

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

---

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

П.И.ЮШКОВ

ПОСТФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ  
УГЛЕРОДА-14 У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ  
(IOI - физиология растений)

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель -  
доктор биологических наук,  
профессор А.Т.МОКРОНОСОВ.

Свердловск, 1970.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

---

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

П.И.ЮШКОВ

ПОСТФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ  
УГЛЕРОДА-14 У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ  
(IOI - физиология растений)

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель -  
доктор биологических наук,  
профессор А.Т.МОКРОНОСОВ.

Свердловск, 1970.

Работа выполнена в лаборатории лесоведения и лаборатории радиационной биоценологии и биофизики Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР.

Диссертация включает введение с литературным обзором и 3 главы экспериментальных исследований, изложена на 178 страницах, содержит 30 таблиц и 35 рисунков. Библиография - 282 наименования.

Официальные оппоненты: заслуженный деятель науки Башкирской АССР, доктор биологических наук, профессор Л.И.Сергеев и доктор биологических наук С.А.Мамаев.

Ведущее учреждение - кафедра физиологии растений Пермского государственного университета.

Защита диссертации состоится в Объединенном Ученом Совете по биологическим наукам при Уральском филиале АН СССР  
"2 " апреля 1971 г.

Автореферат разослан " 31 " декабря 1970 г.

Просим присыпать Ваши замечания по адресу:  
г. Свердловск, Л-8, ул. 8 марта, 202, Институт экологии растений и животных УФАН СССР, ученному секретарю Объединенного Ученого Совета, кандидату биологических наук  
М.Г.Нифонтовой.

# Г л а в а I

## В В Е Д Е Н И Е

### СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ И ЗАДАЧИ РАБОТЫ

Формообразовательные и физиологические процессы, определяющие структуру и качество урожая зеленых растений тесно связаны с распределением ассимилятов и продуктов их метаболизации по органам и тканям. Выкрытие закономерностей распределения органических веществ в растениях является одной из важных задач современной физиологии растений (Курсанов, 1960, 1966). Широкое применение в исследованиях по постфотосинтетическому распределению ассимилированного углерода метода меченых атомов и, в частности использование углерода-<sup>14</sup>, позволило значительно расширить и уточнить представления о передвижении органических веществ в растениях, трофических и коррелятивных связях органов и тканей, химических превращениях ассимилятов, дало возможность более глубоко изучить физиологическую роль различных органов и тканей, а также физиологическую роль отдельных химических соединений или групп химических соединений (Курсанов, 1954, 1960, 1966; Приступа, Курсанов, 1957; Беликов, 1955, 1958; Чайлахян и Бутенко, 1957; Мокроносов и Бубенникова, 1961; Мокроносов, 1962; Тарчевский, 1964; Анисимов, 1969; Swanson, 1959; Nelson, 1964).

Однако, вследствие того, что объектами изучения постфотосинтетического распределения радиоуглерода служили преимущественно травянистые растения, до сих пор остаются малоизученными в данном отношении древесные растения, которые существенно отличаются от травянистых продолжительностью жизни, ходом онтогенетического развития, морфологической и анатомической структурой отдельных органов и организма в целом.

Только в последние годы среди древесных растений объектами систематических исследований постфотосинтетического распределения и метаболизации радиоуглерода стали некоторые представители рода *Pinus* (Nelson, 1964; Shiroya a. oth., 1966, 1968; Balatinicz a. oth., 1966; Leonard a. Hull, 1966; Deckmann a. Korlowski, 1968; Gordon a. Larson, 1968; Rangnekar a. oth., 1969; В.И.Шиков, 1968).

Но закономерности распределения ассимилятов у растений сосны и в настоящее время остаются недостаточно изученными. К началу же наших работ (1960) в литературе отсутствовали сведения о распределении меченых продуктов фотосинтеза у сосны. Это в значительной степени и определило программу исследований, результаты которых излагаются ниже. В задачи работы входило следующее:

1. Получить общую картину распределения меченых ассимилятов по органам сеянцев первого года жизни и молодых деревьев сосны обыкновенной.

2. Методом гисторадиографии установить пути передвижения и топографию меченых ассимилятов в осевых органах молодых сосен.

3. Дать общую характеристику метаболизации  $C^{14}$  ассимилятов в хвое и осевых органах растений сосны.

4. Изучить влияние хронического гамма-облучения на углеродное питание сеянцев сосны.

## Г л а в а П МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах использованы сеянцы первого года жизни и семилетние деревья сосны обыкновенной.

Сеянцы сосны выращивали в вегетационных сосудах, вмещающих по 12 кг почвенной смеси (дерново-луговая почва; песок в равных весовых частях). Посев производили во второй половине мая. В каждом сосуде было по 50-60 растений. Для предохранения от солнечных ожогов сеянцы в сосудах в течение первых 40 дней притягивали тентами из марли. Растения поливали ежедневно.

Облучение сеянцев производили на гамма-поле, где источником является  $Co^{60}$  с общей радиоактивностью 13 кюри. В опытах применяли суточные дозы облучения 0,5, 1, 5, 25 и 50 р. Контролем служили сеянцы, которые выращивали в те же сроки вне зоны действия гамма-источника. Подкормку сеянцев  $C^{14}O_2$  производили следующим образом. Сосуд с сеянцами накрывали полиэтиленовой пленкой, края которой с помощью изоляционной ленты обвязывали вокруг сосуда. В полученнную таким образом камеру вводили газовую смесь, содержащую  $C^{14}O_2$ . Экспозиция сеянцев в атмосфере  $C^{14}O_2$  - 2 часа.

Интенсивность поглощения  $C^{14}O_2$  хвоей сеянцев определяли с помощью аппарата конструкции А.Т.Мокроносова (Мокроносов, 1962). Все определения проводили при полном солнечном освещении и при температуре воздуха 25–28°C.

Семилетние растения сосны высотой около 1 м и сходного внешнего вида подбирали на участке лесных культур, расположенных в районе биостанции Кисассово в Ильменском заповеднике (Петров, 1961).

Для подкорки деревьев в камеру из полистиленовой пленки, надетую на ветвь определенной мутовки, вводили  $C^{14}O_2$  общей радиоактивностью 75 микри. На каждом дереве подкармливали 1–2 ветви. (В одном из опытов в камеру помещали всю крону). Подкорка длилась 40–60 минут. Для изучения распределения во организме по 2–3 опытных дерева, выкопанных через 6 часов и, далее, через 1, 3, 7, 14 суток после подкорки, расчленяли на мутовки, и в каждой из них междуузлия стволика отделяли от боковых ветвей. Междуузлия и корни разделяли на кору и древесину; хвоя собирали с каждой ветви отдельно с учетом возраста.

Радиохимический анализ семилетних сосен проводили по схеме, предложенной Мокроносовым и Бубениковой (1961). При радиохимическом анализе молодых сеянцев применяли эту же схему, но в несколько измененном виде.

