

11-15D
1989
1

БУЛЕТИНУЛ

АКАДЕМИЕЙ ДЕ ШТИИНЦЕ А РСС МОЛДОВЕНЕШТЬ

ИЗВЕСТИЯ

АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

1 1989

ISSN 0568-5192



Серия
биологических
и химических наук

**ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ СТАТЕЙ, НАПРАВЛЯЕМЫХ В ЖУРНАЛ
«ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР.
СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ И ХИМИЧЕСКИХ НАУК»**

В журнале «Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук» помещаются проблемные, экспериментальные и методические статьи, соответствующие его профилю. Работы, ранее опубликованные, редакцией не принимаются.

Статья должна иметь представление учреждения, где выполнялись исследования; две развернутые заверенные рецензии (внутренняя — специалиста учреждения, в котором работает автор, и внешняя — специалиста из другого учреждения).

Материал следует печатать на машинке (с обычным шрифтом) с одной стороны листа через два интервала. Текст и иллюстрации представлять в двух экземплярах. Объем статей, включая подписи под рисунками, таб-

Графики и фото представляются в 2 экземплярах в отдельных конвертах. В связи с двухколонной версткой журнала размеры рисунков по ширине не должны превышать 15 см — на одну колонку и 35 см — на две колонки. На обороте каждого рисунка указывается (карандашом) фамилия автора, сокращенное название статьи, порядковый номер рисунка. Фотографии должны быть качественными, надписи тушью можно делать только на втором экземпляре фото. На обороте иллюстрации с неясной ориентацией четко обозначить «верх», «низ».

Латинские названия животных, растений, микроорганизмов обязательно впечатываются на машинке, тщательно проверяются автором и визируются на первой странице рукописи.

Формулы и буквенные обозначения аккуратно и четко вписываются чернилами. Числовые буквы обводятся красным карандашом. Во всех случаях, когда строчные и прописные буквы одинаковы по начертанию, различаются только своими размерами, прописные буквы нужно подчеркнуть простым карандашом двумя черточками снизу, строчные — двумя черточками сверху. Следует также различать буквы *J* и *I*, для чего в рукописи *I* писать как римскую единицу. Показатели степени и индексы, а также надстрочные знаки отмечаются дугой (верхний индекс) или (нижний). Четко разграничивать в индексах написание запятой и 1 (1), штриха, 2 (двойки), *г* и *z*. Индексируемые сокращениями русских слов, должны быть согласно требованиям и пояснить.

В случае наличия замечаний рукописи отсылать авторам на исправление. Возвращение рукописи авторам на доработку не означает, что статья принята к печати. После доработки автор должен вернуть вместе с первым экземпляром статьи, а также отделить все замечания.

В конце статьи указать фамилию, имя, отчество авторов, их адреса и телефоны; наименование организации или предприятия, в котором проведена работа; дату написания статьи и рисунки (оба экземпляра); подписать все авторы.

Рукописи, оформленные без соблюдения перечисленных выше правил, редколлегией не рассматриваются.

Редколлегия оставляет за собой право исправлять и сокращать рукопись.

РЕДКОЛЛЕГИЯ

БУЛЕТИНУЛ

АКАДЕМИЕЙ ДЕ ШТИИНЦЕ А РСС МОЛДОВЕНЕШТЬ

ИЗВЕСТИЯ

АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

1 1989

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

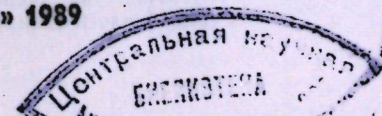
член-корреспондент АН СССР, академик ВАСХНИЛ А. А. Жученко, член-корреспондент АН МССР А. Ф. Урсу (главный редактор), академик АН МССР, академик ВАСХНИЛ М. Ф. Лупашку, академики АН МССР В. Х. Анестиади, А. А. Спасский, С. И. Тома, члены-корреспонденты АН МССР Н. Н. Балашова, И. Б. Берсукер (зам. главного редактора), Т. С. Гейдеман, Б. Т. Матиенко (зам. главного редактора), доктор химических наук П. Ф. Влад, доктор биологических наук М. Д. Кушиниренко, А. Г. Негру, Г. А. Успенский, Ф. И. Фурдуй, доктор сельскохозяйственных наук В. Н. Лысиков, доктор медицинских наук Г. В. Меренюк, кандидат биологических наук В. Г. Холмецкая (ответственный секретарь)

Журнал основан в 1951 году. Выходит 6 раз в год



Серия
биологических
и химических наук

Кишинев «Штиинца» 1989



1989 Известия
№1 АН Молд ССР
Сер. биологические
и химические
наук.

авторов пишется в русской транскрипции. Ссылки на неопубликованные работы не допускаются.

Статьи оформляются с использованием системы единиц СИ.

Фурдуй Ф. И. Стресс и здоровье	3
Ботаника	
Штефирца А. Г. Раннесарматская флора Бурсука, степень ее изученности и характерные особенности (по результатам исследования отпечатков листьев)	17
Ротару Г. И., Матиенко Б. Т., Турова А. В. Анатомические особенности околоплодника некоторых местных сортов яблони	20
Физиология и биохимия растений	
Телеуца А. С., Корсаков Н. И., Гаврилюк И. П., Зайцева Л. И. Содержание ингибиторов трипсина в семенах сои	28
Балмуш И. Л., Салькова Е. Г. Влияние обработок хлористым кальцием, гидрелом и дилудином на электрофоретический спектр белков паренхимы плодов яблони	32
Мантоптин А. И., Куренной Н. М. Регулирование качества плодов яблони опылением и прореживанием цветков кальцинированной содой	34
Генетика и селекция	
Жученко А. А. (мл.), Уцаповский Н. В. Взаимосвязь гетерозиса и частоты кроссинговера у томата	39
Зоология	
Андреев А. В., Стратан В. С. Экологические особенности пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) — опылителей плодовых и условия их существования в антропогенном ландшафте	43
Пойрас А. А. Фауна дендрофильных долгоносиков (Coleoptera: Attelabidae, Apionidae, Curculionidae) Молдавии	47
Паразитология	
Спасский А. А. Обзор зоологической системы ленточных гельминтов	54
Физиология и биохимия человека и животных	
Гуска Н. И. Изменение активности щелочной фосфатазы и α -амилазы в сыворотке крови при модуляции состояния нервной системы в условиях стресса	63
Химия	
Гамурарь В. Я., Цукерблат Б. С., Қалистру Р. К. Структурные ян-теллеровские искажения биоктаэдрического d^1-d^2 -кластера смешанной валентности в кристалле	68
Краткие сообщения	
Попушой И. С., Маржина Л. А., Коган Э. Д., Хрипунова Э. Ф. Туберкуляриевые грибы на культурных растениях Молдавии	74
Владимиров М. З., Тодераш И. К., Чорик Ф. П. Восточная речная креветка (<i>Macrobrachium nipponense</i> de Haan) — новый элемент гидрофауны Кучурганского водохранилища	77
Рефераты	

Ф. И. ФУРДУИ

СТРЕСС И ЗДОРОВЬЕ

Стресс и здоровье — проблема, обусловленная социально-экономическими, техническими, экологическими, демографическими и санитарно-гигиеническими условиями, т. е. явлениями, происходящими в сфере экономики, труда, учебы, быта, культуры и досуга. Стресс является категорией не только общепсихологической и медицинской, но и социальной, экономической.

Понятие стресс используется не только экспериментаторами, но и клиницистами, особенно широкое распространение оно получило в психиатрии. В связи с неопределенностью самого понятия «стресс», сложностью регуляции стресс-реакции и трудностью диагностики патопсихологии, клиника и диагностика стресса разработаны слабо.

И все же сегодня общезвестно, что поражения сердечно-сосудистой системы, являющиеся причиной более 50% всех случаев смерти, обусловлены действием стресс-факторов, вызывающих эмоциональное напряжение [42, 69, 95]. Альтерация эволюционно сложившихся взаимоотношений человека с окружающей средой оказывает для организма стрессовой и приводит к развитию стресса, который способствует увеличению также неврологических, эндокринных и других заболеваний [3, 4, 14, 15, 17, 18, 24, 27—29, 31, 34, 35]. Более 1/4 всех случаев временной нетрудоспособности приходится на долю болезней стресса.

