на Крайнем Севере. Изв. Всесоюз. Геогр. о-ва, № 3, 1947.
- Городков Б. Н. Полярный Урал в верхнем течении р. Соби. Тр. Бот. музея АН СССР, т. XIX, 1926.
- Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1935.
- Горчаковский П. Л. Лесная растительность подгольцовского пояса Урала. Сб. трудов по лесному х-ву Урал. лесотехн. ин-та, вып. 2, Свердловск, 1954.
- Горчаковский П. Л. Закономерности снегонакопления в горах Северного Урала и водоохранная роль высокогорных лесов. Тр. Урал. лесотехн. ин-та, вып. 16, Свердловск, 1959.
- Долгушин Л. Д. Некоторые наблюдения над снежным покровом в северной части Среднего Урала зимой 1939 г. Проблемы физической географии, т. IX, Изд-во АН СССР, 1940.
- Кеммерих А. О. Важнейшие закономерности распределения снежного покрова на Приполярном Урале. Изв. АН СССР, сер. геогр., № 4, 1957.
- Климатологический справочник СССР. Вып. 17, ч. I. Л., Гидрометеоиздат, 1956.
- Ковалевский М. Географическое определение мест и магнитные наблюдения М. Ковалевского на Северном Урале. Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой, т. I, Спб., 1853.
- Петров Л. С. Структурные особенности колебаний климата Европейско-Азиатского сектора Арктики в последние десятилетия. Автореф. канд. дисс., Ленингр. гос. ун-т, 1960.
- Пьявченко Н. И. и Кощеев А. Л. Причины вымочек леса в Западной Сибири. Тр. Ин-та леса АН СССР, т. XXVI, М., Изд-во АН СССР, 1955.
- Скрыбин М. П. Вековые циклы природных условий и боровая лесная растительность лесостепи. Тр. Воронеж. гос. заповедника, вып. III. 1949.
- Скрыбин М. П. Лесохозяйственное значение вековых циклов природных условий для боров лесостепи. Науч. зап. Воронеж. лесотехн. ин-та, т. XVII, 1960.
- Смолоногов Е. П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках в сосновых лесах восточного склона Среднего Урала и Зауралья. Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 16, 1960.
- Сочава В. Б. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала. Тр. Бот. музея, т. XXII, Л., Изд-во АН СССР, 1930.
- Сочава В. Б. Новейшие вертикальные движения земной коры и растительный покров. Сб. МОИП «Землеведение», нов. сер., т. III (XLIII), М., 1950.
- Сукачев В. Н. Растительные сообщества. Изд. 4, доп., Л.—М., Изд-во «Книга», 1928.
- Тихомиров Б. А. К вопросу о динамике полярного и вертикального пределов лесов в Евразии. «Советская ботаника», № 5—6, 1941.
- Эйгенсон М. С. Очерки физико-географических проявлений солнечной активности. Изд-во Львов. ун-та, 1957.

Л. К. КАЗАНЦЕВА

МИКОТРОФНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ ҚОЛВО-ВИШЕРСКОГО ВОДОРАЗДЕЛА

На протяжении последнего столетия появилось много работ, связанных с изучением микотрофности древесных пород (Ахромейко, 1950, 1960; Зерова и Воробьев, 1952, 1955; Лобанов, 1949, 1953, 1955; Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Штеренберг, 1949, 1952 и др.).

Доказано положительное влияние микоризообразования на рост и развитие сеянцев древесных пород, в частности сосны и дуба (Бараней, 1939, 1940; Эглите, 1955; Рунов, 1955 и др.). Установлено, что древесные растения с хорошо сформировавшимися микоризами быстрее растут, лучше переносят недостаток влаги и другие неблагоприятные условия (Власов, 1955; Мишустин, 1949; 1955; Шемаханова, 1957, 1958; и др.).

Однако в разработке теоретических вопросов микотрофного питания растений наблюдается некоторое отставание, проявляющееся в том, что до сих пор не решен вопрос о сущности микотрофизма. Недостаточно изучено влияние экологических факторов на процесс микоризообразования. Особенно слабо исследован вопрос о географическом распространении микотрофных растений.

На Урале первое описание микотрофии было произведено Э.И. Адамовичем (1934), который исследовал микотрофность сосновых сеянцев в Зауралье. В работе Л. В. Крюгер (1959, 1960) описывается микориза травянистых растений естественных фитоценозов Центрального Предуралья. Некоторые данные о микоризе травянистых растений и немногих древесных и кустарниковых пород имеются в дипломных работах студентов Пермского университета, работавших в условиях южноуральской лесостепи.

В 1959-1960 гг. нами изучалась микотрофность некоторых деревьев и кустарников, характерных для северо-восточной тайги Пермской области. Ставились следующие задачи:

- а) выявить наличие микоризы у исследованных деревьев и кустарников;
- б) установить анатомо-морфологические особенности в строении микориз у различных деревьев и кустарников;

в) проследить изменчивость типа микоризы и степени ее развития в зависимости от экологических условий.

Материалом для микроскопического исследования послужили сборы, сделанные нами на постоянных пробных площадках, заложенных в окрестностях с. Верхний Вижай, расположенного в среднем течении р. Березовой, правого притока р. Колвы.

Краткое описание исследованного района

Колво-Вишерский водораздел занимает крайний северо-восток Пермской области. Поверхность водораздела — высокая равнина. Холмисто-увалистый район приурочен к бассейну р. Березовой. Климат Вишерского бассейна — умеренно-континентальный с относительно коротким летом (вегетационный период 3 месяца) и продолжительной холодной зимой с устойчивым снежным покровом. Преобладание западных и юго-западных ветров обуславливает повышенное увлажнение водораздела. Средне-годовое количество осадков — около 700 мм.

Материнскими почвообразующими породами в долине р. Колвы являются аллювии, а на прилегающем Колво-Березовском водоразделе — элювиальные и делювиальные глины и суглинки. Почвенный покров характеризуется однообразием. Основные наиболее распространенные почвы — подзолы, преимущественно мощные (с мощностью горизонта A_2 — 25 см, иногда до 30—40 см). Встречаются подзолы глеевые.

Основной тип растительности — среднетаежные темно-хвойные леса, преобладают смешанные пихтово-еловые древостоя с участием кедра, березы пушистой. Леса отличаются значительной захламленностью, много валежа, сгнивших пней, не редки заросли.

С целью изучения изменчивости типа микоризы и степени ее развития в зависимости от некоторых экологических факторов, в частности почвенных и лесорастительных условий, в окрестностях Вижая были заложены 4 стационарных участка в следующих типах леса: в ельнике папоротниковом, ельнике-долгоношнике, ельнике-зеленоношнике и ельнике осоково-сфагновом.

Методика работ

При сборе и обработке материала применялась следующая методика: в полевых условиях, на выбранных заранее пробных площадках производилось полное описание участков, затем брались экземпляры корней у изучаемых пород высотой 50—100 см, в возрасте 15—20 лет. Корни растений без предваритель-

ного промывания водой фиксировались 4% раствором формалина. В лабораторных условиях проводилось макроскопическое и микроскопическое исследование собранного материала. Для установления наличия типов микориз делались продольные и поперечные срезы бритвой от руки. Срезы окрашивались анилиновой синью в молочной кислоте по способу Л. И. Курсанова (1940). Затем промывались водой, выдерживались в молочной кислоте 15 мин, сюда промывались, помещались в глицерин. Приготовленные и окрашенные срезы тщательно изучались под микроскопом: производилось измерение, описание, зарисовка поперечных и продольных срезов корней, обращалось внимание на особенности анатомического строения корня, давалась, по возможности, полная характеристика гриба в корне.

Микотрофность изучалась у следующих деревьев и кустарников: ели сибирской (*Picea obovata* Ledb.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledb.), кедровой сосны (*Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr), березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.), жимолости голубой (*Lonicera caerulea* L.), малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.).

Анатомо-морфологические особенности микориз изученных растений

Во всех изученных нами подтипах леса хвойные древесные породы — ель, пихта и кедр являются растениями микотрофными с экто-эндотрофным типом микориз. Эти данные соответствуют и литературным сведениям (Лобанов, 1953; Иванова, 1958). Корневые микоризные окончания по наружному строению относятся к простым микоризам. Других видов микориз, описываемых Н. В. Лобаевым, нам наблюдать не приходилось.

Экто-эндотрофная микориза у изученных хвойных пород характеризуется ясно выраженным чехлом, который чаще имеет войлочное строение от 12,5 до 30 μ толщиной, часто с отходящими от его поверхности гифами. Сеть Гартига хорошо развита и захватывает 3—4 слоя клеток, иногда доходя до эндодермы. Непосредственно под чехлом хорошо различается слой деформированных клеток.

Тип микоризы и степень ее развития у хвойных пород (ели, пихты, кедра) во всех изученных нами лесорастительных условиях не имеют существенных отличий.

При изучении микотрофности лиственных древесных пород — березы и рябины — установлена микориза экто-эндотрофного типа. В отличие от рассмотренных выше хвойных пород, удалось наблюдать некоторые изменения в строении микоризы, связанные с условиями местообитания. В частности, у рябины обыкновенной на самом увлажненном участке (ельник осоково-сфаг-

новый) грибной чехол не развит, и микориза в таком случае может быть отнесена к эндотрофному типу, в то время как в условиях более благоприятного водно-воздушного режима (ельник папоротниковый, ельник-зеленомошник) наблюдался слабо развитый грибной чехол, толщиной 4—7 μ . Сеть Гартига выражена слабо и занимает один слой клеток.

Береза пушистая также микотрофна. Некоторая зависимость от условий местообитания в строении микоризы у березы проявляется в изменении степени развития грибного чехла. На корнях березы из ельника осоково-сфагнового грибной чехол развит слабо, толщина его 15—20 μ , сеть Гартига выражена слабо: в то же время в других условиях (ельник-зеленомошник, ельник папоротниковый) толщина грибного чехла увеличивается до 40 μ , сеть Гартига выражена хорошо и занимает всегда один слой клеток в отличие от строения микоризы у хвойных пород. Клетки коровой паренхимы более или менее вытянуты в радиальном направлении. Иногда гифы заходят в клетки, толщина гиф 2—6 μ .

Кроме хвойных и лиственных пород нами изучалась микотрофность у двух кустарников.

Жимолость голубая, по данным Шталя, микотрофна (Ячевский, 1933). По результатам наших исследований жимолость голубая или безмикоризна (ельник осоково-сфагновый), или имеет микоризу эндотрофного типа (ельник-долгомошник).

У малины обыкновенной, по данным Шталя и Шлихта, отмечена микориза эндотрофного типа. Нами, как и Н. В. Лобановым, у малины микориза не обнаружена.

В результате проведенного изучения микотрофности некоторых древесных и кустарниковых пород в различных лесорастительных условиях можно сделать следующие выводы:

1. У ели, пихты и кедра обнаружена хорошо развитая микориза экто-эндотрофного типа. Строение ее у всех перечисленных пород сходное. Разница в типе микоризы и степени ее развития у хвойных пород в зависимости от условий местообитания не установлеио.

2. У березы пушистой и рябины обыкновенной отмечено наличие микоризы экто-эндотрофного типа. Степень ее развития слабее, чем у выше указанных хвойных пород.

3. У рябины обыкновенной в зависимости от условий местообитания наблюдался переход от экто-эндотрофного типа к эндотрофному. У березы пушистой тип микоризы в зависимости от условий местообитания не изменяется, но отмечена разница в степени развития грибного чехла.

4. У жимолости голубой отмечена микориза эндотрофного типа в ельнике-долгомошнике; в осоково-сфагновом ельнике у жимолости микориза отсутствует. У малины обыкновенной микориза не найдена.