Радиоактивность образцов определяли при помощи торцовой трубы БФД-Т-25 на радиометрах Б-2 и Б-3 с учетом требований, предъявляемых к радиометрии мягких бета – излучателей (Верховская и др., 1955; Заленский и др., 1955). При измерении радиоактивности фракций химических соединений вводили поправки на самопоглощение; в остальных случаях радиоактивность порошков измеряли в предельно толстом слое.

Локализацию радиоуглерода в сеянцах и осевых органах деревьев определяли с помощью отечественных и импортных рентгеновских пленок. Длительность экспонирования сеянцев и спирлов ветвей и стволиков в контакте с рентгеновской пленкой – 1,5 – 2 месяца.

Опыты по изучению постфотосинтетического распределения радиоуглерода в целых растениях повторили 2–4 раза, оставляя – 3–6 раз.

## Г л а в а Ш

### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФОТОАССИМИЛИРОВАННОГО РАДИОУГЛЕРОДА В СЕЯНЦАХ СОСНЫ

В главе приводятся результаты опытов, проведенных с сеянцами первого года жизни.

Первая подкормка  $C^{14}O_2$  была проведена на 35-й день после появления всходов, когда у сеянцев начался рост в длину первых ювенильных хвоинок и ветвление первичного корня. В этот период сухой вес хвои более, чем в два раза превышал сухой вес корней.

Изучение распределения радиоуглерода по органам сеянцев сразу, через 22 часа и 70 часов после подкормки  $C^{14}O_2$ , показало, что наибольшее количество ассимилированного радиоуглерода по окончании двухчасовой подкормки содержалось в хвое (67,3%), в корнях - значительно меньше (16,9%). Через сутки доля радиоуглерода в корнях возросла вдвое; но в дальнейшем процентное содержание его в органах не изменилось. Следовательно, интенсивное распределение радиоуглерода в сеянцах, в основном, проходило в течение первых суток после его ассимиляции. В хвое оказалась и более высокая, чем в гипокотилях и корнях, концентрация радиоуглерода. Это указывает на то, что преимущественное накопление меченых ассимилятов хвой обусловлено не только большим ее весом, но и более энергично протекавшими в ней в этот период ростовыми процессами. Низкое содержание радиоуглерода в гипокотилях, в основном, объясняется их небольшим, по сравнению с другими органами, весом (14% от веса растения).

Следующую подкормку сеянцев  $C^{14}O_2$  проводили на 70-й день после появления всходов, в период интенсивного роста верхушечных побегов и корней. В это время сухой вес хвои превышал в 1,5 раза сухой вес корней. Наиболее интенсивно распределение радиоуглерода по органам сеянцев этого возраста, как и в первом опыте у более молодых растений, происходило в течение первых суток после начала поступления  $C^{14}O_2$  в хвое. Через сутки после подкормки радиоуглерода находилось в хвое в 2,5 раза больше, чем в корнях, но концентрация его в обоих органах была сходной, что указывает на более интенсивное, по сравнению с предыдущим периодом, накопление меченых ассимилятов энергично

растущими корнями.

В 105 - дневном возрасте сеянцы получили третью подкормку  $C^{14}O_2$ . В предшествующий отрезок времени темпы накопления сухого вещества организмами сеянцев изменились: у хвои снизились, у корней возросли, вследствие чего сухой вес этих органов стал почти одинаковым. Распределение меченых ассимилятов по органам изучали только через 22 часа после подкормки. Общее содержание и концентрация радиоуглерода в хвое выше, чем в корнях, что вызвано, видимо, осенней перестройкой углеродного питания и связанным с ней усилением отложения запасных веществ в хвое.

Следует отметить, что уже в течение первого часа после начала подкормки сеянцев  $C^{14}O_2$  меченные ассимиляты появляются в корнях, что свидетельствует о сравнительно быстром поступлении свежих ассимилятов из листьев в осевые органы и о сходстве в этом отношении молодых сеянцев сосны с травянистыми растениями, у которых отток меченых ассимилятов из листьев начинается, как правило, в интервале от нескольких минут до нескольких десятков минут после начала поступления в лист  $C^{14}O_2$  (*Webb, Yorkam, 1964; Новицкий, 1957*).

В первые два часа после начала подкормки сеянцев  $C^{14}O_2$  в спиртоводной фракции находилось радиоуглерода в хвое 70-80%, в гипокотилях и корнях - 90%. Наиболее интенсивно меченные вещества спирто-водной фракции используются в первые сутки после подкормки  $C^{14}O_2$ , но значительная убыль радиоуглерода в этих веществах происходит и спустя двое суток. Снижение содержания радиоуглерода в соединениях, растворимых в спирте и воде, вызвано тратами на дыхание, а также включением в более сложные соединения, не растворимые в спирте и воде.

В период интенсивного роста сеянцев (первые 70 дней) наибольшее количество радиоуглерода в хвое и корнях среди полимерных соединений в крахмальной и гемицеллюлозной фракциях, т.е. в веществах, выполняющих функцию запасных. С прекращением интенсивного роста сеянцев включение радиоуглерода в вещества этих фракций резко тормозится, что происходит на фоне снижения включения радиоуглерода в группу полимерных соединений в целом. Возможно, что к осени возрастает доля спирто-водорастворимых запасных веществ.

## Г л а в а IV

### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАДИОУГЛЕРОДА В СЕМИ- ЛЕТНИХ СОСНАХ

Морфологическая структура семилетних сосен существенно отличается от таковой у однолетних сеянцев. Основным местом синтеза энергопластического материала у них является многолетняя первая хвоя ветвей и ствола, которые образуют систему главных ассимилирующих органов, состоящую из нескольких ярусов мутовок. Значительные различия между семилетними и однолетними соснами имеются во внутренней структуре осевых органов, что связано с интенсивным образованием у первых вторичной древесины. Следует также отметить большие размеры и большую удаленность корней от ассимилирующих органов у семилетних растений сосны.

1. Передвижение  $C^{14}$  - соединений из хвои в осевые органы ветвей.

Передвижение меченых ассимилятов из взрослой хвои в осевые органы ветвей у семилетних деревьев сосны начиналось через 2-3 часа после поступления в нее первых порций  $C^{14}O_2$  (табл. I). Это значительно превышает паузу между началом введения радиоуглеродистого в ассимилирующие органы и началом поступления меченных ассимилятов в осевые органы у молодых сеянцев сосны.

У молодых деревьев сосны не наблюдалось значительных различий между отдельными ветвями одного дерева или между ветвями разных деревьев во времени начала оттока свежих  $C^{14}$  - ассимилятов из хвои в кору при подкормке верхушек хвоинок и в опытах с подкормкой центральных побегов. Последнее указывает на то, что блокирование свежих ассимилятов в хвое не вызывается механическим нарушением транспортных путей из участка хвоя-фиксации побега, что могло бы иметь место при закреплении кистер на ветвях, а является нормальным физиологическим свойством первой хвои.