Вообще в процессе жизнедеятельности организм человека постоянно сталкивается с действием факторов, вызывающих стресс и сказывающихся на его здоровье. Общепринято, что здоровье населения зависит более чем на 50% от образа жизни, на 15—

20% — от окружающей среды, на 20—25% — от наследственности и системы здравоохранения. Всё это свидетельствует о решающей роли экологических, бытовых и социально-экономических факторов в формировании и поддержании как здоровья, так и болезни человека. От этих факторов в значительной степени защищен лишь плод в чреве матери, но сразу при появлении на свет после перерезки пуповины живое существо постоянно подвергается действию холода, жары, пищи, микробов, психических травм и др. В наш век научно-технической революции реальная возможность стрессовых воздействий не уменьшается, а возрастает в результате появления новых необычных и чрезвычайно действующих факторов.

Если на первых этапах эволюции человека основными стресс-факторами для него являлись температурные воздействия, физические изнуряющие нагрузки, недоедание, то в век научно-технического прогресса они приобрели более острое начало, а многие из них значительно усложнились. На первый план вышли стрессовые агенты, фактически не встречавшиеся в процессе эволюции человека — гипокинезия и гиподинамия, эмоционально-психические, социальные, информационные нагрузки, ряд новых химических веществ. Особенно резко возросли психоэмоциональные нагрузки на людей вследствие усложнения межчеловеческих отношений, возрастания темпа жизни, увеличения объема необходимой информации, урбанизации, постоянного дефицита времени, ускорения развития культуры. Эти стресс-факторы, как и многие другие, предъявляют повышенные требования к физиолого-биохимичес-

ким ресурсам человека. Освобождение людей от тяжелой физической работы вследствие научно-технической революции без их вовлечения в соответствующие формы и виды активной жизнедеятельности — физкультура, спорт, туризм, работа на приусадебных участках и т. п. — пришло в противоречие с эволюционно закрепившимися взаимоотношениями между двигательным аппаратом и внутренними органами. Ведь в процессе своего исторического развития человек добывал пищу, защищался от невзгод, от многочисленных врагов и т. д. с помощью двигательного аппарата. Недостаточная двигательная активность не только нарушает координирующие взаимодействия соматической и двигательной систем, но и приводит к избыточному весу (около 30% населения страдает этим недугом).

Чрезмерно интенсивное и достаточно продолжительное действие стресс-факторов вызывает нарушение функции органов и систем и, как следствие, приводит к возникновению стрессовых заболеваний.

На первое место, пожалуй, в отношении влияния эмоциональных напряжений на внутренние органы можно поставить пищеварительную систему. Еще в своих первых исследованиях Селье указывал на изменения в пищеварительной системе в качестве одного из основных проявлений стресса. Обусловленные стресс-воздействием функциональные изменения в ЦНС отражаются на пищеварительной системе — усилением (спазм или повышенная перистальтика) или ослаблением (застой, снижение перистальтики) моторики, или смешанной реакцией обоого типа, а также повышением или снижением секреции пищеварительных соков и изменением кровообращения. У человека чаще всего нарушения пищеварительной системы возникают при действии таких стресс-факторов, как тревога и страх, обусловленные реальной или предполагаемой опасностью, конфликтные ситуации, скорбь, постоянное психическое напряжение [54]. Стресс-факторами, влияющими на

деятельность желудочно-кишечного тракта, могут стать также эмоции, которые человек не воспринимает как отрицательные, например, напряженная деятельность, к которой он проявляет интерес, видит главный смысл своей жизни, увлечение риском и т. д. Считается, что у «воинственного» типа, склонного к агрессивности, обидчивости, враждебности, больше встречается явление гиперфункции — спазмы, боли в животе, гиперсекреция. У податливого типа, для которого характерны такие эмоции, как грусть и чувство фрустрации, обнаруживается, наоборот, гипофункция — запоры, тошноты, отсутствие аппетита [51]. Повреждения слизистой желудка, по своим морфологическим свойствам напоминающие те изменения, которые описал при экспериментальном стрессе Селье, наблюдаются и у людей при интенсивном и продолжительном действии стресс-факторов, в связи с чем получили название стрессовой язвы. Часто они обнаруживаются при тяжелых операциях и различного рода ранениях, особенно связанных с большой кровопотерей и шоком, септическим состоянием и воспалением мозга. Повреждения слизистой желудка и двенадцатиперстной кишки представлены в виде эрозий или язв диаметром, не превышающим 1 см, без соединительной ткани по краям [55, 88]. Смертность при наличии стрессовой язвы высокая — около 50%, поскольку кровотечения, перфорация клинически чаще всего немые или же их симптомы завуалированы основным заболеванием [93].

При стрессовых воздействиях обнаруживаются функциональные заболевания пищеварительной системы, которые, в отличие от органических, не сопровождаются анатомическими повреждениями и не обусловлены инфекцией, неправильным питанием или аллергией. Гастроэнтерологи считают, что жалобы, с которыми обращаются к ним больные, примерно в половине случаев связаны с функциональными нарушениями: функциональная кишечная диспепсия (раздражение толстой кишки), функциональная желудочная диспепсия, запор, синдром

солнечного сплетения, реже — спазм пищевода, функциональные рвоты, псевдоульцерогенный синдром, псевдоаппендицит, отрыжки, аэрофагия.

Язвенная болезнь с этиологической точки зрения представляет собой не единую нозологическую единицу, а группу болезней, где за общей клинической картиной скрывается этиопатогенетическая неоднородность и доля стресса в их развитии неодинакова. При помощи ретроспективного анализа анкет больных и на основе клинических исследований доказана значительная роль стресса в этиопатогенезе язвенной болезни, особенно при психическом стрессе [81].

Другой органической болезнью желудочно-кишечного тракта, в этиопатогенезе которой важное место занимает эмоциональный стресс, является язвенный колит, хотя в последнее время появились данные о существенном значении в его развитии и аутоиммунных реакций [90].

Признание ведущей роли психического стресса в развитии язвенной болезни и язвенного колита дали основание [82] считать единственным рациональным лечением язвенной болезни психотерапию и рекомендовать бром и кофеин в качестве основного лечения при всех формах психосоматических болезней. Это, конечно, крайняя точка зрения. В целях профилактики и лечения заболевания, вне всякого сомнения, важно устранить влияние стрессора, для чего прежде всего надо его идентифицировать. Это требует от врача много времени, умелого сбора и точного составления анамнеза, а от пациента — желания устранить действие стрессора. При этом, естественно, нельзя отрицать необходимость осуществления профилактических мероприятий на уровне органа-мишени.

При действии на организм стресс-факторов в формирование ответной реакции вовлекается и сердечно-сосудистая система, которая отвечает адренергической тахикардией, повышением сократительной способности, увеличением минутного объема и потреблением кислорода, а также перераспределением крови. Эта реакция аналогична реакции на физическую

нагрузку. В эксперименте на животных было показано, что различные стрессовые воздействия (иммобилизация, гипоксия, содержание в неволе, введение адреналина, норадреналина и др.) приводят к изменениям в миокарде, затрагивающим основные компоненты мышечных клеток и интерстиций. Меерсон [18] считает, что при стрессе прежде всего и в наибольшей степени повреждаются мембранные механизмы клеток сердца, ответственные за транспорт Ca^{2+} и адренореактивность. В миофибриллах обнаруживаются гиперконтрактильные зоны и более поздние регрессивные изменения, вплоть до исчезновения поперечной полосатости миофибрилл и их распада. Канальцы саркоплазматического ретикулаума расширяются и одновременно повышается их проницаемость для макромолекул. Регрессивные изменения затрагивают также митохондрии, нарушается строение крист, появляются комкообразные отложения кальция [61, 73, 89].

Патологические реакции при стрессовых воздействиях со стороны сердца — нарушение ритма и регионального коронарного кровотока. Какая из них будет преобладать, зависит от: а) интенсивности стрессового возбуждения и гуморальных реакций; б) отсутствия или наличия гипокальциемии; в) наличия или отсутствия фиброзных отложений, вблизи которых часто имеются повреждения волокна проводящей системы; г) состояния коронарных артерий — наличие стадии атероматоза или стеноза их просвета; д) величины кровяного давления [93].