ЛИТЕРАТУРА

- Адамович Э. И. Влияние микоризы на рост сосновых культур. «Лесное х-во», № 1, 1934.
- Ахромейко А. И. Роль микоризы в жизни леса. «Лесное х-во», № 5, 1950.
- Ахромейко А. И. Новые данные о роли микоризы в питании древесных растений. «Лесное х-во», № 10, 1960.
- Бараней А. В. Влияние микоризы на рост и состояние дуба. «Лесное х-во», № 6, 1939.
- Бараней А. В. Опыты внесения микоризных грибов в почву. «Лесное х-во», № 10, 1940.
- Власов А. А. Значение микориз древесных пород. Тр. конфер. по микотрофии растений, М., 1955.
- Зерова М. Я. и Воробьев Д. В. Микориза и проблема лесоразведения в степи Украинской ССР. Тр. комплексной науч. экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения, т. 2, вып. 2, М., Изд-во АН СССР, 1952.
- Зерова М. Я. Микоризообразование у древесных пород в условиях Украинской ССР. Тр. конфер. по микотрофии растений. М., 1955.
- Иванова Р. Н. К вопросу о микоризе кедра сибирского. Изв. биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском ун-те, т. VII, вып. 1—4, 1958.
- Крюгер Л. В. Микориза травянистых растений естественных фитоценозов Центрального Предуралья. Автореф. дисс. на соискание уч. степени канд. биол. наук, Пермский гос. ун-т, 1959.
- Крюгер Л. В. Характеристика некоторых естественных фитоценозов Центрального Предуралья в связи с экологией микоризообразования у травянистых растений. Бот. ж., т. 10, 1960.
- Курсанов Л. И. Микология. М., Гос. учеб.-пед. изд-во Наркомпроса РСФСР, 1940.
- Лобанов Н. В. Микотрофный тип питания лесных деревьев. «Лесное х-во», № 1, 1949.
- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М., Гос. изд-во «Сов. наука», 1953.
- Лобанов Н. В. Экто-эндотрофная микориза как орган поглощения вещества растением. Тр. конфер. по микотрофии растений, М., 1955.
- Мишустина Е. Н. и Пушкинская О. И. Микориза древесных растений и ее значение при полезащитном лесонасаждении. «Микробиология», т. 18, № 5, 1949.
- Мишустина Е. Н. Микотрофия древесных пород и ее значение для лесоразведения. Тр. конфер. по микотрофии растений. М., 1955.
- Рейнер М. и Нелсон-Джонс В. Роль микориз в питании деревьев. М., Изд-во иностр. лит., 1949.
- Рунов Е. В. Опыт микоризации посевов дуба в сухой степи. Тр. конфер. по микотрофии растений. М., 1955.
- Шемаханова Н. М. Роль микоризообразующих грибов в питании древесных растений. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 1957.
- Шемаханова Н. М. К вопросу о сущности микотрофии древесных растений. Тр. ин-та микробиологии АН Латв. ССР, вып. 7, 1958.
- Штеренберг П. М. Микориза древесной растительности в степи. «Агробиология», № 6, 1949.
- Штеренберг П. М. Эндофитные корневые грибы и питание травянистых растений. «Агробиология», № 4, 1952.
- Эглите А. К. Опыт работ по микоризации сосны. Тр. конфер. по микотрофии растений, М., 1955.
- Ячевский А. А. Основы микологии. М.—Л., Гос. изд-во колхозной и совхозной литературы, 1933.

Ю. И. НОВОЖЕНОВ

ВОПРОСЫ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ У НАСЕКОМЫХ

Учение о популяции, возникшее в начале нашего столетия, быстро воспринимается естествоиспытателями и создает новые направления в биологии. Экологи переходят от изучения биоэкологии особи к изучению экологии популяций, систематики формулируют принципы новой систематики популяций (Huxley, 1940; Майр, Линсли, Юзингер, 1956), морфологи анализируют морфо-физиологические особенности популяций (Федотов, 1946, 1947; Шварц, 1959), генетики создают популяционную генетику (Четвериков, 1926, Fisher, 1930, Haldane, 1932; Wright, 1931, 1940).

Хотя некоторые исследователи (Ghilagov, 1956) считают, что термин популяция не получил до настоящего времени точного определения, однако большинство биологов вкладывают в него вполне определенный смысл, ибо экология животных сформировалась как наука, изучающая популяции и их приспособительные реакции на изменение среды. Популяцию принято рассматривать, как исторически сформировавшуюся на определенной территории группу совместно обитающих организмов одного вида, взаимоскреッシющихся (абсолютная ланмиксия) и характеризующихся рядом статистически различных с другими популяциями признаков, а также особым типом освоения пространства (топографическая и морфо-физиологическая структура популяций). К признакам популяции, являющимся следствием ее частичной изоляции, относят статистическую однородность генотипического состава популяции (Тимофеев-Ресовский, 1958), фенотипическое единство, возрастную и половую структуру популяций, характер динамики численности и однородность морфо-физиологических реакций организмов в данных условиях среды (Шварц, 1960).

При этом, несмотря на статистическую однородность, природные популяции всегда остаются в той или иной степени гетерогенными по генотипическому составу и ряду морфо-физиологических признаков, что является элементарной основой процесса микроэволюции.

Несколько хуже обстоят дела с практическим применением учения о популяциях в исследованиях и установлением границ

популяций в природе С. С. Шварц (1960) считает, что главным критерием в решении этого вопроса является основное свойство популяции — ее способность к длительному самовоспроизведению и самостоятельному существованию. В. Н. Беклемишев (1960), в свою очередь, делит популяции на независимые, полу-зависимые и наконец, зависимые, в которых собственный приплод не покрывает смертности.

М. С. Гиляровым предложена схема (Ghilarov, 1956), в которой популяция является видовым компонентом биоценоза, однако В. Н. Беклемишев (1959, 1960), вводит термин суперпопуляция, под которым понимает популяцию, непрерывно населяющую настолько большую территорию, что самые размеры этой территории препятствуют взаимодействию удаленных друг от друга ее частей. Еще более усложняется применение этого понятия к постоянно мигрирующим и свободно кочующим особям.

Таким образом, территориальные признаки популяций в настоящее время почти не имеют единых критериев. По-видимому, для возможности правильного установления границ популяций в природе необходимо, с одной стороны, дальнейшее развитие внутривидовой систематики, с другой — установление естественных ландшафтно-географических классификаций суши, классификационных принципов в биоценологии и других биохорологических дисциплинах.

Отдельные виды насекомых могут образовывать временные популяции, не способные к длительному самовоспроизведению и к самостоятельному развитию. К ним отчасти и будет приложима схема деления популяций на независимые и зависимые, а также на субпопуляции и микропопуляции, как это было предложено В. Н. Беклемишевым (1959) для паразитов и индикаторов.

В отличие от позвоночных для популяций некоторых видов насекомых, в связи с особенностями их биологии, приобретает большее значение помимо пространственной изоляции, временная изоляция. Различные сроки лета и спаривания у насекомых соседних территорий (например, у лиственничных мух на Южном и Среднем Урале) могут препятствовать скрещиванию особей этих районов и, таким образом, способствует образованию фенологических популяций. Возможно, кроме того, существование разных популяций одного вида на одной и той же территории. Например, наличие нескольких колен майского хруща в данном районе и различия в вылете взрослых особей (в одни годы происходит вылёт и скрещивание жуков одного колена, в другие — другого) создают изоляцию во времени.

Аналогичные случаи имеются и у других насекомых с многолетними генерациями, а также у насекомых с различными сроками диапаузы.

Определение границ популяций насекомых в природе имеет решающее значение в понимании механизма колебания численности. Если принять за правило, что первичное изменение численности того или иного вида первоначально ограничено пределами популяции, то, наблюдая в природных условиях за очагами массовых размножений насекомых, можно приблизительно установить и границы распространения их популяций. Однако колебания численности распространяются постепенно из популяции в популяцию по ареалу вида и охватывают подчас огромные территории (массовые вспышки размножения лесных вредителей). Причиной такого распространения движения колебаний численности, помимо соответствующих климатических условий, является нарушение биологического равновесия в популяциях, вызванное усилением миграции и скрещивания с особями соседней популяции, где численность резко повышенна. Понятно, что явление распространения, нарастания волны массового размножения вида проявляется более сильно между неизолированными, соседними популяциями, нежели среди разорванных географически и более автономных популяций вида.

Характер динамики численности является одним из основных признаков популяции, и основным теоретическим и практическим вопросом экологии. Что касается прикладной экологии, то она, по мнению Фридерикса (1932), в основном сводится к учению о динамике численности вредителей, к выяснению причин и следствий их периодической перенаселенности. Существует много различных суждений по вопросам причин колебаний численности у животных. Общим недостатком большинства гипотез является рассмотрение этого вопроса в отрыве от микроэволюционных процессов и эволюционного прогресса видов.

Еще А. Уоллес (1956) считал, что массовые размножения способствуют увеличению адаптаций вида, т. е. его изменчивости. С. С. Четвериков (1915) впервые указал на эволюционное значение колебаний численности или «волн жизни». В настоящее время популяционные волны рассматриваются как один из основных факторов микроэволюционного процесса (Elton, 1930, Четверников, 1926; Dobzhansky, 1951; Дубинин и Ромашов, 1932; Тимофеев-Ресовский, 1940, 1958), факторов, которые выводят мутации на эволюционную арену и чисто случайно способствуют быстрому умножению благоприятных комбинаций генов в популяциях.

Не исключена возможность, что эволюция некоторых видов пошла по пути закрепления в их наследственной основе способности к периодическим повышениям плодовитости и физиологической жизнедеятельности особей в популяции при более или менее оптимальных условиях. Д. М. Федотов (1947) впервые обратил внимание экологов и доказал своими работами, что колебания численности животных имеют физиологическую основу

в организме, так как насекомые в период пониженной численности находятся в депрессивном физиологическом состоянии, а в период массового размножения, наоборот, обладают повышенной жизнедеятельностью.

В противоположность некоторым исследователям Д. М. Федотов справедливо считает, что массовое размножение не является аномальным состоянием, а наоборот, благодаря ему вид завоевывает новые обширные области, вступает в новые биоценологические связи, что в итоге имеет важное положительное значение для его эволюции. По-видимому, не случайно среди массовых видов насекомых наиболее распространены биологические формы (Аллатов, 1926; Сатегон, 1916; Уваров, 1937). Отсутствие колебаний численности у реликтов и преобладание их у полиморфных групп животных (Кеплен, 1881; Кожанчиков, 1948) также отчасти подтверждает прогressiveное эволюционное значение популяционных волн. Ч. Дарвин (1939) в свое время также связывал степень приспособленности и изменчивости видов со степенью их обилия.

Выяснение причин колебаний численности и их периодичности породило большое количество противоречивых взглядов среди экологов. Основными положениями в учении о динамике численности, вокруг которых до настоящего времени продолжается борьба мнений, явились следующие. П. Фергульт (Verhulst 1838) и Р. Перль (Pearl, 1925, 1927) построили экспоненциальную и логистическую кривые роста населения и дали уравнения этих кривых. (С. А. Северцов, 1941, 1951) на основе этого предложил кривую смертности и ее уравнение.

Другим положением в экологии животных явилось учение Р. Чепмена (Chapman, 1927) о биотическом потенциале. В своей последующей работе автор (Chapman, 1955) дает развитие своих идей применительно к насекомым.