2. Передвижение  $C^{14}$  - ассимилятов вдоль осевых органов.

Еще в начале XIX века было установлено, что пластические вещества передвигаются вдоль осевых органов растений по коре (Knight, 1801). Позднее многие исследователи, но пользуясь для изучения передвижения органических веществ в

Таблица I  
Распределение меченого углерода в однолетних  
 побегах семилетних деревьев сосны  
 /концентрация С-14 в тыс. имп. /мин./ 100 мг сухого  
 вещества/

Органы	Время после начала подкормки $\text{C}^{14}\text{O}_2$ , час				
	1	2	3	6	
<b>Верхняя часть побегов X/</b>					
почки	0,00	0,01	0,07	0,13-0,27	
хвоя	4,50-5,30	4,20-4,90	3,90-4,40	3,50-4,70	
кора	0,02-0,04	0,02-0,05	0,04-0,08	0,21-0,40	
<b>Нижняя часть побегов:</b>					
хвоя	0,00	0,00	0,00	0,00	
кора	0,00	0,00	0,02	0,13-0,22	
<b>X/ Находилась в камере с <math>\text{C}^{14}\text{O}_2</math> в течение I часа</b>					

растениях различные методы (в том числе и метод меченых атомов) подтвердили этот вывод (Кэртио, 1937; Афанасьева, 1955; Курсанов, 1960; Суисон, 1961; Kollmann, 1967). *ассимиляты*

Однако некоторые исследователи считают, что в растении в исходящем направлении могут передвигаться не только по флоэму, но и по ксилеме (Семкин, 1968).

С помощью радиоавтографии колец коры, снятых с подкормленных  $\text{C}^{14}\text{O}_2$  ветвей, а также взятых с различных участков ствола и корней этих же деревьев, были определены участки коры, по которым перемещаются ассимиляты вдоль осевых органов. Радиоавтография кольца коры показала, что меченные ассимиляты, поступающие из оси одного порядка в ось другого порядка, передвигаются вдоль последней по ленте коры, шириной определяющей размеры и функциональной значимостью оси - донора. Полосы коры, по которым передвигаются ассимиляты из соседних осей одной мутовки частично взаимно перекрываются.

### 3. Радиальное передвижение $C^{14}$ - ассимилятов в осевых органах.

В осевых органах растений снабжение пластическими веществами тканей, окружающих флоэму, связано с передвижением веществ в радиальном направлении. У древесных растений в осевых органах, особенно в стволе, сильно разрастается расположенный внутрь от флоэмы комплекс тканей - древесина, который состоит, главным образом, из трахеид с быстро отмирающим протопластом, а также из долгоживущих паренхимных клеток сердцевинных лучей, сопровождающей паренхимы и выделительных клеток смоляных ходов (Бюрген, 1961; Иванов, 1961).

Считается, что пластические вещества из флоэмы в древесину передвигаются по сердцевинным лучам, которые пронизывают всю толщу заболони (Раскатов, 1951; Афанасьев, 1955; Бюрген, 1961; Крамер, Козловский, 1963).

Полагают, что весной запасные вещества древесной паренхимы расходуются на рост молодых побегов, а осенью запасы восполняются (Иванов, 1936; Раскатов, 1958).

Изучение локализации меченных ассимилятов в древесине осевых органов у *Pinus resinosa* показало, что ассимиляты используются только небольшим слоем молодых клеток (*Balatinecz a. oth.*, 1966; *Rangnekar a. oth.*, 1969).

Однако эти наблюдения проведены лишь в период интенсивного роста осевых органов в толщину. Нами изучалось распределение меченных ассимилятов в годичных кольцах деревьев не только летом, но и осенью, после прекращения деятельности камбия.

#### А. Опыты с неокольцованными деревьями.

Радиоветография спилов ветвей и стволов молодых неповрежденных сосен, подкормленных  $C^{14}O_2$  в начале лета и осенью, показала, что ассимиляты, поступающие из проводящих элементов коры в радиальном направлении, используются камбием и клетками древесины, прилегающими к нему. Ширина этой зоны годичного кольца определяется, по-видимому, интенсивностью деления клеток камбия и физиологическим состоянием древесины. Поступление ассимилятов из молодого годичного кольца в старые годичные слои в течение вегетационного периода не было установлено. В пределах одной мутовки ассимиляты не передвигаются из одной ветви в другую.

## Е. Опыты с окольцованными деревьями.

Влиянию кольцевания и других хирургических приемов на передвижение пластических веществ у растений, в том числе у древесных, посвящены многочисленные исследования и сводки (Кюритис, 1937; Бюрген, 1961; Афанасьев, 1955; Крамер, Козловский, 1961).

В опыте с кольцеванием нами ставилась цель узнать, как влияет нарушение транспортного пути в коре на радиальное передвижение ассимилятов в стволе.

В августе за 3 дня до подкормки  $C^{14}O_2$  на стволе делалась полуокольцовая вырезка коры с таким расчетом, чтобы средина вырезки находилась под ветвью, которую затем подкармливали  $C^{14}O_2$ . Деревца спиливали в конце сентября. Были получены серия спилов из участков ствола, расположенных над раной и в зоне ее. Радиоавтография спилов показала, что у сосны перерезание флоэмы коры приводит, во-первых, к установлению новых, обходных путей оттока и, во-вторых, к изменению физиологического состояния клеток древесины в зоне повреждения, вследствие чего ассимиляты поступают в живые элементы древесины по всей ширине молодого годичного кольца, а также в живые клетки смоляных ходов предыдущего годичного кольца в зоне повреждения луба. Видимо, появление меченных ассимилятов в смоляных ходах предшествующего годичного кольца связано с восполнением запасов пластических веществ, использованных выделительными клетками смоляных ходов на биосинтез той живицы, которая выделилась из раны, и той, которая вновь заполнила каналы смоляных ходов.

У неповрежденных деревьев сосны сердцевинные души проводят ассимиляты на относительно короткое расстояние, составляющее только часть ширины молодого годичного кольца. У клена, в отличие от сосны, в неповрежденных ветвях, меченные ассимиляты поступают в старые годичные кольца (*Санну, Наирис а. Нагиев*, 1968). Эти различия между сосной и кленом обусловлены, видимо, следующим. У листвопадного клена обрезование новых органов в начале лета происходит за счет запасов органических веществ древесной паренхимы, которые в конце сезона восполняются. У вечнозеленой сосны молодые побеги в период своего ин-

тенсивного роста используют, главным образом, свежие ассимиляты и запасные вещества взрослой хвои, а не запасные вещества древесины, в связи с чем у сосны отсутствует необходимость в отложении свежих ассимилятов в древесине старых годичных слоев.