Изучение сердечной деятельности водителей автотранспорта при интенсивном уличном движении, докладчиков при публичных выступлениях выявило учащение пульса и наличие предсердных и желудочковых экстрасистов. Могут иметь место при интенсивных стрессовых воздействиях также и серьезные аритмии, такие как пароксизмальная тахикардия, и кратковременная фибрилляция желудочков [58]. Стрессирование служит в качестве пускового механизма аритмии сердца у тех людей, у которых уже имеются патологические изменения: аномалии венечных сосудов (гипопла-

зия, атеросклероз, фибромускулярная дисплазия), проводящих сосудов и внутрисердечных нервов и узлов [52]. При сильных стрессовых воздействиях вследствие возникновения мерцания желудочков (адренергический эффект), реже — подавления активности синоатриального узла, замедления проведения импульсов в области границы между предсердиями и желудочками и остановки желудочков (парасимпатический эффект) может наступить внезапная смерть [49, 52].

Сегодня к классическим факторам риска, которые значительно ускоряют развитие коронарного атеросклероза, — гипертензия, гиперлипидемия, сахарный диабет, ожирение и курение, все чаще относят и действие стрессоров. Стало весьма распространенным представление о склонности к преждевременному развитию коронарного атеросклероза и ишемической болезни сердца у лиц, живущих в нарастающем темпе современной цивилизации, особенно у тех, у которых есть внутренняя потребность добиться как можно больших результатов за как можно более короткий период времени [63]. Лица, подвергаемые длительным воздействиям стресса, особенно в домашней обстановке, чаще заболевают острым инфарктом миокарда. Показано, что длительное воздействие целого ряда профессиональных и социальных стрессовых ситуаций играет роль фактора риска [59]. Считается, что внезапное напряжение всех сил при неблагоприятных обстоятельствах, к которым человек не привык и к которым не может приспособиться, является единственной причиной острого инфаркта миокарда. Его возникновение связывают с некрогенным действием катехоламинов и гистамина на сердечную мышцу [60].

Влияние стрессовых воздействий на гипертензию доказано в экспериментальных исследованиях. Например, у мышей, привыкших жить в изоляции с малого возраста и переведенных в коллективные клетки во взрослом состоянии, обнаруживалось повышение кровяного давления, которое обусловлено агрессивностью и враждебностью животных. Эпидемиологическими исследованиями выявля-

но, что в «стрессовых» районах США среди мужчин негров гипертензия и ряд психических отклонений встречаются значительно чаще. Наиболее выраженное повышение систолического и диастолического кровяного давления обнаруживалось при наличии чувства страха и необходимости принятия решения в короткий срок [103]. Несколько более устойчиво кровяное давление у людей, умеющих владеть своими чувствами, подавлять свои эмоции и агрессивное настроение [83].

Вместе с тем в последнее время появились данные, показывающие, что повторное воздействие стрессоров может оказать и положительное воздействие на сердечно-сосудистую систему. Оно повышает устойчивость к неблагоприятным условиям внешней среды и обеспечивает нормальную рефлекторную регуляцию диастолического наполнения сердца [72].

Стрессовые воздействия очень часто приводят к нарушению сна, которое является одной из наиболее распространенных болезней человека. Кратковременное недосыпание вследствие действия стрессоров можно легко компенсировать, но длительное ведет не только к физической усталости, но и психическим расстройствам. Наиболее чувствительна к стрессовым воздействиям фаза «быстрого движения глаз», посредством которой сон помогает человеку справиться с нерешенными проблемами, поэтому ее нарушение чаще ведет к изменениям со стороны психики [65]. Другим нарушением сна может быть расшатывание его ритма, что приводит к вегетативным расстройствам, нарушениям памяти, концентрации и головным болям. Одновременно оно сказывается на суточном ритме гормонов, который эволюционно закреплен. В условиях нормы пик секреции АКТГ и кортизола в утренние часы (от 3 до 12 ч), пролактина — в ночные часы (с 24 ч вечера до 5 ч утра), гормона роста — в начале сна (с 23 ч вечера до 1 ч утра).

В настоящее время принято считать, что в патогенезе мигрени, хотя она метаболически обусловленная патологическая реакция сосудов, важную роль играют стрессовые факторы,

которые выполняют роль пусковых механизмов. Такими факторами могут быть психические — конфликтные ситуации и переутомление, физические — сильный шум, пребывание в накурленном помещении и гормональные — гормональное сопровождение менструации. Предполагается, что основным патогенетическим фактором является нарушение метаболизма серотонина, обладающего сосудосуживающим действием. Нельзя, однако, исключать участие других вазоактивных полипептидов — вазопрессина, окситоцина, соматостатина, ангиотензина, вещества Р, брадикардина и др.

Стресс-факторы, такие, как психическое напряжение, перегрузка органов чувств (зрения и слуха), могут провоцировать так называемые тензивные боли, обусловленные мышечными спазмами в области головы и шеи, которые, в отличие от мигрени, не носят резкого пароксизмального характера и не сопровождаются светобоязнью или пищеварительными расстройствами, а появляются в течение дня в виде нарастающего тупого давления в затылке.

При сильных и острых действиях стресс-факторов может наступить мозговой инсульт, в развитии которого принимает участие АКТГ, альдостерон, вазопрессин, гормон роста, пролактин, ренин и др. Немаловажное значение имеют эндорфины, способствующие подавлению дыхательного и сосудодвигательного центров. Успешное использование кортикоидов для лечения ишемических нарушений объясняется не только блокадой АКТГ, но и гипофизарных эндорфинов.

Клиническая картина стресса, как и сами механизмы его развития, в значительной степени предопределяются изменениями функции желез внутренней секреции. Поэтому о развитии стресса в первую очередь судят по изменению уровня гормонов в крови и моче: АКТГ, эндорфинов, глюкокортикоидов, катехоламинов, гормона роста, пролактина, половых гормонов, антидиуретического гормона и др.

Сразу же после начала действия стресс-фактора из передней доли гипофиза выбрасывается АКТГ, стимулирующий кору надпочечников, вслед-

ствие чего в кровь выделяется значительное количество кортикостероидов. Глюкокортикоиды стимулируют неогликогенез, который обеспечивает организм запасами готовой к использованию энергии, столь необходимой для адаптации к стрессовой ситуации. Кроме того, они вызывают катаболические изменения, в результате чего отмечается потеря массы тела, уменьшение массы печени, атрофия лимфатических узлов, сморщивание вилочковой железы, угнетение иммунных и воспалительных реакций, кровоизлияния в желудочно-кишечном тракте и др.

Прекурсорной молекулой, из которой освобождается ряд гормонов, в том числе АКТГ, является проопиомеланокортин (который еще предлагают называть протропином); образующийся в кортикотропных клетках аденогипофиза, промежуточной доле гипофиза, гипоталамусе и некоторых других образованиях мозга, секреторных клетках АПУД слизистой оболочки кишечника и бронхов, а также в плаценте. АКТГ выделяется в кровоток из клеток аденогипофиза. Из проопиомеланокортина высвобождается также β-липотропный гормон, от которого отщепляется β-эндорфин [79].

АКТГ выбрасывается под действием кортикотропина — регулирующего гормона. Последний был выделен в 1981 г. из гипоталамуса овцы в виде полипептида, состоящего из 41 аминокислоты [67]. Стимулятором секреции АКТГ является также вазопрессин. Выделение АКТГ подчиняется суточному ритму с утренним максимумом и вечерним минимумом. Непродолжительные стрессовые воздействия обычно не нарушают суточный ритм, но могут сдвинуть его и увеличивают число и продолжительность секреторных эпизодов.

АКТГ стимулирует стероидогенез главным образом кортизола, но оказывает влияние и на секрецию андрогенов. На секреции альдостерона сказывается лишь при высоких дозах, однако при стрессе стимуляция альдостерона осуществляется при помощи цепи катехоламины—ренин—ангиотензин. АКТГ оказывает также экстрадреналовое действие: липолити-

ческое и на функции мозга. Он способствует повышению внимания и чувства уверенности, сосредоточенности, снижению страха и депрессии.