Гипотеза о том, что потенциальная возможность к естественным ритмическим колебаниям численности животных компонентов заложена в природе биоценозов, была теоретически обоснована в математических моделях В. Вольтерра (1928), А. Никольсона и В. Бэйли (Nicholson and Bailey, 1935) и экспериментально проверена Г. Ф. Гаузе (1934, 1935 а, б) в микрокосме. Перечисленные исследования составили теоретическую базу для определенной школы в экологии, которую можно назвать классической, имеющей многих последователей и не менее противников. Противники этой школы указывали на искусственный отрыв изучаемых процессов от внешних факторов, действующих на их течение, хотя Г. Ф. Гаузе в своих работах (Гаузе, 1935 а, б) подчеркивал, что исследованные периодические колебания численности хищников и жертв не являются свойством самого процесса взаимодействия между ними, а, по-видимому,

возникают в результате постоянных вмешательств извне в развитие этих взаимодействий.

В противоположность этому направлению появились теории, полностью отрицавшие биоценотические причины колебания численности и объяснявшие их лишь абиотическими факторами (Поляков и Шумаков, 1950; Кожанчиков, 1953; Иоганзен, 1959).

Идеи о ведущей роли абиотических факторов разделял и Ф. Боденгеймер (Bodenheimer, 1930, 1958). Наиболее четко вывод о том, что изменения климата являются главным контролирующим фактором колебаний численности, был сформулирован Б. П. Уваровым (Uvarov, 1931), который не отбрасывал, однако, и биоценотических факторов.

Большинство русских экологов склонялось к признанию некоторых положений классической школы, хотя они значительно перерабатывали и изменяли их в своих исследованиях, критикуя слабые стороны (Беклемишев, 1931, 1959; Кашкаров, 1933; Формозов, 1935; Северцов, 1941; Наумов, 1945; Ивлев, 1958).

В последнее время участились статьи, отрицающие универсальное значение многих положений классической школы в экологии. Рыжовский (Ryszkowski, 1956) подвергает критике теорию биотического потенциала Чепмена; Смит (Smith, 1952), Андреварта и Бирч (Andrewartha and Birch, 1945; Andrewartha, 1959) отвергают модели Вольтерро-Никольсона.

Перечисленными направлениями не ограничивается список исследований по вопросу о причинах и характере динамики численности животных. Существовало и существует много самых разнообразных гипотез и экспериментов, касающихся этого явления.

Хотя автор гипотезы влияния солнечных пятен на периодизм колебаний численности Элтон отказался от прежних взглядов (Elton, 1942), под влиянием данных Мак Люлича (McLulich, 1937) и своих собственных наблюдений, однако М. Г. Ханиславов (1958) до настоящего времени доказывает влияние солнечной радиации на численность лесных насекомых. При этом он относит всех вредных лесных насекомых к вторичным вредителям и считает, что они размножаются в массе лишь на ослабленной растительности. Состояние же растительности, в свою очередь, определяется солнечной активностью. Так, например, по Ханиславову (1958), за последнее столетие начало вспышек массового размножения непарного шелкопряда в Башкирии совпало с периодом спада или минимумом числа солнечных пятен с повторением через 11 лет. Такое толкование природных закономерностей, тем более без учета вековых колебаний климата, является упрощенным. Кроме того, подобные взгляды не объясняют колебаний численности у плотоядных и разноядных животных, так как в конечном итоге причиной колебаний численности, по этой гипотезе, является качество растительной пищи.

В настоящее время считается общепризнанным, что роль паразитов незначительна в нарастании численности вида и важна лишь в завершающей фазе массового размножения (Кожанчиков, 1959; Ильинский, 1938), однако паразитарная теория (Howard, Fiske, 1911; Escherich, 1914) все еще находит приверженцев (Теленга, 1953), доказывающих первенствующую роль паразитов в колебаниях численности хозяина. Чугуин (1950) полагает, что массовое размножение насекомых есть нормальное биологическое состояние вида в период, когда условия внешней среды складываются наиболее благоприятно для проявления его биологических свойств. Франц (Franz, 1949) пришел к странному выводу, что плотная популяция будет вырождаться вследствие узкородственного скрещивания, даже при наличии достаточного количества пищи, благоприятной погоды и отсутствия естественных врагов.

Однако абсолютное большинство биологов приходит к мнению о полифакториальности причин колебаний численности популяций (Иванов, и др., 1938; Пятницкий, 1951; Рубцов, 1953; Викторов, 1960; Bodenheimer, 1958; 10 Int. Congress of entomology 1956; 15 International Congress of zoology, 1959). Причем, одни из них придают доминирующую роль в регуляции внутренним особенностям сообщества, другие — абиотическим факторам среды.

Согласно мнению многих исследователей, смертность играет решающую роль в регуляции численности популяций, так как она больше подвержена резким колебаниям и в большей мере зависит от факторов окружающей среды (Вилли, 1959; Передельский, 1947; Burnett, 1960). Исходя из этого положения, вся дискуссия по вопросам характера динамики численности сосредоточилась вокруг зависимых и независимых от плотности факторов.

Вслед за Смитом (Smith, 1935) многие зоологи считают, что количество животных в природе регулируется зависящими от плотности популяций факторами, к которым обычно относят паразитов, хищников, болезни и внутривидовую конкуренцию (Allee a. al., 1949; De Bach and Smith, 1947; Odum, 1954; Solomon, 1949; 1959; Schwerdtfeger, 1956).

Некоторые авторы (Solomon, 1959; Voile, 1956) вводят под категорию зависимых от плотности факторов также пищевые запасы, каннибализм, вырождение, число убежищ, миграцию, стадность и пр. Майли (Milne, 1956) убежден, что существует только один полностью зависимый от плотности фактор — это конкуренция. Андреварта и Бирч полагают, что эффект действия всех факторов в той или иной мере зависит от плотности популяции (Andrewartha a. Birch, 1954; Andrewartha, 1959). Несколько иное мнение высказывают Никольсон (Nicholson, 1954), Швердтфегер (Schwerdtfeger, 1956), Викторов (1960), ко-

торые считают, что численность постоянно колеблется около некоторого среднего значения и выводится из этого относительного равновесия под действием абиотических факторов, после чего вступают в силу, зависящие от плотности «реактивные» факторы, которые действуют подобно регулирующему механизму в биоценозах.

Однако, несмотря в общем на правильный подход, все эти факторы рассматриваются с точки зрения их влияния на снижение численности популяции. Для покрытия же причин колебаний численности недостаточно изучение одной смертности, которая играет существенную роль лишь на нисходящей ветви логистической кривой колебания. Последователи Р. Чемпена, например, считают, что все виды стремятся к неограниченному увеличению численности и лишь «сопротивление среды» сдерживает их массовое размножение. Потенциальное увеличение численности в геометрической прогрессии подразумевается свойственным любому виду, отсюда и все внимание направлено на изучение факторов, ограничивающих нарастание численности.

В противоположность этому, рождаемость, которую можно определить как сумму плодовитостей особей данной популяции за единицу времени, должна играть ведущую роль, по сравнению со смертностью, в период нарастания численности. В популяциях рождаемость не остается постоянной и зависит от факторов внешней среды и физиологического состояния особей популяции. Экспериментально доказана, например, зависимость плодовитости от количества (Скобло, 1935; Bodenheimer, 1930; Hofman, 1933) и качества пищи (Данилевский, 1935; Кожанчиков, 1937; Вёгнер, 1927). Плодовитость меняется от термических колебаний и влажности (Кожанчиков, 1937; Birch, 1953), а также от плотности в экспериментальных популяциях (Crombie, 1943; Pearl, Minig, Parker, 1927).

Несомненно, что решающую роль в механизме колебаний численности животных играет соотношение рождаемости и смертности, которое изменяется в зависимости от условий существования популяции.

Наиболее сложным в динамике численности является вопрос соотношения постоянно меняющихся внешних факторов и разнородных биологических связей внутри биоценоза, стремящегося к относительному динамическому равновесию его компонентов. Мобильная система такого равновесия колеблется около некоторого среднего положения, изменяясь отчасти и постепенно, что приводит к эволюции биоценозов, направляемой естественным отбором (Сукачев, 1947; Тимофеев-Ресовский, 1959). У рыб открыты, кроме того, приспособления к саморегуляции численности и динамическому равновесию не только в биоценозах, но и в популяциях (Шефер, 1957; Никольский, 1960) за счет изменения воспроизводительной способности, плодовитости, темпа

роста, времени наступления половой зрелости, каннибализма, изменения амплитуды вариации признаков и свойств у особей и других особенностей биологии.

Таким образом, с одной стороны, существует постоянно меняющаяся внешняя среда, с другой стороны — сложная взаимосвязь организмов в природе — биоценозы, состоящие из отдельных наиболее прочных компонентов этой связи: хищник-жертва, паразит — хозяин, межвидовые отношения и т. п. Разнообразные внешние факторы постоянно осуществляют внешний толчок, обеспечивающий временное преимущество одного вида над другим, после чего вся система начинает изменяться. Наступающие с некоторым отставанием колебания численности биоценотически связанных видов возвращают колеблющуюся систему к некоторому исходному равновесию. Иногда воздействие абиотических факторов может носить косвенный характер (Рубцов, 1950; Уваров, 1931), однако стимулирующая роль их не вызывает сомнения.

Следовательно, механизм повторяющихся колебаний численности животных является довольно сложным и осуществляется лишь при взаимодействии абиотических факторов среды, биоценотических факторов и биологических особенностей организмов.

Основываясь на современных данных экологии и эволюционного учения, колебания численности следует считать вполне закономерным периодически совершающимся в природе процессом, имеющим положительное адаптивное значение для эволюционного прогресса вида. Нет основания утверждать, что эти колебания повторяются строго периодически, однако потенциальная возможность их возникновения заложена в биологии видов, в структуре живых сообществ и зависит от постоянно меняющихся факторов среды, действие которых преломляется через сложные взаимоотношения видов в биоценозах и особей в популяциях. Такие возможности к изменениям численности должны быть свойственны всем биологически стойким видам, однако с большей интенсивностью они проявляются у организмов наиболее прогрессивно развивающихся на данном этапе эволюции. Масштабы и частота их повторения зависят, в свою очередь, от особенностей биологии и экологии видов. У стенобионтов монофагов и большинства скрытноживущих видов, например у скрытностоловых вредителей леса, колебания численности слабы и распространяются на небольшие площади, наоборот у эврибионтов, полифагов и свободноживущих видов, например у хвое- и листвогрызущих насекомых, достигают иногда грандиозных размеров. Масштабы периодических популяционных волн во многом зависят также от структуры ареала вида и от распределения популяций в нем, на что было указано выше. Помимо этого, в настоящее время на дициамику и масштабы популяцион-

ных волн большое влияние оказывает хозяйственная деятельность человека, изменяющего естественные ландшафты, отсюда роль антропического фактора в природных явлениях колебаний численности животных становится возрастающей и сменяет действие всех других факторов.