#### 4. Сезонная динамика распределения фотосинтезированного радиоуглерода по органам

##### A. Распределение радиоуглерода между хвоей, корой и дречесиной ветвей.

Рассматриваемые в этом разделе данные получены в различные отрезки вегетационного периода в трех двухнедельных опытах с подкормкой  $C^{14}O_2$  боковых ветвей. В течение вегетационного периода изменяется направление передвижения основной массы меченых ассимилятов, поступающих из взрослой хвои в осевые органы. Эти изменения направления передвижения ассимилятов обусловлены большой потребностью в "чужих" продуктах фотосинтеза молодых побегов, которые не способны до окончания роста в длину собственной молодой хвои обеспечить за счет собственного фотосинтеза необходимым количеством энергопластического материала интенсивные ростовые процессы, протекающие в них (табл. 2).

В период прекращения интенсивного роста в длину молодой хвои небольшое количество ассимилятов из взрослой хвои продолжает поступать в осевые органы молодых побегов, но ассимиляты почти не поступают в молодую хвоя, которая к этому времени перестает использовать только своих продуктов фотосинтеза. К началу осени полностью прекращается поступление в молодые побеги ассимилятов из хвои прошлых лет.

Изменяются в течение сезона и физиологические свойства молодой хвои: в период интенсивного роста в длину она не передает ассимиляты в другие органы и является только потребителем энергопластического материала; с прекращением интенсивного роста в длину хвоя приобретает способность выделять ассимиляты в проводящую систему осевых органов, а затем, по окончании роста, утрачивает способность получать "чужие" ассимиляты. В боковых ветвях до 80-90% содержащегося в них радиоуглерода находится в хвое. Интенсивное перераспределение меченых продуктов фотосинтеза происходит в течение первых трех суток после подкормки.

Таблица 2

Распределение радиоуглерода в двухлетних ветвях  
через 7 суток после подкормки  $C^{14}O_2$  (имп. /мин./ г  
сухого вещества)

Время подкормки $C^{14}O_2$	Возраст подкорм- ленной хвои, год	Возраст участка ветви, год			
		Первый		Второй	
		хвоя	кора + древе- сина	хвоя	кора + древе- сина
Период интенсивно- го роста молодой хвой в длину (27.У-5.У1)	Первый	10170	8200	0	0
	Второй	22380	18420	12650	5400
Период прекращения интенсивного роста молодой хвой (1.УШ-8.УШ)	Первый	18310	4500	0	370
	Второй	200	80	14740	6360
Период прекращения видимого роста надземных органов (5.ИХ-12.ИХ)	Первый	24000	4300	0	1270
	Второй	0	0	18220	7610

Аналогичные результаты по распределению меченых ассимилятов получены у *Pinus resinosa* (Rangnekar, Forward & Nolan, 1969; Dickmann & Korłowski, 1968).

#### б. Постфотосинтетическая метаболизация радиоуглерода в ветвях.

О характере метаболизации меченых ассимилятов в ветвях судили, главным образом, по распределению радиоуглерода между спирто-водорестворимыми и спирто-водонерестворимыми веществами хвои, коры и древесины побегов первого и второго года жизни, взятых для анализа через 6 часов, 1, 3, 7 и 14 суток после одночасовой подкормки  $C^{14}O_2$ .

Полученные данные показали, что процессы метаболизации меченых продуктов фотосинтеза в ветвях наиболее интенсивно протекают в первые трое суток после подкормки  $C^{14}O_2$ .

В период интенсивного роста у молодой хвои через 6 часов после подкормки  $C^{14}O_2$  в нерастворимых соединениях содержалось

32% радиоуглерода, а через неделю - 96%. В хвою второго года жизни вследствие отсутствия интенсивных ростовых процессов содержание радиоуглерода в полимерных соединениях значительно ниже, чем в молодой.

При этом почти 80% радиоуглерода, содержащегося в спирто-водной фракции двухлетней хвои, находилось в составе сахарозы, глюкозы и фруктозы.

Распределение свежих ассимилятов между спирто-водорастворимыми и спирто-водонерастворимыми соединениями у молодой хвои по окончании роста сходно с таковым у хвои второго года жизни.

Увеличение в течение вегетационного периода доли спирто-растворимых соединений в хвою текущего года отмечено у *Pinus resinosa* (Dickmann a. Kołłowski, 1968).

В коре распределение радиоуглерода по группам соединений имеет почти тот же характер, что и в хвои соответствующих участков ветвей. Лишь в первые сутки после подкормки  $C^{14}O_2$  включение радиоуглерода в полимерные соединения коры несколько запаздывают по сравнению с хвоей, что может быть вызвано затратами времени на передвижение меченых ассимилятов от мест их синтеза до участков ветвей, взятых для анализа.

В коре молодых побегов содержание радиоуглерода в полимерных соединениях выше, чем в коре двухлетних участков ветвей. Так, в молодой коре на долю полимерных соединений приходилось 96 % радиоуглерода, а в коре второго года - 70-80%.

В древесине ветвей в период интенсивного роста хвои уже в первые 6 часов после подкормки  $C^{14}O_2$  70-80%, а через две недели - 97% радиоуглерода оказалось в составе полимерных соединений. В августе, в период прекращения интенсивного роста хвои свежие ассимиляты также энергично использовались для синтеза спирто-водонерастворимых веществ: к концу третьих суток после начала опыта в составе этих веществ находилось 97% радиоуглерода.

В табл.2 приведены данные об относительном содержании радиоуглерода в одной из фракций спирто-водонерастворимых соединений - фракция "клетчатка + лигнин", которые показывают, что интенсивность использования свежих ассимилятов для синтеза веществ этой фракции была наиболее высокой в хвои в период ее быстрого роста, а в древесине побегов - в период энергичного роста осевых органов в толщину. При этом доля радиоуглерода ,

Таблица 3

Содержание радиоуглерода в фракции "клетчатка + лигнин" в хвое и древесине двухлетних ветвей сосны через 1/4 и 7 суток после подкормки  $C^{14}O_2$ , % от суммарной радиоактивности соединений, нерастворимых в спирте и воде

Дата проведения опыта	Время от начала опыта, сутки	Хвоя		Древесина	
		однолет- няя	две- хлет- няя	однолет- няя	две- хлет- няя
3-17/VI	1/4	77	31	10	6
	7	78	28	86	95
3-17/VII	1/4	29	6	60	53
	7	97	25	97	95

включенного во фракцию "клетчатка + лигнин", в молодой хвое в 2,5-5 раз выше, чем в двухлетней. Между древесиной однолетних и древесиной двухлетних участков ветвей не было существенных различий.

Следовательно, в двухлетней хвое накапливается больше, чем в однолетней, таких полимерных веществ, которые могут рассматриваться как источник низкомолекулярных соединений (крахмал, гемицеллюз). В однолетней хвое даже в августе преобладает синтез конституционных полимерных соединений.