При стрессовых воздействиях резко повышается содержание в крови кортикостероидов, которые выделяются корой надпочечников. Уровень их активности можно оценить по продукту их утилизации организмом — 17-гидрокортикостероидом. Для проблемы стресса кортизол представляет особый интерес, поскольку он оказывает стимулирующее влияние на фенилэтанолламин-N-метилтрансферазу, энзим, необходимый для синтеза катехоламинов, и способствует перераспределению метаболической энергии — превращает белки и жиры в углеводы и тем самым способствует быстрому высвобождению запаса энергии. Глюкокортикоиды снижают захват глюкозы отдельными тканями, за исключением тех, которые во время стресса должны в первую очередь обеспечиваться энергией, — мозга, миокарда и эритроцитов. Но при высоком уровне кортизола, наблюдаемом при частом и сильном стрессировании организма, он может вызвать и такие вредные последствия, как ускорение артериосклеротических изменений, задержка натрия и воды, что может привести к развитию гипертонии, остеопороза, панкреатита, глаукомы, катаракты, а нарушение свертываемости крови способствует развитию тромбозов, замедляет заживление ран, снижает количество лимфоцитов, вследствие чего угнетается иммунитет, подавляет гонадную активность, а у детей тормозит рост.

Другим гормоном, играющим большую роль при стрессе, уровень которого увеличивается, является β -эндорфин. Он выделяется из гипофиза в общий кровоток в основном вместе с АКТГ и оказывает анальгезирующее действие. Ответная реакция при стрессе характеризуется также мобилизацией мозговых эндорфинов [71]. Между уровнем β -эндорфинов в цереброспинальной жидкости и болевым синдромом имеется тесная взаимосвязь. Чем выше уровень β -эндорфина в ликворе после операции, тем

меньше нуждаются больные в обезболивании. Считается, что повышение уровня β -эндорфина во время родов обеспечивает обезбоживание. Анальгетический эффект, вызванный иглоукалыванием, или аналгезия, вызванная у туземцев ритуальными танцами, обеспечиваются выделением β -эндорфина [70]. Действие β -эндорфина на психику обусловлено его действием на опиатные рецепторы, одни из продуктов его распада обладают нейролептическим, другие — психостимулирующим эффектом [79]. β -эндорфин стимулирует чувство голода и жажды. В эксперименте было установлено его влияние на возникновение стрессовых язв в желудке и кишечнике. Он усиливает секрецию гипофизарного пролактина, вазопрессина, гормона роста, гипоталамического холецистокинина и панкреатического инсулина и глюкагона и ингибирует секрецию гонадотропинов, АКТГ, вещества Р, нейротензина, соматостатина, тиреотропина. Во время стрессовой реакции β -эндорфин может вызвать кардиодепрессивный и гипотензивный эффект и депрессивное действие на дыхательный центр [91].

Считается, что и энкефалины, и пентапептиды, также воздействующие на опиатные рецепторы и встречающиеся в центральной и периферической нервной системе, аденогипофизе и секреторных клетках пищеварительной системы, имеют большое значение в развитии стрессовой реакции, особенно их содержание в мозговом веществе надпочечников, где они образуются из крупной молекулы-предшественницы в хромоаффинных клетках одновременно с катехоламинами и выделяются вместе с ними. Энкефалины помимо подавления стероидогенеза в коре надпочечников способствуют аналгезии при стрессе.

Психические стрессоры являются сильными провоцирующими факторами стимуляции АКТГ, кортизола и β -эндорфина. Уже давно известно о повышении уровня кортизола во время сдачи экзаменов, вследствие конфликтов на работе, при невыполнении порученного задания и др. Особенно влияют те психические воздействия, которые задевают чувство собствен-

ного достоинства или дают сознание того, что стрессор не может быть преодолен. Повышенное содержание стероидов обнаруживается при эндогенных депрессиях. Имеется обширная литература о стимуляции выделения АКТГ, кортизола и β -эндорфина при хирургических операциях, хотя до настоящего времени еще не установлена доля при этом влияния психического фактора, боли, действия анестезии, предоперационной медикаментозной подготовки и самого хирургического вмешательства [85, 96]. При шоковых состояниях на фоне повышенного уровня АКТГ может иметь место значительное снижение содержания кортизола и β -эндорфина. Повышение уровня β -эндорфина в этом случае было бы неблагоприятно для организма, ведь он оказывает гипотензивное и кардиодепрессивное действие.

Интенсивная физическая нагрузка, особенно сопряженная с психическим напряжением, приводит к повышению концентрации АКТГ, кортизола и β -эндорфина, если же она незначительна, тренировочного характера, уровень кортизола в плазме может снизиться из-за усиленной утилизации его тканями организма. При длительной, хотя и менее интенсивной, физической нагрузке уровень кортизола выше, чем при очень интенсивной, быстро ведущей к истощению. Конечно, при этом большое значение имеет тренированность человека [79]. Роды вызывают повышение уровня АКТГ, кортизола и β -эндорфина как у матери, так и у плода.

Особое ухудшение физического и психического состояния, проявляющееся утомляемостью и истощением, вплоть до возникновения острого адреноренального криза, наблюдается у больных с адреноренальной недостаточностью. Его вызывают не только такие стрессовые воздействия, как хирургическая операция, инфекция, травма, действие холода или солнечных лучей, алкоголь, седативные и психофармакологические средства и др., но и незначительные стрессоры повседневной жизни [62, 96]. Поэтому очень важно для предупреждения вредных последствий

стресса своевременно выявить больных с недостаточностью надпочечников.

При стрессовых воздействиях резко повышается уровень катехоламинов, которые используются для изучения стрессовой реакции. Основным источником адреналина — мозговое вещество надпочечников, норадреналина — постганглионарные окончания симпатической нервной системы. Секрция адреналина регулируется лимбической системой, ведущая роль в этом процессе принадлежит миндалевидным телам. Базальные миндалевидные тела обуславливают реакцию страха, тревоги, беспомощности и угрызения, а также реакцию на новые, непредвиденные обстоятельства, центральные же миндалевидные тела — реакцию, направленную на достижение определенной цели, мобилизацию к физической нагрузке, к нападению и к бою. При возбуждении базальных миндалевидных тел стимулируется секреция преимущественно адреналина, центральных миндалевидных тел — норадреналина [75]. Поскольку определение уровня катехоламинов в плазме достаточно сложно, в клинике чаще всего их обнаруживают в моче методами хроматографии.

Усиленная физическая нагрузка приводит к увеличению содержания катехоламинов, однако отношение повышенного уровня норадреналина к уровню адреналина составляет от 10:4 до 10:1. Если физическая нагрузка сопровождается эмоциональной окраской, то выделение адреналина усиливается. Преимущественная секреция адреналина имеет место при всех эмоциональных нагрузках: публичных выступлениях, просмотре кинокартин о насилиях, сдаче экзаменов, управлении автотранспортом в условиях интенсивного уличного движения и др. [92].

Хирургический стресс стимулирует секрецию катехоламинов, предоперационное беспокойство — прежде всего адреналина, а сама операция — норадреналина. При родах вначале повышается концентрация адреналина, а впоследствии вплоть до послеродового периода — норадреналина.

При метаболическом стрессе, особенно при гипогликемии (снижение уровня глюкозы ниже 2,3 ммоль/л), обнаруживается увеличение концентрации адреналина [99].

Повышение концентрации адреналина в плазме, примерно вдвое превышающее норму (50—100 пг/мл), приводит к увеличению частоты сердечных сокращений, а почти в 3 раза (75—125 пг/мл) — начинает влиять на липолиз и на систолическое артериальное давление, в 4 раза (150—200 пг/мл) — вызывает гликемию и кетогенез, а в 10 раз (свыше 400 пг/мл) — подавляет секрецию инсулина. Действие адреналина зависит не только от абсолютной его концентрации в крови, но и от концентрации в рецепторах и тканях [57].