ЛИТЕРАТУРА

- Аллатов В. В. Защита растений, № 3, 1926.
Беклемишев В. Н. Тр. ин-та защиты растений, т. 1, вып. 2, 1931.
Беклемишев В. Н. Зоол. ж., т. 38, вып. 8, 1959.
Беклемишев В. Н. Бюлл. МОИП, т. 55, вып. 2, 1960.
Викторов Г. А. Ж. общ. биол., т. 21, № 6, 1960.
Вилли К. Биология. Изд-во иностр. лит., М., 1959.
Вольтерра В. Успехи физ. наук № 1, 1928.
Гаузе Г. Ф. Зоол. ж., т. 12, вып. 1 и 2, 1934.
Гаузе Г. Ф. Зоол. ж., т. 13, вып. 1, 1935 а, б.
Данилевский А. С. Энтомол. обозр., т. 26, № 1—4, 1935.
Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.—Л..
Изд-во АН СССР, 1939.
Дубинин Н. П. и Ромашов Д. Д. Биол. ж., т. 1, вып. 5—6, 1932.
Иванов С. П., Левитт М. М., Емчук Е. М. Массовые размножения насекомых и теория градаций. Киев, Изд-во АН УССР, 1938.
Ивлев В. С. Бюлл. МОИП, т. 53, вып. 1, 1958.
Ильинский А. И. В защиту леса, № 5, 1938.
Иоганзен Б. Г. Общая экология. Томск, 1959.
Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество. М., Госмедиздат, 1933.
Кеппен Ф. П. Вредные насекомые. т. I, Спб., 1881.
Кожанчиков И. В. Зоол. ж., т. 16, вып. 4, 1937.
Кожанчиков И. В. Успехи современ. биол., т. 25, вып. 2, 1948.
Кожанчиков И. В. Зоол. ж., т. 32, вып. 2, 1953.
Кожанчиков И. В. Энтомол. обозр., т. 38, вып. 2, 1959.
Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Л. Методы и принципы зоологической систематики. М., Изд-во иностр. лит., 1956.
Наумов Н. П. Ж. общ. биол., т. 6, вып. 1, 1945.
Никольский Г. В. Ж. общ. биол. т. 21, вып. 4, 1960.
Передельский А. А. Биологические основы теории и практики борьбы с вредной черепашкой. Сб. «Вредная черепашка», т. 2, М.—Л., Изд-во АН СССР., 1947.
Поляков И. Я. и Шумаков Е. М. Тезисы второй экологической конференции, ч. 1, Киев, 1950.
Пятницкий Г. К. Тезисы второй экологической конференции, ч. 3, Киев, 1951.
Рубцов И. А. Тезисы второй экологической конференции, ч. 1, Киев, 1950.
Рубцов И. А. Зоол. ж., т. 32, вып. 3, 1953.
Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л., Изд-во АН СССР., 1941.
Северцов С. А. Проблемы экологии животных. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951.
Скобло И. С. Зоол. ж., т. 14, вып. 1, 1935.
Сукачев В. Н. Основы теории биоценологии. Юбилейный сб., посв. 30-летию Великой Октябрьской революции, ч. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1947.
Теленга Н. А. Зоол. ж., т. 32, вып. 1, 1953.
Тимофеев-Ресовский Н. В. Бот. ж., т. 43, вып. 3, 1958.

- Тимофеев-Ресовский Н. В. О принципах классификации биохорологических единиц. Материалы по классификации растительности Урала. Тезисы докладов. Свердловск, 1959.
- Уоллес А. Тропическая природа. М., Географгиз, 1956.
- Федотов Д. М. Докл. АН СССР, т. 58, № 7, 1946.
- Федотов Д. М. Состояние вредной черепашки в период депрессии численности. Сб. «Вредная черепашка», т. 2, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1947.
- Формозов А. Н. Колебания численности промысловых животных. М.—Л., КОИЗ, 1935.
- Фридерикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.—Л., Изд-во иностр. лит., 1932.
- Ханисламов М. Г. В кн. «Исследования очагов вредителей леса в Башкирии». Уфа, 1958.
- Четвериков С. С. Дневник зool. отд. императ. о-ва любит. естествознания, т. 3, № 6, 1915.
- Четвериков С. С. Ж. эксперим. биологии, т. 2, вып. 1, 1926.
- Чугунин Я. В. Тезисы второй экологической конференции, ч. 1, Киев, 1950.
- Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Тр. ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 11, 1959.
- Шварц С. С. Принципы и метод в современной экологии животных. Тр. ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 21, 1960.
- Шефер М. Б. Материалы международной конференции по охране запасов рыб. М., Изд-во ВНИРО, 1957.
- Allee W. C. et al. Principles of animal ecology. Philadelphia and London, 1949.
- Andrewartha H. G. Nature, vol. 183, No. 4655, 1959.
- Andrewartha H. G. a Birch Z. C. The distribution and abundance of animals. Chicago, 1954.
- Birch Z. C. Ecology, vol. 34, No. 4, 1953.
- Bodenheimer F. S. Ztschr. angew. entomol., 16, 1930.
- Bodenheimer F. S. Animal ecology to-day. Den-Haag, 1958.
- Börner K. Ztschr. angew. entomol., 13, 1927.
- Burnett T. Canadian J. of zool., vol. 38, No. 1, 1960.
- Cameron A. Bull. entomol-res. 7, 1916.
- Chapman R. Biotic potential environmental resistance and insect abundance. Intern. Congr. of Zool., 10, 1927.
- Chapman R. Canad. entomol., vol. 87, No. 4, 1955.
- Crombie A. C. Proc. Zool. Soc. London. Ser. A., No. 113, 1943.
- De Bach P. a. Smith H. S. Ecology, vol. 28, No. 3, 1947.
- Dobrzansky T. Genetics and the origin of species. New-York, 1951.
- Elton C. S. Voles, mice and lemmings. Problems in population dynamics. Oxford, 1942.
- Elton C. S. Animal ecology and evolution. Oxford University Press, London, 1930.
- Escherich K. Die Forstinsekten Mitteleuropes. Bd. 1, 1942.
- Fischer R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford, 1930.
- Franz J. Ztschr. angew. entomol., 31, 1949.
- Ghilarov M. S. Intern. congr. of entomol., 10. Montreal, 1956.
- Haldane J. B. S. The causes of evolution. London, 1932.
- Hofman G. Ztschr. angew. entomol. 20, 1933.
- Howard L. O. a. Fiske W. F. Bull. U—S. Bur. Entomol., 91, 1911.
- Huxley J. S. The New Systematics. Oxford University Press, London, 1940.
- International congress of entomology, 10. Montreal, 1956.
- International congress of zoology, 15. London, 1959.
- McLulich. University Toronto studies, biological ser. 43, 1937.
- Milne A. Intern. congr. of entomol., 10. Montreal, 1956.

- Nicholson A. J. a. Bailey V. A. Proc. zool. Soc., part. 3, London, 1935.
- Nicholson A. J. Austral. J. zool., vol. 2, No. 1, 1954.
- Odum E. P. Fundamentals of ecology. Philadelphia, London, 1954.
- Pearl R. T. The biology of population growth. New York, 1925.
- Pearl R. T. Quart. rev. biol., vol. 2, No. 4, 1927.
- Pearl R. T., Parker S. a. Miner J. R. Amer. natur. No 61, 1927.
- Ryszhowski L. Ekologia Polska. Ser. 13, t. 2, Zesz 2, 1956.
- Schwerdtfeger F. Intern. congress of entom., 10, Montreal, 1956.
- Smith H. S. J. econ. entom., vol. 28, No. 6, 1935.
- Smith H. S. Ecology, vol. 33, No. 4, 1952.
- Solomon M. E. J. anim. ecol., vol. 18, No. 1, 1949.
- Solomon M. E. Intern. congr. zool., 15, London, 1959.
- Timofejeff-Ressovsky N. W. In Huxley J. S. The new systematics. Oxford University Press, London, 1940.
- Uvarov B. P. Insect and climate. Trans. entom. soc. London, vol. 79, No. 1, 1931.
- Uvarov B. P. Intern. Locust confer., Ciro, 1937.
- Verhulst P. F. Corr. math. et phys., 10, 1838.
- Voute A. D. Intern. congr. of entom., 10, Montreal, 1956.
- Wright S. Genetics, No. 16, 1931.
- Wright S. In Huxley J. S. The new systematics. Oxford University Press London, 1940.

В. Н. БОЛЬШАКОВ

ОЦЕНКА РАЗЛИЧИЙ ПО ОКРАСКЕ ПОДВИДОВ РОДА *Clethrionomys* ОБЪЕКТИВНЫМ МЕТОДОМ

Для решения ряда общебиологических проблем, и прежде всего проблемы видообразования, особое значение имеет изучение географических форм существования вида — подвидов. Среди различных признаков (размеры тела, черепа, их пропорции, особенности строения зубной системы и т. д.) для видовой и подвидовой характеристики в качестве важного показателя используется окраска меха. Несмотря на определенный размах индивидуальной изменчивости, окраска является характерной для большинства подвидов и в сочетании с другими признаками может быть использована для подвидовой диагностики.

Однако существующие методы оценки окраски — простое описание или сравнение со шкалами цветов (например, А. С. Бондарцев, 1954) — в значительной степени субъективны и не позволяют оценить географическую изменчивость окраски и степень этой изменчивости у различных подвидов. В качестве примера можно привести описание окраски трех подвидов красно-серой полевки, сделанное С. И. Огневым (1950): 1. С. *rufocanus* *rufocanus* (европейский подвид): «окраска летнего меха спины у взрослых экземпляров довольно интенсивная, коричнево-бурая, с рыжеватым оттенком. 2. С. г. *irkutensis* (иркутский подвид): «окраска летнего меха спины обычно относительно насыщенная, коричневато-охристая, с сильной рыжеватой примесью». 3. С. г. *wosnessenskii* (камчатский подвид): «окраска летнего меха спины варьирует... попадаются экземпляры, у которых мех спины довольно интенсивный коричневато-рыжеватый».

Из приведенного отсписания видно, что, несмотря на улавливаемые различия в окраске, установить степень этих различий при продвижении с запада на восток невозможно. Таким образом, затрудняется правильная оценка реакций групп животных на различные условия существования. Применение объективных методов оценки окраски, позволяющих выразить степень различий в окраске близких групп, объективно сравнить данные описания окраски различных авторов, дает возможность решить некоторые вопросы в изучении индивидуальной и географической

изменчивости. Так как в настоящее время доказано, что видообразование имеет в основе географическую изменчивость организмов, познание ее закономерностей приобретает решающее значение. При широких акклиматизационных мероприятиях ряда ценных подвидов (белка-телеутка, баргузинский соболь и др.), проводимых в Советском Союзе, и для решения проблемы улучшения местных форм путем селекции, правильное понимание теоретических вопросов изменения окраски подвидов под влиянием различных условий существования приобретает большое значение для практики.

Для оценки различий по окраске подвидов рода *Clethrionomys* нами был использован универсальный фотометр ФМ, предназначенный для измерения оптической плотности прозрачных сред, коэффициентов яркости светорассеивающих образцов и других фотометрических работ. Для определения цветовой характеристики шкурки на участке 4 см² измерялась ее яркость через три фильтра: К-6 (синий), К-4 (зеленый) и К-2 (красный). Яркость исчислялась в процентах от яркости стандартной баритовой пластиинки через эти же фильтры.

Для цветовой характеристики шкурки брались 2 показателя: белизна и показатель оттенка. Белизна — это среднее значение коэффициентов отражения при работе с синим, зеленым, и красным светофильтрами. Показатель оттенка — это отношение коэффициента отражения шкурки в красном фильтре к белизне. Эта величина говорит о степени преобладания в окраске охристо-рыжих тонов. Совокупность белизны и показателя оттенка является достаточной для цветовой характеристики шкурки. Объективность полученных данных гарантируется точностью прибора и повторным колориметрированием отдельных шкурок.

Показатели, полученные при фотоколориметрировании, наются на график, где по оси ординат откладывается показатель оттенка, а по оси абсцисс — белизна. Многоугольник, описанный линиями, соединяющими крайние точки, дает наглядное представление о пределах вариирования окраски шкурок животных сравниваемых групп.