Нами также изучалось включение меченых продуктов фотосинтеза в живицу смоляных ходов хвои первого и второго года жизни. Для этого в августе были подкормлены  $C^{14}O_2$  двухлетние ветви молодых сосен. После окончания одночасовой подкормки через различные промежутки времени в течение 3-14 дней со свежих срезов собирали живицу. Радиоуглерод обнаруживался в живице сразу после окончания одночасовой подкормки. В молодой хвое происходит интенсивное включение радиоуглерода в состав живицы, что связано с заполнением ее каналов сформировавшихся смоляных ходов. В хвое второго года жизни свежие меченные ессими-ляпы либо не используются не синтез живицы, либо слабо используются, что подтверждает положение о том, что компоненты живи-

ны смоляных ходов хвои сосны не являются активными метаболитами (Пигулевский, 1939; Иванов, 1961; Tschirch, 1906; Mienck, 1919).

### В. Распределение радиоуглерода в стволе и корнях.

Ассимиляты, поступающие в ствол из боковых ветвей, передвигаются по нему в продольном и радиальном направлениях. Некоторые данные по радиальному передвижению в стволе меченых ассимилятов были приведены нами выше. В данном разделе рассматриваются передвижение  $C^{14}$ -ассимилятов вдоль ствола и распределение радиоуглерода между хвоей, корой и древесиной, главным образом, у тех же деревьев, у которых изучалось распределение радиоуглерода в подкормленных боковых ветвях.

Выявлены следующие сезонные изменения направления и интенсивности передвижения меченных продуктов фотосинтеза, поступающих в ствол из боковых ветвей.

В начале лета одним из важных потребителей свежих ассимилятов являются междуузлия молодых побегов, у которых из-за более позднего начала роста хвоинок в длину собственный ассимиляционный аппарат не может обеспечить потребности в пластических веществах. Но и позднее, когда происходит интенсивный рост молодой хвои, междуузлия и хвоя молодых побегов являются только потребителями ассимилятов как собственных, так и притекающих из других частей дерева. И только после завершения молодой хвоей интенсивного роста в длину побеги текущего года становятся экспортёрами ассимилятов.

До прекращения роста молодой хвои в длину ассимиляты, поступающие в ствол, оттекают преимущественно по направлению к верхушечным побегам. После прекращения интенсивного роста молодой хвои направление основного потока ассимилятов вдоль ствола изменяется — большая часть ассимилятов передвигается в сторону корней. Следует отметить, что главное направление передвижения ассимилятов, поступающих в ствол из ветвей, определяется и возрастом ветви — донора. Так, у 10-летних деревьев *Pinus resinosa* ассимиляты из 2-й сверху мутовки передвигались в стволе в основном вверх, а из 3-й и 4-й — преимущественно вниз (Rangnekar a. oth., 1969).

Позднее, когда происходит "скрытый" рост органов и совершаются предзимняя физиологическая перестройка в молодых деревьях, хвоя текущего года утрачивает способность получать "чужие" ассимиляты, продукты фотосинтеза передвигаются вдоль ствола только вниз.

Изменения направления передвижения основной массы ассимилятов, поступающих в ствол из боковых ветвей, связаны, в первую очередь, со сменой источников органических веществ, обеспечивающих рост молодых побегов.

Меченные органические вещества из коры поступают в прилегающие участки древесины и интенсивно используются на синтез различных соединений, особенно полимерных, вследствие чего дровесина может накапливать до 3/4 всего радиоуглерода, поступившего в ствол и корни.

Осенью около 50 % радиоуглерода, содержащегося в семилетнем дереве, через две недели после подкормки  $C^{14}O_2$  находится в хвое. Меченные продукты фотосинтеза не поступают из ствола во взрослую хвою междуузлий ствола, а также в боковые побеги, за исключением верхушечных побегов в период их интенсивного роста.

## Г л а в а у

### ВЛИЯНИЕ ХРОНИЧЕСКОГО ГАММА-ОБЛУЧЕНИЯ ЛУЧАМИ $Co^{60}$ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАДИОУГЛЕРОДА В МОЛОДЫХ СЕЯНЦАХ СОСНЫ

Одна из особенностей ионизирующих излучений как фактора внешней среды состоит в том, что изменение его напряженности в весьма широких пределах не оказывает прямого влияния на напряженность других абиотических факторов. Но облучение может изменить реакцию растений на действие отдельных нерадиационных факторов, поэтому ионизирующую радиацию следует рассматривать как один из инструментов, который можно использовать для познания физиологии растений (Савин, 1965; Батыгин, Савин, 1966; Навер, 1968).

В работах ряда авторов (Sprague, Woodwell, 1963; Woodwell, Miller, 1963; Sprague, Schaefer, Woodwell, 1965; Гайлис, 1965; McCormick a. McJunkin, 1965; Тарчевская, Юшков, Куликов, 1968; Тихомиров, Юланов, Карабань, 1968;

*Alexakhin et al.*, 1969) показана высокая чувствительность вегетирующих растений различных видов сосны к хроническому воздействию ионизирующих излучений. Сведения о влиянии хронического облучения на постфотосинтетическое распределение углерода у сосны (а также и других древесных растений) в литературе отсутствуют.

Ниже приводятся результаты нескольких опытов по изучению различных доз гамма - облучения на поглощение сеянцами  $C^{14}O_2$ , на распределение и метаболизация меченых продуктов фотосинтеза в них, а также на накопление сеянцами сухого вещества и их морфогенез.

В первом опыте 3 группы растений, выращиваемых в сосудах, подвергались с момента появления всходов в течение 70 дней облучению в дозах различной мощности: I-I р в сутки, 2-5 р в сутки и 3-50 р в сутки. 4 группа сеянцев выращивалась на естественном фоне за пределами гамма - поля и служила контролем.

Через 70 дней облучения (средина августа) опытные и контрольные растения подкармливали  $C^{14}O_2$  в течение 5 сек. в аппарете А.Т.Мокроносова (Мокроносов, Бубеникова, 1961). Хвоя каждого варианта бралась в 10 - кратной повторности.

Из табл. 4 видно, что облучение в суммарных дозах 70 и 350 р не влияло на интенсивность поглощения  $C^{14}O_2$ , в дозах 3500 р - снизило на 27 %.

Таблица 4  
Интенсивность поглощения  $C^{14}O_2$  сеянцами сосны  
обыкновенной в условиях хронического облучения раз-  
личными дозами гамма - лучей (имп./мин./ г сухого ве-  
щества и % к контролю)

Варианты опыта				
Контроль	70 р	350 р	3500 р	
417 ± 94	4528 ± 118	4176 ± 67	3056 ± 109	
100	104	99,5	73	

Следует отметить, что в другом опыте у сеянцев, облучавшихся в течение 60 дней с момента появления всходов в суточ-

ных дозах 25 и 50 р (суммарные дозы 1500 и 3000 р соответственно) интенсивность поглощения  $C^{14}O_2$  (экспозиция хвои в камере с  $C^{14}O_2$  - 60 сек.) оказалась, по сравнению с контролем, ниже на 25 - 35 %.