Острые стрессовые воздействия повышают секрецию соматотропина. Гипофизарный гормон роста регулируется импульсами, поступающими из вентромедиального и дугообразного ядер гипоталамуса, причем это воздействие с помощью соматостатина — ингибирующее, а соматостатина — стимулирующее. К этим ядрам поступают стимулирующие импульсы из гиппокампа и базолатеральной части миндалевидных ядер. Гормон роста является протеоанаболическим гормоном и во взаимодействии с инсулином участвует в синтезе белка [48]. При стрессовых воздействиях: кратковременная физическая нагрузка, психический стресс, внушение в состоянии гипноза, травма, хирургическая операция, острые боли, электрошок, сильный шум, септические состояния и др. имеет место резкое повышение уровня гормона роста. Это как бы защищает белки от катаболического действия кортизола. Но совместно с кортизолом и адреналином он является антагонистом действия инсулина на углеводный обмен [74]. Психоземotionalный стресс у детей вызывает уменьшение содержания гормона роста вследствие нарушения сна — отсутствует 4-я и значительно укорочена 3-я его стадии, необходимые для секреции этого гормона и тем самым имеющие для них решающее значение.

При действии на организм стресс-факторов резко повышается секреция пролактина [56, 97]. Он образуется в пролактиновых клетках гипофиза. Стимулирует его секрецию тиреотропин, эстрогены, серотонин, γ -аминомасляная кислота, β -эндорфин, холецистокинин, вещество P, ингибируют же — дофамин, гастрин и нейротензин. Физическая нагрузка повышает уровень пролактина и в отличие от гормона роста его стимуляция не зависит от степени тренированности. Нарушение менструального цикла у спортсменок обусловлено гиперпролактинемией. Повышенный уровень пролактина приводит к подавлению гонадной активности у женщин, поэтому особенно часто у девушек, интенсивно занимающихся спортом, встречается аменорея. Известно влияние пролактина на лактацию [53]. Предоперационная подготовка и сама хирургическая операция, электрошок, гастроскопия, ректоскопия, психические воздействия вызывают повышение концентрации пролактина в плазме крови. Во время беременности и родов под влиянием эстрогенов имеет место стимуляция секреции пролактина. Тепловое воздействие, в частности сауна, вызывает резкое повышение уровня пролактина (в 1000 раз) [101]. Мужчины при действии на них стресс-факторов из-за низкого базального уровня эстрогенов реагируют меньше, чем женщины, повышением содержания пролактина в крови.

Операционный стресс снижает уровень тестостерона. Кратковременная физическая нагрузка увеличивает содержание тестостерона в крови, хотя секреция ЛГ и пролактина не изменяется. При длительном стрессе, в том числе психическом, секреция тестостерона снижается, по-видимому, вследствие ингибции секреции андрогенов в яичках.

Содержание инсулина во время стресса претерпевает фазные изменения. Во время первой фазы, для которой характерно выделение адреналина, секреция инсулина подавляется, а на метаболизм действуют в основном «диабетогенные» гормоны. При этом повышается гликемия и может

возникнуть так называемый стрессовый диабет. Во второй фазе стрессовой реакции, когда прекращается секреция адреналина, повышенный уровень гликемии стимулирует секрецию инсулина, при помощи которого преодолевается влияние антагонистов инсулина. Иногда образование инсулина потенцируется продолжающейся секрецией гормона роста. У диабетиков, у которых секреторная реакция инсулина недостаточна, стресс ведет к метаболической декомпенсации, которая завершается диабетической комой, поэтому необходимо специальное медикаментозное обеспечение диабетиков в стрессовых ситуациях [50, 86].

На приматах было показано, что уровень андрогенов изменяется при нарушении социальной иерархии и положения в группе, а у человека — при эмоциональных воздействиях. Достижение победы в спорте и достижение общественного успеха, сопровождающиеся внутренним удовлетворением и приятными эмоциями, ведут к повышению уровня андрогенов. При стрессовых ситуациях под воздействием АКТГ высвобождаются адренальные андрогены, а гонадные — ингибируются.

Хирургический стресс ведет к снижению уровня тестостерона и повышению уровня ЛГ [102].

Действие высокой температуры (пребывание человека в сауне) вызывает некоторое снижение уровня тестостерона, в то время как уровень андростендиона, который частично вырабатывается в надпочечниках, повышается. Пятидневные боевые учения с высокими энергозатратами и недостаточным питанием и сном, строгой дисциплиной приводили к быстрому снижению уровня тестостерона [48]. То же самое обнаруживается при марафонском беге, физически истощающем бегуна. Во время тяжелой физической нагрузки у мужчин начальное повышение уровня тестостерона постепенно снижается, а при продолжающейся нагрузке может достичь исходных или еще более низких значений, у женщин — приводит к аменорее [64]. Величина снижения и время его наступления зависят от

продолжительности и интенсивности физической нагрузки.

Комплексное изучение гормональной активности желез внутренней секреции при стрессе позволило Робу [23] выяснить их взаимосвязи и взаимодействия по «вертикали» и «горизонтально» в процессе развития стресса. Это дало ему возможность обосновать более адекватную нейроэндокринную и гормональную коррекцию функций при действии на организм стресс-факторов и построить математическую модель функционирования эндокринной системы при стрессе.

У человека относительным показателем стресса могут быть синтезируемые печенью под воздействием глюкокортикоидов и АКТГ протенны: кислые α_1 -глобулопротени, α_1 -антитрипсин, церулоплазмин, С-реактивный белок, фибриноген, гаптоглобин и серомукоид. Поскольку их полупериод значительно продолжительнее такового АКТГ и глюкокортикоидов, то они могут служить в качестве индикатора действия в прошлом стресс-факторов.

Церулоплазмин обнаруживает энзиматическую активность: полифенолоксидазную и ферроксидазную [94]. Полифенолоксидазная активность используется для простого определения церулоплазмينا. При стрессе уровень церулоплазмينا в крови повышается.

Исследование биохимических механизмов реагирования ЦНС и пластических преобразований на клеточном и молекулярном уровнях при действии стресс-факторов позволило Хайдарлину [41] показать, что стресс-реакция, вызванная разными по природе стресс-факторами, отличается на уровне ЦНС региональной специфичной от путей развития стресса. Основные же биохимические механизмы стресса и адаптации были вскрыты Меерсоном [18].

Таким образом, исследования последних лет показали, что в развитии стресса участвуют не только АКТГ и кортикостероиды, но и комплекс других гормонов, пептидов и гуморальных факторов.

Из структур ЦНС наибольшее значение в развитии стресса имеют: а) гипоталамус, обеспечивающий

главным образом нейрогуморальную регуляцию через паравентрикулярные и супраоптические ядра и заднюю долю гипофиза полипептидными гормонами (вазопрессин и окситоцин) и инфундибулярную систему, которая в области медиальной возвышения передает свои гормоны в портальный кровоток, а оттуда через кровь — в переднюю и среднюю доли гипофиза; б) ретикулярная формация, лимбическая система и неокортекс, осуществляющие в основном нейрогенное влияние. По сведениям Штирбу и соавт. [46], существенную роль в формировании стресс-реакции играет также мозгочок.

Многочисленные данные Судакова [28, 29] о генезе устойчивой артериальной гипертензии свидетельствуют о том, что пути реализации стресс-реакции различны. Им описано три «порочных круга», вызывающих «застойное» возбуждение в условиях многочасовой стимуляции отрицательных центров гипоталамуса. Это — циркуляция внутри лимбико-ретикулярных структур; циркуляция возбуждений, идущих через гипофиз и вегетативную систему к надпочечникам и от последних, посредством гормонов, к ретикулярной формации среднего мозга; наконец, циркуляция между прессорными и депрессорными аппаратами сосудов.

Стимул, вызывающий стрессовую реакцию, воспринимается сенсорными рецепторами, импульсы от которых по сенсорным путям периферической нервной системы поступают к мозгу. Согласно [84], в ЦНС от главных путей, восходящих к неокортексу, ответвляются нервные коллатерали, направляющиеся в ретикулярную формацию и посредством которых воспринимаемые события интегрируются с эмоциональными состояниями, кодируемыми в гипоталамусе и лимбической системе. Эти расходящиеся пути в конце концов вновь соединяются с основными восходящими путями и идут в неокортекс, где проводится интерпретационный анализ раздражителя [47]. «Эмоционально окрашенная» интерпретация, осуществляемая в неокортексе, переходит затем по каналам обратной связи в лимбическую

систему [66]. Если неокортикально-лимбическая интерпретация психосоциального раздражителя приводит к восприятию его как угрозы, вызова или чего-то крайне неприятного, тогда, вероятнее всего, за этим последует эмоциональное возбуждение. Активация эмоциональных механизмов становится стимулом основных психосоматических «осей стресса» [47].