Описанная методика была разработана в лаборатории зоологии Института биологии УФАН и применена для оценки окраски шкурок двух подвидов узкочерепной полевки и их помесей (Шварц, Копеин и Покровский, 1960).

Нами была изучена окраска шкурок полевок рода *Clethrionomys* — сибирской красной (*Cl. rutilus* Pall.), европейской рыжей (*Cl. glareolus* Schreb.) и красно-серой (*Cl. rufocanus* Sund.). Из 20 подвидов, принимаемых в настоящее время на территории СССР (Виноградов и Громов, 1952), изучена окраска шкурок 12 подвидов (здесь и далее названия подвидов даются по С. И. Огневу, 1950): 1. *Cl. rutilus rossicus* Dukelsky (особы с Южного, Среднего и Северного Урала, *n* = 89). 2. *Cl. g. uralensis* Kol.

et Vinogr. (с п-ова Ямала, $n = 66$). 3. Cl. r. jacutensis Vinogr. (из окрестностей г. Якутска, $n = 10$). 4. Cl. r. amurensis Schrenk. (с о-ва Сахалина, $n = 12$). 5. Cl. r. jochelsoni J. Allen (с п-ова Камчатки, $n = 17$). 6. Cl. g. glareolus Schreb. (из Польши, $n = 10$). 7. Cl. g. suecicus Miller (из Архангельской, Ярославской областей, с Южного Среднего и Северного Урала, $n = 88$). 8. Cl. g. saianicus Thomas (из западных Саян, $n = 4$). 9. Cl. rufocanus rufocanus Sund. (со Среднего и Северного Урала, $n = 25$). 10. Cl. r. irkutensis Ogn. (из Забайкалья, $n = 11$). 11. Cl. r. smithi Thomas (с о-ва Сахалина, $n = 7$). 12. C. r. wosnessenskii Pol. (экземпляры с Камчатки, $n = 3$).

Основная часть материала собрана во время полевых работ. Изучена окраска шкурок полевок, полученных нами из Польской Академии наук от проф. К. Ковальского, из Якутии от доктора биологических наук В. А. Тавровского, из Красноярского края от Ф. Р. Штильмарка, из Иркутска от Н. В. Некипелова, с Камчатки от Е. М. Долгорукова, из Архангельской области от М. Я. Марвина, из Дарвинского заповедника от М. Л. Калецкой, с Сахалина от сотрудников комплексного научно-исследовательского института АН СССР, из Печоро-Илычского заповедника от В. С. Пояркова. Всем им мы приносим свою искреннюю благодарность.

Проведенное колориметрическое изучение окраски подвидов позволило установить размах ее варьирования. Коэффициент вариации белизны колеблется у подвидов красной полевки от 10 до 14%, рыжей от 7,1 до 11%, красно-серой от 8,4 до 15%, показатель оттенка от 2,9 до 4% у красной полевки, от 1 до 5,2% у рыжей и от 3,3 до 5,2% у красно-серой. Приведенные цифры показывают, что диапазон изменчивости показателя оттенка зачастую мешище изменчивости таких диагностических признаков, употребляемых при характеристике подвидов, как длина тела, хвоста, а диапазон изменчивости белизны лишь незначительно превышает их. Из сказанного следует, что окраска является вполне стабильным признаком и может быть использована для морфологической характеристики различных групп животных.

В настоящем сообщении мы не касаемся вопроса о реальности существования описанных подвидов р. *Clethrionomys*, для этого необходимо изучение и сравнение комплекса диагностических признаков, изучение распространения подвидов и т. д.

Однако изучение окраски, как важного диагностического признака, методом колориметрирования позволило объективно установить морфологическое сходство или различие между описанными подвидами, выявить ход географически последовательной изменчивости, что невозможно было сделать методами описания окраски форм. Проведенное колориметрирование окраски шкурок красной полевки показывает (рис. 1), что наиболее

темной окраской обладают экземпляры, относящиеся к европейскому подвиду (белизна $4,1 \pm 0,22$), амурскому подвиду (белизна $4,5 \pm 0,33$) и якутскому подвиду (белизна $5,1 \pm 0,27$). Экземпляры с п-овов Ямала (уральский подвид) и Камчатки (северо-восточный подвид) имеют более светлую окраску — белизна $7,2 \pm 0,14$ и $7,3 \pm 0,21$. Больше всего охристо-рыжих тонов наблюдается в окраске у якутских полевок (показатель оттенка $180 \pm 2,1$). На графике видно, что в окраске подвидов красной полевки

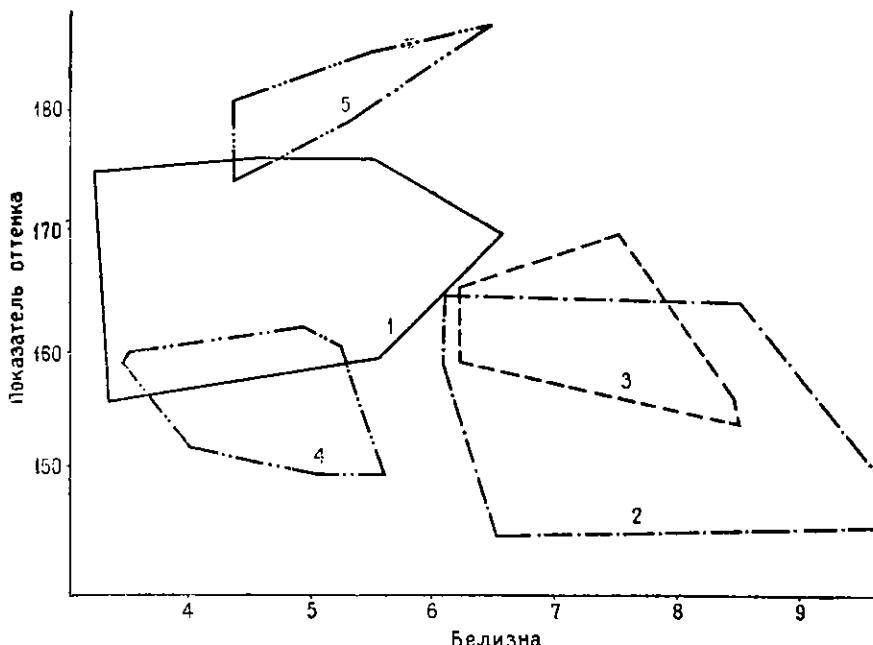


Рис. 1. Колориметрическая характеристика окраски подвидов *Clethrionomys rutilus*:

1 — Cl. r. rossicus; 2 — Cl. r. uralensis; 3 — Cl. r. amurensis; 4 — Cl. r. jochelsoni; 5 — Cl. r. jacutensis.

ки нет клинальной изменчивости при продвижении с запада на восток ни по белизне, ни по показателю оттенка, наоборот, некоторые восточные подвиды (якутский, амурский) по окраске ближе к европейскому подвиду, чем к северо-восточному. Иначе идет изменчивость у рыжей и красно-серой полевки. При рассмотрении окраски подвидов рыжей полевки (рис. 2) наблюдается выраженный клин в направлении с запада на восток. Полевки из Западной Европы характеризуются довольно светлой (белизна $4,7 \pm 0,21$) шкуркой с большим содержанием охристо-рыжих тонов (показатель оттенка $162,5 \pm 2,6$). Полевки, относящиеся к C. g. suecicus, имеют меньшие показатели белизы

($4,3 \pm 0,07$) и оттенка ($153 \pm 1,00$). Наиболее темной и тусклой окраской характеризуется сибирский подвид рыжей полевки *C. g. saianicus* (белизна $2,8 \pm 0,23$, показатель оттенка $139 \pm 2,1$). Необходимо отметить, что в общую цветовую характеристику *C. g. suecicus* включены серии полевок от южных до северных границ распространения подвида. Окраска полевок из южных частей ареала (Южный Урал) отличается от окраски полевок

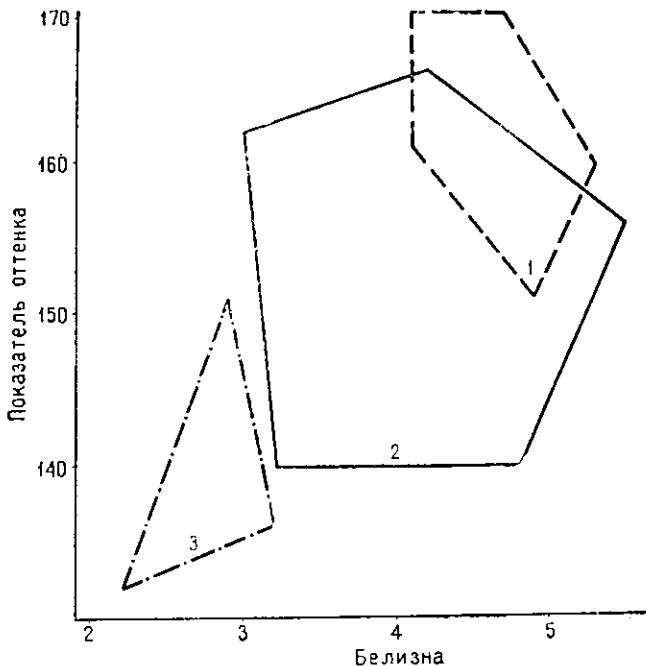


Рис. 2. Колориметрическая характеристика окраски подвидов *Clethrionomys glareolus*:
1 — *Clethrionomys glareolus*; 2 — *Clethrionomys glareolus* *suecicus*; 3 — *Clethrionomys glareolus* *saianicus*.

из Архангельской области и Приполярного Урала. Внутри подвида на уральском материале при продвижении с юга на север прослеживается постепенное усиление насыщенности окраски меха рыжими тонами (показатель оттенка полевок с Южного Урала $151 \pm 1,92$, полевок со Среднего Урала $153 \pm 1,58$, с Приполярного — $157 \pm 2,1$) и незначительное посветление окраски шкурок (белизна соответственно $4,2 \pm 0,08$; $4,3 \pm 0,16$; $4,6 \pm 0,17$).

Таким образом, наиболее близки по окраске к западноевропейским полевки из северных областей ареала *C. g. suecicus*.

Окраска подвидов красно-серой полевки выражается следующими данными:

C. r. rufocanus — белизна $4,5 \pm 0,22$, показатель оттенка $159 \pm 1,61$;

C. r. irkutensis — белизна $4,7 \pm 0,18$, показатель оттенка $165 \pm 2,04$;

C. r. smithi — белизна $5,2 - 0,39$, показатель оттенка $162,5 \pm 4,1$;

C. r. wosnessenskii — белизна $5,5 \pm 0,22$, показатель оттенка $142 \pm 0,8$.

Из приведенных цифр видно, что у красно-серой полевки, как и у рыжей полевки, по мере продвижения на восток наблюдает-

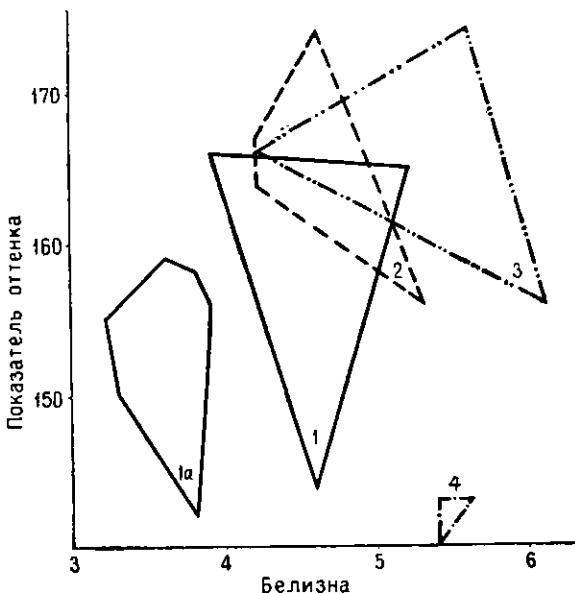


Рис. 3. Колориметрическая характеристика окраски подвидов *Clethrionomys rufocanus*:
1 — *Ci. ruf. rufocanus*; 2 — *Ci. ruf. irkutensis*; 3 — *Ci. ruf. smithi*;
4 — *Ci. ruf. wosnessenskii*.