В 70-дневном возрасте сеянцы всех вариантов первого опыта получили двухчасовую подкормку  $C^{14}O_2$ . Через 2, 24 и 72 часа после начала подкормки брали по 2 сосуда каждого варианта опыта для изучения распределения радиоуглерода в сеянцах. Облучение в суммарной дозе 70 р не изменило характер оттока ассимилятов из хвои, слабо изменило при дозе 350 р и оказалось сильное влияние при дозе 3500 р. Изменения в характере распределения меченых ассимилятов по органам сеянцев проявляются в усиливающейся с нарастанием дозы задержке оттока ассимилятов из хвои, особенно в первые 2 часа после начала подкормки. У сеянцев, облучавшихся в суммарной дозе 3500 р, задержка оттока  $C^{14}$ -ассимилятов отчетливо видна и через сутки после подкормки  $C^{14}O_2$ . Изменения в углеродном питании облученных сеянцев происходили на фоне нарушений процессов роста и морфогенеза (табл. 5).

В втором опыте наряду с изучением влияния различных доз хронического гамма - облучения на интенсивность фотосинтеза, были получены данные, характеризующие фотосинтетический метаболизм радиоуглерода. Оказалось, что в хвое сеянцев, облучавшихся в дозе 3000 р, наряду со снижением интенсивности поглощения  $C^{14}O_2$  наблюдается снижение включения радиоуглерода в сахарозу и увеличение включения метки в аланин, что указывает на усиление кислотного пути превращений углерода. Указанные изменения в соотношении путей фотосинтетического превращения углерода в хвое сильно облученных сеянцев сосны, можно характеризовать как неспецифичный ответ организма, вызванный той же причиной, что и при воздействии на другие виды растений неблагоприятными условиями среды - нехваткой АТФ (Тарчевский, 1964; Назиров, 1969).

В третьем опыте были 3 варианта с облучением: 1-0,5 р в сутки, 3-50 р в сутки. Контроль - сеянцы, выращивающиеся на естественном фоне. Облучение начинали после появления всходов. Для изучения распределения меченых ассимилятов через 35, 70 и 105 дней после начала облучения давали двухчасовую под-

Таблица 5  
 Суходой вес органов 70-дневных сеянцев сосны обыкновенной, выросших в условиях хронического облучения различными дозами гамма-лучей  $\text{Co}^{60}$   
 (в мг и % к контролю)

Органы растений	Вариант опыта						3500 р	
	Контроль			70 р				
	МГ	% КК	МГ	% КК	МГ	% КК		
Хвоя	57,5 ± 3,7	51,2 ± 3,0	89,0	45,0 ± 3,4	78,2	24,6 ± 1,8	42,7	
Стебли	6,2 ± 0,5	5,9 ± 0,3	95,2	5,9 ± 0,3	95,2	5,5 ± 0,6	88,7	
Листья	38,0 ± 4,1	39,1 ± 3,3	103,1	32,4 ± 3,7	85,2	19,4 ± 2,0	51,0	
Сумма	101,7 ± 2,9	96,2 ± 2,6	94,6	83,3 ± 2,7	81,9	49,5 ± 2,1	48,6	

корику  $C^{14}O_2$ . Для изучения хода роста и развития сеянцев в указанные сроки, а также через 140 дней после облучения брали по 6 сосудов каждого варианта опыта. Растения делили на хвою, стебли (гипокотиль и верхушечный побег) и корни, подсчитывали количество хвоинок и определяли сухой вес органов.

Облучение сеянцев сосны гамма - лучами  $Co^{60}$  в суточных дозах 0,5 и 5 р в течение 140 дней с времени появления юнголов не оказывало влияния на формирование отдельных органов и накопление сухого вещества. При облучении сеянцев в дозе 50 р в сутки изменение признаки радиационного поражения проявляются довольно рано. В течение первого месяца облучения у таких сеянцев изменяется окраска семядолей и первичной хвои, тормозится или прекращается рост первичной хвои в длину, погибает верхушечная точка роста стебля, тормозится ветвление корня и его рост в длину, а также угнетается образование микоризы. К 70-му дню облучения нарастание сухой массы растений полностью прекращается, и продолжавшийся фотосинтез обеспечивает энергопластиическим материалом только процессы, связанные с жизнедеятельностью структур старых клеток.

Хроническое облучение сеянцев в суммарных дозах 35 и 350 р (при суточных дозах 0,5 и 5 р соответственно) не вызвало изменений по сравнению с контролем, в интенсивности оттока ессимилятов из хвои в корни и в распределении его по органам. У облучавшихся в таких дозах сеянцев не обнаружено также отклонений от контроля во включении радиоуглерода в спирто-водорастворимые вещества, в крахмал, в клетчатку и лигнин.

У сеянцев, облучавшихся единично в дозе 50 р, установлено снижение интенсивности оттока меченых ассимилятов из хвои в корни при суммарных дозах облучения 1750 р и 3500 р.

Одной из причин снижения интенсивности оттока ассимилятов из хвои в корни у сеянцев сосны, облученных в дозах 1750, 3000 и 3500 р, могло быть нарушение деятельности корней, связанное с отсутствием микоризы у этих сеянцев. Снижение притока меченых ассимилятов в корни 9-месячных сеянцев сосны наблюдал Нелсон (*Nelson*, 1964). Но задержка оттока ассимилятов из хвои не может быть объяснена только отсутствием микоризы. Возможно, что другой физиологический фактор (или совокупность факторов), которые обуславливают задержку оттока свежих  $C^{14}$ -ассимилятов в

корни у растений, страдающих от облучения, находятся в ассимиляционном аппарате. В хвое и корнях сеянцев сосны, облучавшихся ежесуточно в дозах 50 р в течение 35 – 105 дней, ассимиляты интенсивнее, чем у контрольных сеянцев, использовались для синтеза крахмала, но значительно менее интенсивно для синтеза клетчатки и лигнинов.

Полное подавление корней облучением не вызвало у сеянцев сосны прекращения передвижения ассимилятов из хвои в корни, что свидетельствует об относительно высокой радиоустойчивости транспортной системы даже у такого чувствительного к облучению вида, как сосна обыкновенная.

Кроме того, передвижение ассимилятов из хвои к корням, рост которых полностью заторможен, говорит в пользу того, что главный фактор, обеспечивающий отток ассимилятов из хвои, находится в самой хвое, в то время как направление преимущественного передвижения ассимилятов определяется местом нахождения зоны наиболее интенсивного в данный момент роста.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе представлены результаты изучения постфотосинтетического распределения углерода-14 у сеянцев сосны обыкновенной в первый год их жизни и у семилетних сосен в течение вегетационного периода. Полученные нами картины распределения фотоассимилированного радиоуглерода характеризуют организацию снабжения энерго-пластическим материалом основных органов растений сосны обыкновенной в два начальные периода их онтогенеза.