Вслед за неокортикальной и лимбической интеграцией нервный импульс нисходит к задним отделам гипоталамуса (в случае симпатической активации) и к переднему гипоталамусу (при парасимпатической активации). Отсюда симпатические нервные пути спускаются от задних областей гипоталамуса через грудной и поясничный отделы спинного мозга. Пройдя через цепочку симпатических ганглиев, симпатические проводящие пути затем иннервируют соответствующие органы. Парасимпатические пути спускаются от переднего гипоталамуса через черепной или крестцовый отделы спинного мозга к конечным органам [68]. Эффекты активации автономной нервной системы на конечные органы проявляются сразу и не могут иметь хронический характер из-за ограниченной способности симпатических нервных окончаний постоянно выбрасывать медиаторы в условиях длительного сильного раздражения.

Специфические соматические изменения при стрессовых воздействиях, подготавливающие мышцы к действию — бороться с угрозой либо бежать от нее, являются результатом активации дорсомедиальной части миндалевидного тела и гипоталамо-гипофизарной оси. Из дорсомедиальной части миндалевидного тела нисходящий поток нервной импульсации идет к латеральной и задней гипоталамической областям [87]. Отсюда нервные импульсы проходят через грудной отдел спинного мозга, сходясь в чревном ганглии, а затем — к мозговому слою надпочечников [68]. Стимуляция мозгового слоя надпочечников приводит к выделению адреналина и норадреналина, которые усиливают генерализованную адренергическую соматическую активность, что

идентично прямой симпатического возбуждения с разницей лишь в том, что для появления видимого эффекта требуется интервал времени в 20—30 с при увеличении продолжительности эффекта примерно в 10 раз [100].

Наиболее пролонгированные соматические реакции при стрессовых воздействиях осуществляются адренортикальной, соматотропной и тиреоидной осями. Считается, что эти оси не только связаны с самыми продолжительными фазами стрессовой реакции, но и требуют для активации более интенсивной стимуляции [78]. Адреномедулярная и адренортикальная системы играют важную роль в формировании стресс-реакции и являются центральными органами, участвующими во всех этих трех основных «осях стресса» [47].

По [80] возможность реализации разных «осей стресса» связана с действием стресс-факторов на «начальные звенья» нервной системы и дальнейшими путями распространения стимулов. Так, действие стресс-факторов физического или химического порядков, вызывающее «соматический стресс», осуществляется через переднюю туберальную область, откуда освобождающийся кортикотропин-рилизинг-фактор через капиллярное сплетение в срединном возвышении гипоталамуса поступает в переднюю долю гипофиза. В то же время реакция на «психический» стресс (например, на боль) осуществляется по следующему пути: кора мозга—лимбическая система—каудальный отдел подбугорной области—спинной мозг—брюшные нервы—мозговое вещество надпочечников—адреналин—нейрогипофиз—АКТГ—кора надпочечников [98].

Триггерную роль в развитии стресса при остром действии стресс-факторов играет холинергическая система. Симпатико-адреналовая система в начальном периоде стрессирования обеспечивает главным образом развитие адаптивных реакций. Доказано, что вклад, вносимый одними и теми же образованиями мозга или физиологическими системами, и их значение в развитии стресса и адаптации на раз-

ных этапах их проявления неодинаков и предопределяется природой, особенностями влияния стресс-факторов и экологическими условиями, в которых они действуют [39].

Проведенное нами системное изучение функционального состояния организма при действии стресс-факторов различной природы показало, что архитектоника его ответа интегральная, а ее составными компонентами являются стрессовая, гомеостатическая, адаптивные и патологические реакции, синхронно или гетерохронно протекающие в диверсных органах и системах. На разных этапах действия стресс-факторов, в зависимости от их силы и продолжительности, в интегральной реакции может доминировать один из ее компонентов. Отсюда следует, что на разных этапах острого действия стресс-фактора нельзя профилактировать его вредные последствия одинаковыми фармакологическими или другими воздействиями. Кроме того, эти исследования давали основание предположить, что острое действие стресс-факторов такой продолжительности, которая обеспечивает доминирование в интегральной ответной реакции стрессового, гомеостатического или адаптивного компонента, может оказаться полезным для организма в плане улучшения интегральных связей, возникновения новых, протекания путей экстренной мобилизации жизненно важных систем и индуцирования формирования новых функциональных систем. Опыты с кратковременным острым стрессированием холодом, сочетаемым с принудительной двигательной активностью, подтвердили возможность повышения стрессоустойчивости и адаптивных способностей [40]. О том, что путем кратковременного острого стрессирования можно повысить адаптивные возможности, свидетельствуют также исследования [1, 2, 22, 25, 26, 76, 77], посвященные изучению влияния прерывистой экспозиции животных и человека в камере с низкой температурой и в барокамере на степень сопротивления организма холоду и гипоксии, а также по ускорению адаптации человека к условиям пустыни [30].

Наши исследования по изучению механизмов формирования адаптивных реакций показали, что адаптация организма к новым экологическим условиям не может наступить без предшествующего развития стресс-реакции. Меерсон [18] считает, что стресс-синдром, составляющий необходимое начальное звено любой новой адаптации, за счет своего катаболического эффекта одновременно потенцирует процесс дезадаптации.

Таким образом, анализ изложенных данных с точки зрения влияния стресса на здоровье показывает, что стресс, если он чрезмерно интенсивен и затянут во времени, может стать патогенетической основой развития различных заболеваний. Если же он кратковременен, относительно щадящ, то вызывает формирование системных структурных следов, индуцирует и закрепляет новую функциональную систему, обеспечивающую повышение потенциальных возможностей и экономичность функционирования организма, приводит к увеличению стрессоустойчивости и адаптивных способностей.

Наши данные, полученные при изучении физиологических механизмов ответных реакций при действии стресс-факторов [35—40], а также фундаментальные исследования в области стресса [1, 5—13, 16, 18—21, 23, 28, 29, 32, 33, 41, 43—45] послужили основой для уточнения самого понятия «стресс».

Стресс — это совокупность общих, неспецифических биохимических, физиологических и психологических реакций организма на действие чрезвычайных раздражителей различной природы и характера (в том числе избыток или недостаток стимулов окружающей среды, изменения взаимодействия между личностью и ее окружением, требования, предъявляемые к личности, и др.), вызванных «напряжением» функции, в первую очередь, органов, входящих как неспецифические составные компоненты в функциональные системы и обеспечивающих мобилизацию организма в целях поддержания гомеостаза или его адаптации. Биологический смысл стресса состоит в обеспечении, в це-

лях самосохранения, организма энергией и пластическим материалом для осуществления бегства, нападения или заигрывания при остром действии стресс-факторов, а также адаптации — при длительных стрессовых воздействиях.

С точки зрения предлагаемой концепции стресса врачу необходимо отказаться от представления о возникновении того или иного стрессового, неинвазионного заболевания как результата локального, ограниченного нарушения структуры, биохимических и физиологических процессов в органах-детерминантах клинической картины нозологической единицы болезни и обратить особое внимание на функциональные и патологические расстройства неспецифических для данного заболевания органов и структур. Роль таких органов и структур мозга в развитии стресса и его клинической картины играют главным образом гипоталамус, ретикулярная формация, лимбическая система, неокортекс, мозжечок, гипофиз, надпочечники, половые железы, щитовидная железа, тимус, лимфатическая и сердечно-сосудистая системы, желудочно-кишечный тракт.

В период предполагаемого или реального действия стресс-факторов врач должен позаботиться в первую очередь о купировании возбуждения систем-детерминантов стресса и его вредных последствий. Эта концепция предполагает, что стрессовые заболевания возникают как результат интегрального нарушения, т. е. не только неспецифических, но и специфических компонентов его клинической картины. Это означает, что профилактика стрессовых заболеваний должна проводиться на основе целенаправленного синхронного гомеостатирования функции неспецифических для стрессовых заболеваний органов и структур мозга, а лечение — одновременным фармакологическим или другим воздействием как на неспецифические, так и на специфические органы и структуры с учетом их значения и вклада в формирование клинической картины стрессового заболевания.