ся клинальная изменчивость белизны, однако изменение идет в противоположном направлении — белизна увеличивается. С запада на восток изменяется и значение показателей оттенка, причем клинальная изменчивость в данном случае отсутствует (рис. 3).

Таким образом, метод объективной оценки окраски позволяет установить, что географическая изменчивость окраски у трех близких видов идет по-разному, причем рыжая и красно-серая полевки по характеру изменчивости (клип по белизне), по-видимому, ближе стоят друг к другу, чем к красной полевке.

Необходимо отметить, что при колориметрировании обнаруживаются ошибки в описании окраски подвидов. Ряд иностран-

ных авторов (Hinton, 1926; G. Allen, 1940) не могли заметить различий между европейскими красно-серыми полевками, с одной стороны, и сибирско-манчжурскими — с другой. Из приведенных выше данных по белизне и показателям оттенка европейского и сибирского подвидов видно, что различия между ними довольно существенны.

С. И. Огнев был прав, утверждая, что сибирско-манчжурские полевки отличаются от номинальной европейской расы менее заметной рыжевато-окристой окраской основного фона спины. Однако при правильной оценке общего направления изменения окраски им была допущена ошибка в сравнительной характеристике окраски двух подвидов, что хорошо выявляется при колориметрировании. По С. И. Огневу, у экземпляров *Cl. ruf. smithi* расцветка спины несколько темнее, чем у *Cl. ruf. irkutensis*. Оценка окраски обычным методом показывает, что особи *Cl. ruf. smithi* несколько светлее особей *Cl. ruf. irkutensis* (белизна $5,2 \pm 0,39$ и $4,7 \pm 0,18$), но имеют меньший показатель оттенка ($162,5 \pm 4,1$ и $165 \pm 2,04$). Правильная оценка окраски в данном случае позволяет уловить определенную закономерность в ее изменении, которая, без сомнения, не была бы выявлена при сравнении подвидов красно-серой полевки по описанию.

Неверно также утверждение С. И. Огнева, что «спинной летний мех у *Cl. rutilus uralensis* по сравнению с таковым *Cl. rutilus rossicus* кажется более насыщенным и ярким». На графике (см. рис. 1) видно, что окраска меха уральского подвида светлее окраски европейского, но по показателю оттенка уступает последнему.

При объективном методе оценки окраски становится возможным в районах, отличающихся по условиям существования от других частей ареала, выделить и четко охарактеризовать группы с отличающейся от типичного подвида окраской. Среди уральских красно-серых полевок при колориметрировании удалось установить, что красно-серые полевки с Южного Урала, отловленные на горе Кукшук и отрогах хребта Зигальга, по окраске существенно отличаются от среднеуральских и североуральских полевок. Группа южноуральских полевок характеризуется темной окраской шкурки и сравнительно невысоким показателем оттенка (белизна $3,6 \pm 0,08$, показатель оттенка $151 \pm 1,63$). Между этой группой и среднеуральскими экземплярами *Cl. ruf. rufocanus* имеется хиатус по окраске. Возможно, что южноуральская группа красно-серых полевок в дальнейшем, при более детальном изучении, может быть выделена в самостоятельный подвид.

В районах, где сходятся ареалы различных подвидов, при объективном методе оценки серии особей могут быть правильно отнесены к тому или иному подвиду. Так, серия красных полевок

из Тушвожа (район, непосредственно примыкающий к Полярному Уралу) по географическому положению должна была быть отнесена к *Cl. rutilus uralensis*. Однако колориметрирование показало, что тушвожские особи и по белизне ($5,0 \pm 0,1$) и по показателю оттенка ($170,0 \pm 1,16$) не отличаются от особей со Среднего и Северного Урала и, иесомиенно, должны быть отнесены к *Cl. rutilus rossicus*. Напротив, полевки с р. Полуй, отловленные на расстоянии лишь нескольких десятков километров от Тушвожа, по окраске сходны с полевками с Ямала и относятся к *Cl. rutilus uralensis*. Таким образом, граница между двумя подвидами здесь может быть проведена вполне определенно.

Итоги

1. Применение объективного метода оценки окраски шкурок имеет ряд существенных преимуществ по сравнению с простым субъективным описанием окраски и применением для описания шкал цветов. Объективный метод дает возможность сравнить данные разных авторов, точно оценить размах индивидуальной изменчивости отдельных популяций, проследить географическую изменчивость различных видов, степень различия и переходы между подвидами. Метод колориметрической оценки позволяет объективно показать, за счет каких показателей (белизны или показателя оттенка) происходит изменение общего фона окраски. При применении объективного метода изучения окраски становится возможным оценить соотношение прерывистой и непрерывной изменчивости в общем аспекте географической изменчивости видов.

2. Проведенная при помощи этого метода оценка различий окраски подвидов рода *Clethrionomys* (сибирской красной, европейской рыжей и красно-серой полевок) показала, что индивидуальная изменчивость окраски не превышает изменчивости других признаков, употребляемых при диагностике подвидов (длины тела, хвоста и т. д.). Все исследованные подвиды (12 из 20 принимаемых в настоящее время для территории СССР) имеют определенные отличия в окраске один от другого, хотя у некоторых подвидов (*Cl. ruf. jochelsoni*, *Cl. ruf. irkutensis*, *Cl. ruf. smithi*) эти отличия выражены менее четко.

Показано, что у близких видов географическая изменчивость окраски имеет различный характер. У красной полевки клинальная изменчивость окраски подвидов отсутствует. У рыжей полевки наблюдается постепенное потемнение окраски и уменьшение количества охристо-рыжих тонов в направлении с запада на восток; клинальность выражена как в изменчивости белизны, так и в изменчивости показателей оттенка. У красно-серой полевки с запада на восток наблюдается посветление окраски (выражена клинальность изменчивости белизны) и изменение показателей оттенка (клинальность отсутствует).

3. Внутри отдельных подвидов (например, *Cl. glareolus suecicus*) наблюдается при продвижении с юга на север посветление окраски шкурок с одновременным увеличением оттенка, благодаря чему крайние особи этого подвида становятся по окраске не отличимы от особей другого подвида (*Cl. gl. glareolus*).

4. Методом колориметрической оценки окраски выделена группа особей красно-серых полевок с Южного Урала, отличающаяся по окраске от красно-серых полевок со Среднего и Северного Урала.

5. С помощью объективного метода красные полевки, отловленные на близкорасположенных территориях (Тушвож и р. Пойлуй), отнесены по окраске к различным подвидам (европейскому и уральскому), что говорит о возможности точного определения границ распространения подвидов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондарцев А. С. Шкала цветов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.
Виноградов Б. С. и Громов И. М. Грызуны фауны СССР. М.—Л.,
Изд-во АН СССР, 1952.
Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран, т. VII, М.—Л., Изд-во
АН СССР, 1950.
Шварц С. С., Копеин К. И. и Покровский А. В. Сравни-
тельное изучение некоторых биологических особенностей полевок
(*Microtus gregalis gregalis* Pall., *M. g. major* Ogn.) и их помесей. Зоол.
ж., т. XXXIX, вып. 6, 1960.
Allen G. M. The Mammals of China and Mongolia. Natur. History of Cen-
tr. Asia. Vol. XI, 1940.
Hinton M. A. Monograph of the voles and lemmings, I, London, 1926.
-

B. E. БЕРЕГОВОЙ

МАТЕРИАЛЫ К ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ РОДА *Motacilla L.*

Настоящая работа имеет целью сравнение двух популяций разных видов рода *Motacilla L.* и оценку изменчивости в пределах популяций.

На материале, собранном по четырем видам трясогузок из под Свердловска (57° с. ш.) и Салехарда (Северный Полярный круг), изучалась внутрипопуляционная и географическая изменчивость комплекса интерьерных и экстерьерных признаков (длина крыла, хвоста, цевки, когтя первого пальца, клюва, вес тела, сердца, печени, почки, длина кишечника от желудка до ануса). Всего было обследовано 156 экземпляров белой трясогузки, 171 — желтой, 53 — желтоголовой и 7 — горной. Изменчивость вышеупомянутых признаков изучалась в пределах популяций. Выяснилось, что изменчивость интерьерных признаков выражается величинами, соизмеримыми с таковыми изменчивости экстерьерных признаков, используемых в систематике (табл. 1).

Таблица I
Коэффициенты вариации для некоторых экстерьерных и интерьерных признаков

Вид	Длина						Вес						Относительный вес печени
	Крыло		Клюв		Коготь		Тело		Сердце		Печень		
	минимальная	максимальная											
<i>M. alba</i> . .	2,0	7,8	4,8	11,0	3,8	14,0	3,6	7,9	9,7	13,5	18,3	18,8	16,4
	—	—	5,0	6,0	—	9,1	4,3	6,3	6,6	10,0	—	5,3	12,8
<i>M. flava</i> . .	2,3	3,1	5,5	6,0	9,2	10,4	5,3	7,2	11,1	12,0	10,7	18,4	13,8
	1,2	3,2	4,3	6,9	11,0	21,0	6,0	7,5	3,7	13,6	1,4	17,0	9,5
<i>M. citreola</i>	1,0	2,4	3,0	5,4	12,0	18,0	5,3	6,2	4,3	12,5	2,0	14,2	10,6
	1,7	3,0	4,2	6,9	10,0	12,9	4,3	6,5	1,3	7,4	7,3	10,8	5,0
													9,0

Цифры, приводимые в таблице, показывают, что коэффициенты вариаций обеих групп признаков составляют величины

одного порядка и не выходят за пределы 1—21%. Даже такой зависящий от конкретных условий питания признак, как вес печени, варьирует в относительно небольших пределах. Р. Уильямс (1960) пишет: «Размеры (масса) печени могут различаться в 4 раза (ср. 5-кратные различия) в весе печени, наблюдавшиеся у кроликов». Наши данные показывают, что установленный факт широкого варьирования анатомических признаков животных одного вида не может быть распространен на популяции диких животных, развивающихся в условиях жесткого естественного отбора. Установленная нами изменчивость интерьерных и экстерьерных признаков согласуется с данными С. С. Шварца (1949, 1956, 1960) и создает предпосылки для проведения межпопуляционных и межвидовых сравнений по интерьерным признакам. Сравнение полов подтверждает наличие полового диморфизма. Самцы (молодые и взрослые) каждого из четырех видов больше самок.

Для сравнения возрастов мы располагаем достаточным материалом только по Северу. Молодые трясогузки в период отлета отличаются от взрослых меньшей длиной клюва и цевки, меньшим весом сердца и большим весом печени (юношеский признак). При достаточности материала различия достоверны. Молодые трясогузки приобретают конституцию взрослой особи на зимовке.

Для установления достоверных различий между популяциями Севера и Юга у нас есть необходимый материал по желтой и желтоголовой трясогузке. Эти два вида представлены на Крайнем Севере популяциями, состоящими из более крупных особей. Конкретное проявление этой разницы у обоих видов различно (табл. 2). Самая большая разница в величине между сравниваемыми популяциями у желтоголовой трясогузки, различие достоверно для веса тела и абсолютных весов внутренних органов, длины крыла, хвоста и цевки.