В первый год жизни растения сосны имеют травянистый тип строения. В этот период у них преимущественно развиваются хвоя и корни, стебель же имеет незначительные размеры. Так как в течение первого вегетационного сезона зона интенсивного роста периодически перемещается от корней к верхушечному побегу и обратно, то периодически изменяется и относительная интенсивность притока ассимилятов в корни. При этом в корни поступает только около 25–30% ассимилятов, а большая часть их накапливается в хвое. Высокая скорость и интенсивность передвижения ассимилятов, а также небольшие размеры сеянцев обусловливают быстрое (в течение одних суток) распределение по органам большей части свежеассимилированного углерода.

Семилетние сосны, использованные нами в опытах, представляли собой небольшие деревца и имели более сложную, чем у сеянцев первого года жизни, анатомо-морфологическую структуру и иной годичный ритм морфологических и физиологических процессов. Избранные сроки проведения опытов позволили характеризовать распределение ассимилятов в различные периоды годичного цикла развития растений сосны: период роста побегов и период скрытого роста (Сергеев и Сергеева, 1959; Сергеев, 1965, 1968).

Опыты показали, что в течение вегетационного сезона у молодых деревьев сосны закономерно изменяется направление передвижения основной массы ассимилятов вдоль ветвей и ствола (рис. I).

Изучение радиального передвижения ассимилятов в осевых органах показало, что в древесине сосны свежие ассимиляты используются лишь формирующимиися клетками древесины, прилегающими к камбию.

Так как наблюдения охватывали не только летний период, но и осенний, то нам удалось установить, что подобный характер локализации свежих ассимилятов в годичных кольцах древесины сосны имеет место не только в период интенсивного прироста древесины, но и после прекращения камбальной деятельности.

Следует отметить, что закономерности распределения мечевых ассимилятов в молодых деревьях сосны обыкновенной сходны с установленными рядом исследователей у молодых деревьев других видов сосны.

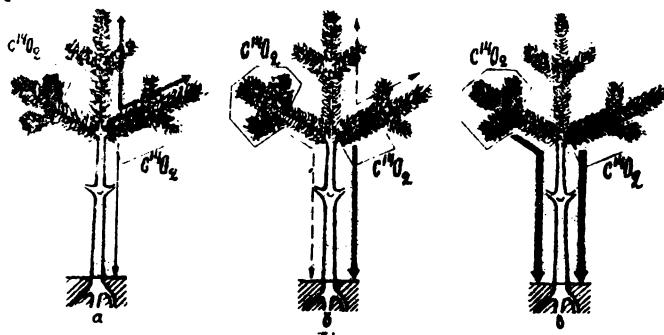


Рис. I. Схема распределения C<sup>14</sup>-ассимилятов в молодых деревьях сосны обыкновенной.

- а - период интенсивного роста молодых побегов;
- б - период прекращения интенсивного роста молодой хвои;
- в - период "скрытого" роста надземных органов.

Сопоставление постфотосинтетического распределения радиоуглерода у сеянцев первого года жизни и семилетних деревьев сосны показывает, что с возрастным усложнением анатомо-морфологической структуры растений сосны изменяется характер распределения ассимилятов: появляется четкая смена направления передвижения основной массы ассимилятов, определяемая физиологическим состоянием молодой хвои. В течение сезона у семилетних сосен изменяется скорость передвижения ассимилятов в восходящем и нисходящем направлениях.

Результаты опытов по изучению действия на углеродное питание сеянцев сосны хронического облучения лучами  $\text{Co}^{60}$  в целом подтвердили известное положение о высокой относительной радиустойчивости фотосинтеза (Кузин, Сун Чи и Саенко, 1958; Васильев, 1962), поскольку даже у сеянцев, облученных в дозах 1,5 - 3,0 кр, интенсивность фотосинтеза снижалась только на 25 - 30%, хотя указанные дозы, как показали наши опыты, являются для сеянцев сосны в конечном счете летальными.

Эти опыты также показали, что изменения в интенсивности фотосинтеза, а также в постфотосинтетическом распределении и метаболизации поступающих в органы ассимилятов происходят у сеянцев, которые облучались в дозах, вызывающих либо сильное нарушение морфогенеза, либо полное прекращение роста у сеянцев. Таким образом, отмеченные выше изменения в углеродном питании облученных сеянцев тем или иным образом связаны с прекращением ростовых процессов. Возможно, что усиление синтеза легкомобилизуемых запасных веществ у таких растений обеспечивает вывод ассимилятов из мест их синтеза и способствует поддержанию фотосинтеза на определенном, хотя и пониженном, по сравнению со здоровыми селицами, уровне.

Приведенные в данной работе экспериментальные данные могут служить основой для более глубокого изучения углеродного питания сосны и других древесных растений как в различные периоды жизни деревьев, так и в различные периоды годичного цикла их развития.

Мы полагаем также, что необходимо дальнейшее изучение углеродного питания хвойных растений, подвергающихся воздействию ионизирующих излучений, что важно с теоретической точки зрения и полезно в прикладном плане как разработка одного из разделов фитопатологии, поскольку сведения о лучевой болезни древесных растений в настоящее время довольно скучны.

## ВЫВОДЫ

1. На основании изучения постфотосинтетического распределения углерода- $^{14}$  у сеянцев первого года жизни и семилетних деревьев установлен ряд закономерностей передвижения и распределения ассимилятов у сосны обыкновенной.

2. У сеянцев первого года жизни, имеющих относительно простую анатомо-морфологическую структуру, сезонные изменения в распределении ассимилятов незначительны и обусловлены, в основном, перемещением зоны наиболее интенсивного роста от верхушечного побега к корням и обратно. При этом более половины ассимилированного углерода используется хвоей. У сеянцев интенсивное распределение ассимилятов происходит в течение первых суток после их синтеза. Свежие  $C^{14}$ -ассимиляты в хвои и в корнях наиболее быстро используются для синтеза полимерных соединений в первые 24 часа после подкормки сеянцев  $C^{14}O_2$ . Через трое суток после подкормки  $C^{14}O_2$  50–60% радиоуглерода во всех органах накапливается в полимерных соединениях. В период интенсивного роста сеянцев среди полимерных соединений крахмальная и гемицеллюлозная фракции содержат наибольшее количество радиоуглерода.

3. Сезонная картина распределения ассимилятов у семилетних сосен, обладающих сложной анатомо-морфологической структурой, имеет более сложный, чем у сеянцев первого года жизни, характер.

У семилетних сосен в течение сезона существенно изменяется скорость и интенсивность передвижения ассимилятов в ветвях и в стволе в восходящем и нисходящем направлениях.

В период интенсивного роста молодых побегов наибольшее количество ассимилятов в ветвях и стволе передвигается в верхушечные побеги.

В период прекращения интенсивного роста молодой хвои наиболее интенсивное передвижение ассимилятов в ветвях и в стволе происходит в нисходящем направлении.

В период "скрытого" роста надземных органов ассимиляты передвигаются вдоль осей всех порядков только в нисходящем направлении (исключение составляет отток из молодой хвои в почки не большого количества ассимилятов).