Наконец, в составе каждой нозологической единицы заболеваний не-

обходимо выделить в отдельную группу те, развитие которых обусловлено стрессом, поскольку их лечение, как было отмечено выше, должно вестись дифференцированно. Для лечения стрессовых заболеваний недостаточно лишь правильно поставить диагноз. Успех лечебных мероприятий зависит от полноты познания как детерминирующих, так и неспецифических органов и структур мозга, формирующих клиническую картину этих болезней.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян И. А., Катков А. Ю. // Физиология человека. 1983. Т. 9. № 4. С. 519—526.
2. Айдаралиев А. А. Физиол. механизмы адаптации и пути повышения резистентности организма к гипоксии. Фрунзе, 1978.
3. Анастиади З. Г. // Стресс, адаптация и функциональные нарушения. Тез. Всесоюз. симп. 13—14 июня 1984 г. Кишинев, 1984. С. 264.
4. Анохин П. К. // Вест. АМН СССР. 1965. № 6. С. 10—18.
5. Аршавский И. А. // Актуальные проблемы стресса. Кишинев, 1976. С. 5—23.
6. Аршавский И. А. // Нервные и эндокринные механизмы стресса. Кишинев, 1980. С. 3—24.
7. Баевский Р. М. На грани нормы и патологии. М., 1982.
8. Вальдман А. В., Козловская М. М., Медведев О. С. Фармакологическая регуляция эмоционального стресса. М., 1979.
9. Горизонтов П. Д., Протасова Т. Н. Роль АКТГ и кортикостероидов в патологии. М., 1968.
10. Горизонтов П. Д., Белоусова О. И., Федотова М. И. Стресс и система крови. М., 1983.
11. Заводская И. С., Морева Е. В. Фармакол. анализ механизма стресса и его последствий. Л., 1981.
12. Кассиль Г. Н. // Актуальные проблемы стресса. Кишинев, 1976. С. 100—115.
13. Кассиль Г. Н. // Нервные и эндокринные механизмы стресса. Кишинев, 1980. С. 122—135.
14. Кахана М. С. Кортико-висцеральная регуляция функций щитовидной железы. Кишинев, 1960.
15. Косицкий Г. И. Цивилизация и сердце. М., 1977.
16. Меерсон Ф. З. Общий механизм адаптации и профилактики. М., 1973.
17. Меерсон Ф. З. Адаптация, дезадаптация и недостаточность сердца. М., 1978.
18. Меерсон Ф. З. Адаптация, стресс и профилактика. М., 1981.
19. Митюшов М. И., Шалапина В. Г., Ракицкая В. В. и др. // Актуальные проблемы стресса. Кишинев, 1976. С. 186—200.
20. Митюшов М. И., Филаретов А. А. // Актуальные вопросы совр. эндокринологии. М., 1981. С. 82—94.
21. Науменко Е. В. Центральная регуляция гипофизарно-надпочечникового комплекса. Л., 1971.
22. Пастухов Ю. Ф. Биологические проблемы Севера. Магадан, 1971.
23. Рубо А. И. Взаимоотношения эндокринных комплексов при стрессе. Кишинев, 1982.
24. Симаков И. В. Нервное напряжение и деятельность сердца. М., 1969.
25. Слоним А. Д. // Физиологические и клинические проблемы адаптации к гипертермии, гипоксии и гиподинамии. М., 1975. С. 23—25.
26. Слоним А. Д., Швецова Е. И. // Физиол. журн. СССР. 1973. Т. 59. № 8. С. 1262.
27. Судаков К. В. // Вест. АМН СССР. 1975. № 8. С. 43—50.
28. Судаков К. В. // Обзорная информация. Сер. Терапия. М., 1976. С. 116.
29. Судаков К. В. Системные механизмы эмоционального стресса. М., 1981.
30. Султанов Ф. Ф., Фрейнк А. И. // Физиология человека. 1982. Т. 8. № 3. С. 375—388.
31. Федоров Б. М. Эмоции и сердечная деятельность. М., 1977.
32. Филаретов А. А. Нервная регуляция гипофизарно-адренкортикальной системы. Л., 1979.
33. Филаретов А. А. Принципы и механизмы регуляции гипофизарно-адренкортикальной системы. Л., 1987.
34. Фурдуй Ф. И. // Здравоохранение МССР. 1963. № 1. С. 27—30.
35. Фурдуй Ф. И. Регуляция функций щитовидной железы и механизм возникновения неврогенного тиреотоксикоза. Кишинев, 1967.
36. Фурдуй Ф. И. Изучение регуляции функции щитовидной железы и механизма возникновения диффузного токсического зоба: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Кишинев, 1969.
37. Фурдуй Ф. И. // МСЭ. Кишинев, 1976. Т. 6. С. 278.
38. Фурдуй Ф. И. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1981. № 3. С. 76—84.
39. Фурдуй Ф. И. Физиол. механизмы стресса и адаптации при остром действии стресс-факторов. Кишинев, 1986.
40. Фурдуй Ф. И. Физиол. механизмы стресса и адаптации при остром действии стресс-факторов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Кишинев, 1987.
41. Хайдарлиу С. Х. Функциональная биохимия адаптации. Кишинев, 1984.
42. Чазов Е. И., Вихерт А. М., Метелица В. И. // Кардиология. 1972. Т. 12. № 8. С. 134—145.
43. Шалапина В. Г. // Гипофизарно-адреналовая система и мозг. Л., 1976. С. 49—66.
44. Шалапина В. Г. // Эндокринная система организма и токсические факторы внешней среды. Л., 1980. С. 390—398.
45. Штирбу Е. И., Вармарь Г. И., Корлягну А. Н. и др. // Нервные и эндокринные механизмы стресса. Кишинев, 1980. С. 245—250.
46. Штирбу Е. И., Павалок П. П., Славченко Д. Л. и др. // Стресс, адаптация и функциональные нарушения: Тез. Всесоюз. симп. Кишинев, 1984. С. 253.
47. Эверли Дж. С., Розенфельд Р. Стресс: Природа и лечение. М., 1985.
48. Aakvaag A., Sand T., Opstad P. K. et al. // Eur. J. appl. Physiol. 1978. V. 39. P. 238.
49. Bellet S. Clinical Disorders of the Heart. Philadelphia, 1971.