Для желтой трясогузки различие между сравниваемыми популяциями не достоверно для среднего веса тела и достоверно для абсолютных весов внутренних органов; по экстерьерным признакам разницы нет. Относительные веса внутренних органов не отличаются. У белой трясогузки, несмотря на недостаточное количество материала, средние веса тела и внутренних органов больше у экземпляров с Севера.

Анализ полученных данных позволяет сделать следующие выводы:

1. Изменчивость интерьерных признаков соизмерима с изменчивостью экстерьерных (систематических), следовательно, интерьерные признаки могут быть использованы для меж- и внутрипопуляционных сравнений.

2. Желтоголовые трясогузки на Севере представлены популяциями, состоящими из более крупных особей.

Таблица 2

Сравнение трясогузок из-под Свердловска и Салехарда по комплексу интерьерных и экстерьерных признаков.
Вес в граммах, длина в миллиметрах

Наименование признака	Motacilla flava, ad				Motacilla citreola ad			
	самцы		самки		самцы		самки	
	■ Свердловск Салехард	P	■ Свердловск Салехард	P	■ Свердловск Салехард	P	■ Свердловск Салехард	P
Вес тела	17,16, 73±0,2 61 17,71±0,17	0,5>P> >0,4	11,15, 48±1,10 56 16,90±0,14	P=0,2	13,16, 36±0,24 17 20,82±0,32	P<0,01	13,15, 4±0,32 10 18,08±0,24	P<0,01
Вес сердца	13,0, 25±0,01 42 0,27±0,01	P<0,01	9,0, 22±0,01 43 0,24±0,01	0,1>P> >0,5	11,0, 23±0,003 16 0,32±0,01	P<0,01	8,0, 21±0,01 8 0,27±0,01	P<0,01
Вес печени	12,0, 65±0,02 36 0,76±0,02	P<0,01	10,0, 70±0,003 44 0,82±0,02	P<0,01	12,0, 63±0,02 16 0,99±0,005	P<0,01	7,0, 65±0,02 7 0,92±0,04	P<0,01
Вес почек	9,0, 11±0,003 35 0,15±0,003	0,4>P> >0,3	7,0, 11±0,01 36 0,14±0,001	P<0,01	10,0, 13±0,01 15 0,16±0,002	P<0,01	8,0, 13±0,01 6 0,17±0,01	P<0,01
Длина клюва	17 12±0,16 26 12±0,14	P=1	11 12,0±0,5 38 12,0±0,08	P=1	11 12,8±0,21 6 12,8±0,16	P=1	10 12,1±0,26 10 12,1±0,31	P=0,7
Длина крыла	13 81±0,50 14 81±0,77	P=1	6 78,5±0,37 27 77,6±0,48	0,9>P> >0,8	11 80,4±0,6 5 84,8±0,41	P<0,01	12,75, 3±0,37 9 79,3±0,83	0,05>P> >0,02

Длина хвоста . . .	17 23	72±0,13 71±0,86	P>0,9	10 38	68±1,14 67,2±0,35	0,8<P< <0,9	12 5	69,9±0,73 77,3±0,55	0,1>P> >0,5	11 65,2±0,53 7 74,2±1,48	0,3>P> >0,2
Длина цевки . . .	17 27	23,5±0,23 23,5±0,13	P=1	11 39	22,0±0,21 23,1±0,13	P=0,1	13 6	23,6±0,18 25,9±0,2	P<0,1	13 23,2±0,06 10 24,2±0,21	P=0,05
Длина когтя . . .	17 27	9,6±0,20 9,9±0,19	0,8>P> >0,7	11 39	9±0,58 10,2±0,18	0,7>P> >0,6	13 6	10,1±1,1 9,7±0,73	P=0,9	12 11,2±0,31 10 11,2±0,46	P=1
Относительный вес сердца	13 43	14,5±0,43 15,4±0,29	P=0,7	8 43	13,9±0,57 14,2±0,23	P>0,9	11 16	14,1±0,28 14,1±0,48	P=1	8 14,2±0,7 8 14,6±0,28	0,9>P> >0,8
Относительный вес печени	12 37	36,5±1,65 43,5±0,99	P=0,7	9 44	44,8±1,42 48,8±0,96	0,5>P> >0,4	12 15	39,0±1,19 47,3±0,25	0,8>P> >0,7	7 42,0±1,5 7 50,2±2,7	P=0,7
Относительный вес почек	10 35	6,6±1,3 8,5±1,8	P>0,9	6 37	7,4±3,9 8,5±0,2	0,6>P> >0,5	10 15	7,1±0,52 7,0±0,35	P=0,8	8 8,6±0,52 6 9,4±0,27	P=0,6
Длина кишечника	7 32	154±2,6 158±2	P>0,9	8 43	151±4,6 162±2,3	P>0,9	10 14	154±4,95 171±4,50	1>P>0,9	8 158±4,1 8 153±1,15	0,8>P> >0,7
Относительная длина кишечника	7 33	62±2,4 62±0,96	P=1	7 43	64±1,50 64±1,55	P=1	10 14	61±0,56 62±1,60	P=0,8	8 64±0,95 8 58,5±1,15	P=0,6

P — Сравнение двух средних по Фишеру (1958 г.).

Северные популяции, желтой и желтоголовой трясогузки отличаются от южных большим абсолютным весом сердца, печени и почек.

3. Имеются различия в характере изменчивости сравниваемых видов трясогузок. Это проявляется как при анализе признаков, определяемых естественным отбором, так и таких, развитие которых находится под непосредственным контролем среды. Этот вывод хорошо согласуется с установленной нами соизмеримостью изменчивости обеих групп признаков.

ЛИТЕРАТУРА

- Уильямс Р. Биохимическая индивидуальность. М., 1960.
Шварц С. С. Новые данные по относительному весу сердца и печени птиц. Зоол. ж., т. XXVIII, вып. 4, 1949.
Шварц С. С. К вопросу о развитии интерьера признаков у позвоночных животных. Зоол. ж., т. XXXV, вып. 6, 1956.
Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьера показателей особенностей наземных позвоночных. Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 14, 1960.
-

Н. А. ОВЧИННИКОВА

ИЗМЕНЕНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ВЕСА НАДПОЧЕЧНИКОВ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Деятельность надпочечников, протекающая под контролем нервной системы, играет большую роль в поддержании нормального прохождения тех реакций, которые обеспечивают приспособление животных к изменению внешних условий (Смирнов и Шварц, 1957; Шварц, 1957, 1959 а, 1959 б).

Сотрудниками нашей лаборатории на разнообразном материале установлена сезонная и возрастная изменчивость относительного веса надпочечников. Были отмечены два этапа, которые являются переломными в жизни популяции: переход к зимнему состоянию (осенне-зимний период) и наступление размножения (весенний период). В эти периоды наблюдается увеличение относительного веса надпочечников.

Показана зависимость относительного веса надпочечников от возраста. У животных старшего возраста относительный вес надпочечников больше и сохраняется в течение длительного периода. Их приспособление к изменяющимся условиям существования требует более значительных изменений активности эндокринных желез (Смирнов и Шварц, 1959).

Холод оказывает на взрослых животных большее влияние, чем на молодых. Это свидетельствует о том, что процесс приспособления к пониженным температурам связан с большим напряжением организма. Это объяснение было выдвинуто на основе изучения сезонной изменчивости размеров надпочечников у ондатры различных возрастов (Смирнов и Шварц, 1957) и находится в хорошем соответствии с экспериментальными данными, показывающими, что выносливость по отношению к низким температурам у мышей разного возраста различна.

Настоящая работа посвящена анализу этой закономерности на животных, разводимых в неволе. Имеются данные, которые позволяют считать, что сезонные изменения активности желез внутренней секреции не являются простой реакцией на изменение условий внешней среды, вытекающей из общих физиологических особенностей животных определенной систематической

группы, а представляют результат исторического развития отдельных видов.

Нами изучалось изменение относительного веса надпочечников у степной пеструшки *Lagurus lagurus*, северного подвида узкочерепной полевки (*Microtus gregalis major*), южного подвида узкочерепной полевки (*Microtus gregalis gregalis*) и полевки Миддендорфа (*Microtus middendorffii*), содержащихся в виварии, в зависимости от возраста и сезона года. Выводы основаны на обследовании около 370 особей указанных видов.

Установлено, что с возрастом у степной пеструшки, полевки Миддендорфа и южного подвида узкочерепной полевки (*Microtus gregalis gregalis*) относительный вес надпочечников увеличивается (табл. 1, рис. 1). У молодых пеструшек он колеблется

Таблица 1
Возрастные изменения относительного веса надпочечников

<i>Microtus gregalis major</i>			<i>Lagurus lagurus</i>		
возраст, месяцев	<i>M±m</i>	<i>n</i>	возраст, месяцев	<i>M±m</i>	<i>n</i>
1—1,5	106,4±14,4	10	6	140,0±9,2	7
2	228,0±44,0,	6	14	200,0±17,6	7
3—4	142,7±11,7	11	1	168,3±13,6	16
5—6	130,2±12,8	17	2	183,3±21,1	9
9—10	102,2±29,7	5	6	233,3±16,6	18
11—18	83,0±11,6	7	9—36	354,2±40,1	10

<i>Microtus gregalis gregalis</i>			<i>Microtus middendorffii</i>		
возраст, месяцев	<i>M±m</i>	<i>n</i>	возраст, месяцев	<i>M±m</i>	<i>n</i>
1—2	95,0±7,0	8	3—4	117,0±8,7	8
5—7	127,0±15,5	10	5—7	16,0±13,7	7
11—30	180,6±30,1	6	9—18	225,0±23,9	10

от 140,0—183,3 мг/кг (*n* = 39), у пеструшек в возрасте от 9 месяцев до 3 лет составляет в среднем 354,2 мг/кг (*n* = 10). У узкочерепной полевки (*Microtus gregalis gregalis*) в возрасте 1—2 месяцев он равен 95,0 мг/кг (*n* = 8), а в возрасте от 11 месяцев до 2,5 лет — 180,6 мг/кг (*n* = 6). У полевки Миддендорфа в возрасте 3—4 месяцев относительный вес надпочечников равен 117,0 мг/кг (*n* = 8), а в возрасте от 9 месяцев до 1,5 года — 225,0 мг/кг (*n* = 10).

Эти различия могут быть объяснены падением реактивности тканей животных старших возрастных групп по отношению к гормональным воздействиям.

Иной характер возрастных изменений веса надпочечников наблюдается у северного подвида узкочерепной полевки (*Microtus gregalis major*), у которой вес надпочечников в возрасте от 1 до 1,5 лет равен 106,4 мг/кг (*n* = 10), а в возрасте от 9 до 36 месяцев — 354,2 мг/кг (*n* = 10).