4. Молодая растущая в длину хвоя получает ассимиляты из хвои старших возрастов, но сама не снабжает пластическими веще-

ствами другие органы и части растений. С прекращением интенсивного роста молодая хвоя переходит на использование собственных продуктов фотосинтеза и становится экспортером ассимилятов в другие, главным образом, расположенные ниже части растений.

Переход молодой хвои на углеродное питание только за счет собственного фотосинтеза вызывает перестройку в распределении свежих ассимилятов во всем растении.

5. Из ствола ассимиляты, как правило, не поступают в боковые ветви, а в боковых ветвях – из осей низшего порядка в расположенные на них боковые оси более высокого порядка.

6. Во вторичную древесину ассимиляты передвигаются из флоэмы коры (луба) через камбий и используются слоями клеток, примыкающими к камбию. В более глубокие слои клеток древесины молодых годичных колец, а также в годичные кольца предшествующих лет, ассимиляты по сердцевинным лучам не поступают.

Характер распределения ассимилятов в молодом годичном кольце тех или иных участков ствола (ветвей) может быть изменен перерезанием коры (луба).

Ассимиляты не переходят непосредственно из проводящих путей (листовых следов) хвоинок в древесину годичного кольца. В сердцевину молодых побегов ассимиляты могут поступать из проводящих пучков (листовых следов) хвоинок.

7. Хвоя и кора молодых сосен являются основными вместилищами относительно легко мобилизуемых запасных веществ. В древесине около 90% поступающих в нее ассимилятов быстро используется на синтез клетчатки и лигнинов.

8. Хроническое гамма-облучение в суммарных дозах 35–350 р (суточные дозы 0,5 – 5 р) у сеянцев сосны в течение вегетационного периода не вызывает изменений в углеродном питании и морфогенезе.

При хроническом гамма-облучении в суммарных дозах 1500–5250 р (при суточных дозах 25 – 50 р) у сеянцев сосны на фоне прекращения ростовых процессов происходит снижение интенсивности поглощения  $\text{CO}_2$ , изменения в фотосинтетическом метаболизме углерода в направлении усиления синтеза неуглеводных продуктов, задержка оттока ассимилятов из хвои в корни, а также относительное усиление синтеза крахмала и гомицеллюз. Фотосинтез и механизм транспорта ассимилятов у сосны являются относительно радиоустойчивыми.

## ПУБЛИКАЦИИ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

1. О постфотосинтетическом распределении радиоуглерода в сосновой обыкновенкой. - Экология и физиология древесных растений Урала. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 35, Свердловск, 1963.
2. Распределение  $\text{Sr}^{90}$  и  $\text{Ru}^{106}$  по основным органам сосны. ДАН СССР, т. 151, № 6, 1963. (Совместно с Г.И.Махониной, М.Я.Волковой, Н.В.Тимофеевым-Ресовским).
3. Об углеродном питании растущих ветвей молодых сосен. - Экология и физиология древесных растений. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 43, Свердловск, 1965.
4. Распределение продуктов фотосинтеза в сосне. - Экология и физиология древесных растений. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 43, 1965.
5. Некоторые особенности фотосинтеза хвои сеянцев и взрослых растений сосны обыкновенной. Рефераты докладов второго Уральского совещания по экологии и физиологии древесных растений. Уфа, 1965.
6. О сравнительной характеристики фотосинтеза хвойных древесных растений. Рефераты докладов второго Уральского совещания по экологии и физиологии древесных растений. Уфа, 1965. (Совместно с В.И.Южковым).
7. Влияние азотного питания на фотосинтез сеянцев сосны обыкновенной. Рефераты второго Уральского совещания по экологии и физиологии древесных растений. Уфа, 1965. (Совместно с Ю.Л.Терешиним).
8. Радиочувствительность молодых сеянцев сосны обыкновенной в условиях хронического облучения на гамма-поле. Тезисы докладов симпозиума по проблемам радиочувствительности на молекулярном, клеточном и организменном уровнях. Новосибирск, 19-23 сентября 1966 г. (Совместно с Н.В.Куликовым).
9. Действие хронического гамма-облучения на молодые сеянцы *Ripiz sylvestris*. Информационный бюллетень "Радиобиология", № 10, 1967. (Совместно с Н.В.Куликовым).
10. Ионизирующая радиация и основные лесообразующие породы Урала. - Леса Урала и хозяйство в них. Материалы Уральской конференции по лесному хозяйству. Вып. 2, Свердловск, 1968. (Совместно с С.В.Тарчевской).

II. Влияние загрязнения почвы радионуклидами стронция и цезия на сеянцы сосны обыкновенной. Тезисы докладов. Симпозиум по миграции радиоактивных элементов в наземных биогеоценозах. И., 1968.

12. Действие хронического гамма-облучения на фотосинтетическую ассимиляцию и последующее распределение углерода в сеянцах сосны. - Тезисы докладов второй республиканской научной конференции "Механизмы биологического действия ионизирующих излучений", Львов, 1969. (Совместно с Н.В.Куликовым).

13. Влияние хронического гамма-облучения на распределение меченных ассимилятов в сеянцах сосны обыкновенной. - Действие ионизирующих излучений на гидробионты и наземные растения. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 74, Свердловск, 1970.

14. Влияние хронического гамма-облучения на формирование и рост сеянцев сосны обыкновенной. - Действие ионизирующих излучений на гидробионты и наземные растения. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 74, Свердловск, 1970. (Совместно с В.С.Раковым, Е.Н.Караваевой, Н.В.Мироновой).

15. Биологическое действие радионуклидов стронция и цезия на сеянцы сосны обыкновенной. - Материалы I Всесоюзного симпозиума по радиобиологии растительного организма. Изд. "Наукова думка", Киев, 1970. (Совместно с С.В.Тарчевской).

16. Влияние гамма-облучения на сеянцы сосны и лиственницы. Материалы I Всесоюзного симпозиума по радиобиологии растительного организма. Изд. "Наукова думка", Киев, 1970. (Совместно с Н.В.Куликовым).

17. General migration regularites of fission products in forest biogeocenoses and influence of incorporated radionuclides on woody plants. Symposium of radiecology. Centre d'etudes nucleaires de Cadarache, 8-12 september 1969. (Совместно с R.M.Alexakhin, R.T.Karaban, N.V.Kulikov, S.V.Tarchewskaia, M.A.Tikhomirov, E.B.Tyuryukanova).

18. Some aspects of radioactive fission of ionizing radiations on the woody plants. Symposium Internationale de radioecologie, vol. 11. Centre d'etudes nucleaires de Cadarache du au 12 septembre 1969. (Совместно с R.M.Alexakhin, R.T.Karaban, N.V.Kulikov, S.V.Tarchewskaia, M.A.Tikhomirov, E.B.Tyuryukanova).

РОТАРИННТ УФАН СССР.

Подписано к печати 8/ХП-70 г. ИС 18355.

Заказ 1048. Тираж 140 экз. Объем 1,2 а. л.