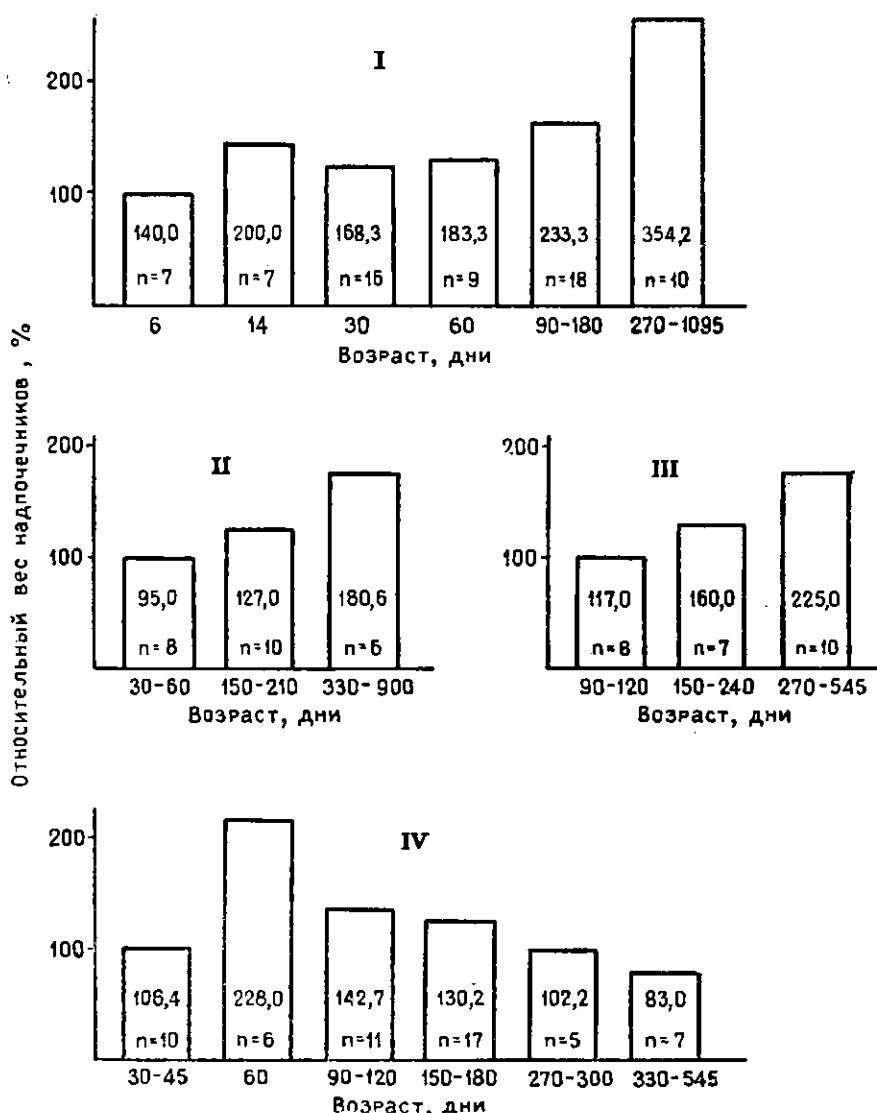


Рис. 1. Возрастные изменения относительного веса надпочечников:
I—*Lagurus lagurus*; **II**—*Microtus gregalis gregalis*; **III**—*Microtus middendorffii*; **IV**—*Microtus gregalis maior*.

Таблица 2

Сезонные изменения относительного веса надпочечников

Вид	Сезонные изменения относительного веса надпочечников											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Lagurus lagurus	n	9	3	—	6	272,1 ±24,4	249,5 ±13,8	—	10	172,6 ±9,6	—	—
$M \pm m$	$M \pm m$	165,8 ±15,7	198,0 ±37,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Microtus gregalis gregalis	n	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$M \pm m$	$M \pm m$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

rotus gregalis major). У этой формы в возрасте 2 месяцев надпочечник достигает максимального веса — 228,0 мг/кг ($n = 6$) и падает до 83,0 мг/кг ($n = 7$) в возрасте от 11 месяцев до 1,5 года.

Мы объясняем это исключительно ранним половым созреванием северного подвида узкочерепной полевки (*Microtus gregalis major*). В условиях неволи было зарегистрировано 8 случаев созревания самок в возрасте 40 дней, а в одном случае в возрасте 30 дней, даже в зимних условиях, тогда, как известно, процесс полового созревания у зверьков задерживается.

Подтверждена зависимость относительного веса надпочечников от сезона (табл. 2). У степных пеструшек в период массового размножения (май) он равен 272,1 мг/кг ($n=6$) и снижается к январю до 165,8 мг/кг ($n = 9$). У *Microtus gregalis gregalis* в октябре относительный вес надпочечников составляет 127,0 мг/кг ($n = 10$), а в феврале — марте — 180,0 мг/кг ($n = 6$).

В целях изучения влияния низких температур на организм были поставлены опыты с животными в возрасте 4, 6 и 8 месяцев. Оказалось, что холод как фактор напряжения вызывает большее увеличение надпочечников у 6—8-месячных зверьков, чем у 4-месячных (табл. 3). Это свидетельствует о том, что процесс приспособления к пониженным температурам у животных старшего возраста связан с большим напряжением организма.

Для проверки ряда предположений, касающихся деталей этой закономерности, группу пеструшек в возрасте 2—2,5 месяцев выдерживали в открытом помещении до первых заморозков. С наступлением холода

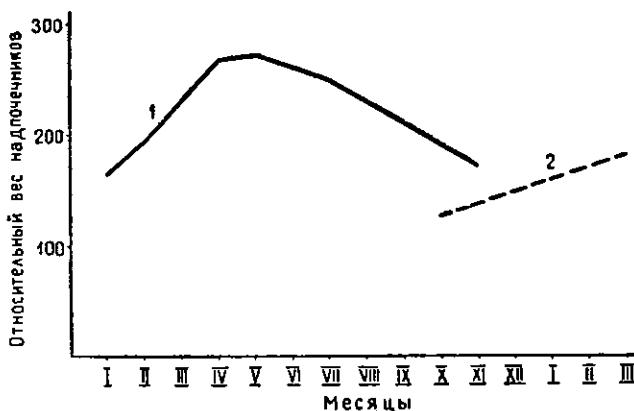


Рис. 2. Сезонные изменения относительного веса надпочечников:
1 — *Lagurus lagurus*; 2 — *Microtus gregalis gregalis*.

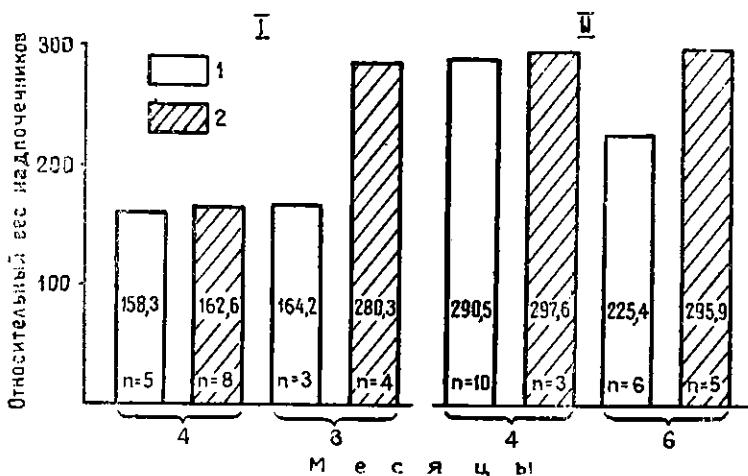


Рис. 3. Влияние холода на вес надпочечников у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*):
I — холод, январь; II — холод, март—апрель; 1 — зверьки в помещении;
2 — зверьки на холодае.

Таблица 3

**Влияние холода на вес надпочечников степной пеструшки
(*Lagurus lagurus*)**

Холод	Условия содержания		4 месяца		8 месяцев	
			$M \pm m$	$n=5$	$M \pm m$	$n=4$
Январь	{ Контроль Опыт		$158,3 \pm 21,6$		$164,2 \pm 26,0$	
			$M \pm m$	$n=8$	$280,3 \pm 35,0$	$n=4$
			4 месяца		6 месяцев	
Март—апрель	{ Контроль Опыт		$290,5 \pm 26,4$	$n=10$	$225,4 \pm 26,3$	$n=6$
			$M \pm m$	$n=3$	$295,9 \pm 31,1$	$n=5$

Таблица 4

**Влияние холода на вес надпочечника у степной пеструшки
(в возрасте 2—2,5 месяцев)**

Условия содержания		Самцы		Самки	
		$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
Контроль		$166,3 \pm 10,0$	16	$190,0 \pm 15,1$	11
Опыт		$M \pm m$	n	$181,1 \pm 7,2$	30

вес надпочечников у них увеличился, достигнув максимума. Затем зверьки были приесены в отапливаемый виварий и через две недели часть их была оставлена здесь, а другая снова вынесена в открытое помещение. Относительный вес надпочечников контрольных зверьков и опытных оказался приблизительно равным (табл. 4).

Заключение

1. С возрастом животных относительный вес надпочечников увеличивается. У степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) прослежено увеличение его от 6 дней до 3 лет, у южного подвида узкочерепной полевки (*Microtus gregalis gregalis*) от 1 месяца до 2,5 лет, у полевки Миддендорфа (*Microtus middendorffii*) от 3 месяцев до 1,5 года. Иной характер возрастных изменений относительного веса надпочечников наблюдается у северного подвида узкочерепной полевки (*Microtus gregalis major*). У этой формы увеличение веса надпочечников наблюдается до 2 месяцев, далее, с 3 месяцев происходит заметное уменьшение.

2. Изменение веса надпочечников зависит и от сезона. В период массового размножения (май) он достигает максимальной величины.

3. Экспериментальным исследованием подтверждается предположение, высказанное при исследовании в природных условиях, что увеличение относительного веса надпочечников есть реакция на понижение температуры.

4. Данные, полученные по возрастному изменению относительного веса надпочечников, позволяют определить возрастные границы групп животных, физиологически однотипных. Это значительно облегчает подбор материала для физиологических исследований.

5. Закономерность изменения надпочечников у животных в виварии приблизительно совпадает с результатами наблюдений в природе. Их можно рассматривать в качестве доказательства стойких видовых особенностей изученных форм.

ЛИТЕРАТУРА

- Смирнов В. С. и Шварц С. С. Сезонные изменения относительного веса надпочечников у млекопитающих в природных условиях. Докл. АН СССР, т. 115, № 6, 1957.
- Смирнов В. С. и Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 18, 1959.
- Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности млекопитающих к сезонной смене наземных позвоночных животных. Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 14, 1959.
- Шварц С. С. О роли желез внутренней секреции в процессе приспособления млекопитающих к сезонной смене условий существования. Тр. Урал. отд. МОИП, 1959а.
- Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно *Microtammalia*) к условиям в Субарктике. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию». Тр. Салехард. стационара, вып. 1, Тюмень, 1959 б.



СОДЕРЖАНИЕ

М. Я. Волкова, Г. И. Махонина. О десорбирующем действии природных экстрактов	3
Э. А. Гилема. О накоплении радиоизотопов пресноводными водорослями	14
В. С. Николаевский. Эколо-физиологические исследования газоустойчивости древесно-кустарниковых пород в условиях города Красноуральска	17
Ю. А. Терепин, З. Г. Яченева. К вопросу о роли разновозрастной хвои в формировании приростов сосны в различных экологических условиях Ильменского заповедника.	24
В. М. Коробицына. Некоторые особенности семеношения пихты сибирской в зависимости от возраста и индивидуальной изменчивости деревьев	32
С. Г. Шиятов. Верхняя граница леса на Полярном Урале и ее динамика в связи с изменениями климата	37
Л. К. Казандея. Миктографность некоторых деревьев и кустарников Колво-Вишерского водораздела.	49
Ю. И. Новоеженов. Вопросы динамики популяций у насекомых.	54
В. Н. Большаков. Оценка различий по окраске подвидов рода <i>Clethriomys</i> объективным методом.	65
В. Е. Береговой. Материалы к внутривидовой изменчивости четырех видов рода <i>Motacilla</i> L.	74
Н. А. Овчинникова. Изменение относительного веса надпочечников у млекопитающих в экспериментальных условиях	79