50. Beloff-Chain A., Morton J., Dumore S. et al. // Nature. 1983. V. 301. P. 255.
51. Bockus H. L. // Gastroenterology / H. L. Bockus (ed.). Saunders Comp. Philadelphia—London—Toronto, 1976.
52. Braunwald E. Heart Disease. Philadelphia, 1980.
53. Brisson G. R., Volle M. A., De Carufel D. et al. // Hormon. Metab. Res. 1980. V. 12. P. 201.
54. Charvát J. Jivot, adaptace a stress. Státní zdravotnické nakladatelství. Praha, 1969.
55. Cheng G. C., Kelly K. A. // Surg. Clin. N. Amer. 1971. V. 51. P. 863.
56. Corenblum B., Taylor P. J. // Fertil. Steril. 1981. V. 36. P. 712.
57. Cryer P. // New Engl. Med. 1980. V. 303. P. 436.
58. De Silva R. A., Lown B. // Cardiac Arrhythmias, a decade of progress / Harrison D. C. (vyd.). G. K. Hull Med. Publ. Boston, 1981. P. 119.
59. Eliot R. S., Sine W. E., Buell J. C. et al. // Excerpta Medica / D. T. Mason, G. G. Negri Serneri, M. F. Oliver (vyd.). Amsterdam, 1979. P. 75.
60. Feifar L., Pêrovsky J. // Patofisiologie krevního oběhu. Praha, 1980. P. 343.
61. Ferrans V. J., Hibbs R. G., Cipriano P. R. et al. // Myocardiology / E. Bajusz, G. Rona (vyd.). Univ. Park Press. Baltimore, 1972. P. 495.
62. Finlay W. E., McKee J. J. // Lancet. 1982. V. 1. P. 1414.
63. Friedman M., Rosenman R. H., Type A. Behaviour and your Heart Fawcett Crest Book. Greenwich, 1974.
64. Galbo H. // G. Thieme Verlag. Stuttgart—New York, 1983.
65. Gänshirt H. Stress und Nervensystem. Veldener Symposien. 9. Werk-Verlag, München, 1974. S. 24.
66. Gevarter W. Psychotherapy and the brain. Unpublished paper. Washington, 1978.
67. Grossman A., Nieuwenhuyzen Kruseman A. C., Perry L. et al. // Lancet, 1982. V. 1. P. 921.
68. Guyton A. C. // Textbook of medical Physiology. Philadelphia: Saunders, 1976. P. 359.
69. Haynes S. G. et al. // Amer. J. Epidemiol. 1978. V. 107. N 5. P. 362—363.
70. Henry J. P., Meehan J. P. // Brain, Behavior and Bodily Disease / H. Wiener, M. A. Hofer, A. J. Stunkard (ed.). Raven Press. New York, 1981. P. 305.
71. Herz A., Duha T., Gramer C. et al. // Neural Peptides and Neuronal Communication / E. Costa, M. Trabucchi (ed.). Raven Press. New York, 1980. P. 323.
72. Hung J., Goldwater D., Covertino V. A. et al. // Amer. J. Cardiol. 1983. V. 51. P. 344.
73. Jönsson L., Johansson G., Lamek N. et al. // Pathophysiology and Morphology of Myocardial Cell Alteration / A. Fleckenstein, G. Rona (vyd.). Univ. Park Press. Baltimore, 1975. P. 461.
74. Kellerova E., Vigaš M. // Horm. Res. 1980. V. 12. P. 260.
75. Kindermann W., Schnebel A., Schmitt W. M. et al. // Eur. J. appl. Physiol. 1982. V. 49. P. 389.
76. Leblanc J. // Amer. J. Physiol. 1967. V. 212. P. 530.
77. Leblanc J. // Feder. Proc. 1969. V. 28. N 3. P. 996—998.
78. Levi L. // Acta Med. Scand. 1972. S. 528.
79. Marek J. // V. Schreiber. Stress. Avicenum, 1985. P. 384.
80. Mason J. W. // Psychosomatic Medicina. 1968. V. 30. P. 631—653 a.
81. McLean A., Thomas H. C. Occupation stress. Springfield, 1974.
82. Palmer E. D. Funktionelle gastrointestinelle Krankheiten. Vergad Heus Huber. Bern—Stuttgart—Wien, 1978.
83. Paul O. // Hypertension / J. Genest et al. (vyd.). New York, 1977. P. 613.
84. Penfield W. The mystery of the mind. Prin. Univ. Press. Princeton, 1975.
85. Pickar D., Cohen M. R., Naber P. et al. // Biol. Psychiat. 1982. V. 17. P. 1243.
86. Podolsky S. // Med. Clin. N. Amer. 1982. V. 66. P. 1361.
87. Roldan E., Alvarez-Pelaez P., DeMolina F. // Physiology and Behavior. 1974. V. 13. P. 779—787.
88. Rome H. P., Martin M. J. // Gastroenterology / H. L. Bockus (ed.). W. B. Saunders Comp. Philadelphia—London—Toronto, 1976.
89. Rona G., Boulet M., Hüttner J. // Pathophysiology and Morphology of Myocardial Cell Alteration / A. Fleckenstein, D. Rona (vyd.). Univ. Park Press. Baltimore, 1975. P. 439.
90. Roth J. L. A. // Gastroenterology / H. L. Bockus (ed.). W. B. Saunders Comp. Philadelphia—London—Toronto, 1976.
91. Santiago T. V., Remolino C., Scole V. et al. // New Engl. J. Med. 1981. V. 304. P. 1190.
92. Scholekamp M. A. D. H., Vincent H. H., Man in't Veld A. J. // Lancet. 1983. V. 1. P. 362.
93. Schreiber V. Stress. Patofyziologie—endokrinologie—Klinika // Avicenum / zdravotnické Nakladatelství. 1985.
94. Schreiber V., Prybyl T. // Hormones, Adaptation and Evolution / S. Ishii et al. (ed.). Japan, Sci. Soc. Press Tokyo—Springer. Berlin, 1980.
95. Shapiro A. P. // J. hum. Stress. 1978. V. 4. P. 9.
96. Sibbald W. J., Short A., Cohen M. et al. // Ann. Surg. 1977. V. 186. P. 29.
97. Siegel R. A., Conforti N., Chowers I. // Brain Res. 1980. V. 198. P. 43.
98. Smelik P. C. // Acta endocr. 1960. V. 33. P. 437—443.
99. Šonka J., Kopecká J., Pavlová A. et al. // Horm. metab. Res. 1974. V. 6. P. 532.
100. Usdin E., Kvetnansky R., Kopin J. Catecholamines and stress. Oxford: Pergamon. 1976.
101. Volpe A., Mazza V., Di Renzo G. C. // Biol. Res. Pregnancy. 1982. V. 3. P. 161.
102. Wang Ch., Chan V., Jeung R. T. T. // Clin. Endocr. 1978. V. 9. P. 255.
103. Weiner H. Hypertension / J. Genest et al. (vyd.). New York, 1977. P. 661.

Институт зоологии и физиологии
АН МССР

Поступила 12.08.88

БОТАНИКА

А. Г. ШТЕФЫРЦА

РАННЕСАРМАТСКАЯ ФЛОРА БУРСУКА, СТЕПЕНЬ ЕЕ ИЗУЧЕННОСТИ И ХАРАКТЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ (ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ИССЛЕДОВАНИЯ ОТПЕЧАТКОВ ЛИСТЬЕВ)

Местонахождение раннесарматской флоры Бурсука (Каменский район МССР) по богатству и разнообразию таксономического состава и экологических особенностей занимает особое место среди неогеновых флор не только европейской части СССР, но и Европы в целом. Собранные нами остатки растений (плоды, семена, отпечатки листьев, пыльца, споры и древесина) происходят из отложений самой верхней части нижнего горизонта нижнего сармата, возраст которых установлен по фауне моллюсков Рошкой и др. [4]. Абсолютный возраст флоры Бурсука определяется в 13,6 млн лет [5]. Палеокарпологическое исследование флоры проведено Негру [2, 3], палеопалинологическое — Мицул [1], а палеоксилотомическое — Шилкиной [2].

Исследования отпечатков листьев из Бурсука проводятся нами с 1968 г. [6—13]. Сохранность материала позволяет изучить мельчайшие детали жилкования, а в некоторых случаях — и микроскопическое строение эпидермы с устьичным аппаратом. В собранной коллекции содержатся более 2000 остатков листьев. Из них к настоящему времени изучено 1380 остатков 60 видов, относящихся к 46 родам и 31 семейству; таксономическая принадлежность более 600 образцов пока не установлена по причине отсутствия современного сравнительного материала, главным образом экзотов субтропических и тропических родов. Предварительно часть из них отнесена к *Lindera* Thunb., *Sassafras* Nees et Eberm., *Castanea* Mill., *Betula* L., *Carya* Nutt., *Amelanchier* Medic., *Prunus* L., *Photinia* Lindl., *Dalbergia* L., *Robinia* L., *Sophora* L., *Punica* L., *Pe-*

riploca L., *Rhus* L., *Sapindus* L., *Ilex* L., *Celastrus* L., *Phyllirea* L., *Cyperus* L.

Флора Бурсука отличается очень большим разнообразием систематического состава, включающего главным образом экзотические роды и даже семейства. В настоящее время нами изучаются в основном формы, неизвестные в ископаемом состоянии, по крайней мере для территории СССР.

Своеобразие флоры Бурсука выявляется даже при простом просмотре ее видового состава: *Pteridium xiphoides* (Wess. et Web.) Stephyrtza — 16*, *Osmunda heeri* Gaudin — 2, *Pinus taedaeformis* (Ung.) Heer — 53, *Sequoia langsdorffii* (Brongn.) Heer — 2, *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer — 3, *Thuja cf. occidentalis* L. — 37, *Cocculus cuneiformis* Stephyrtza — 1, *Berberis bursukensis* Stephyrtza — 33, *Mahonia kryshstofovichii* Stephyrtza — 9, *Epimedium europaeum* Stephyrtza — 1, *Clematis iljinskiae* Stephyrtza — 3, *Liquidambar europaea* A. Br. — 1, *Parrotia pristina* (Ettingsh.) Stur — 168, *Buxus protojaponica* Tanai et Onoe — 5, *Eucommia palaeoulmoides* Baik. — 21, *Ulmus carpinoideus* Goepf. (*U. miopumila* Hu et Chaney) — 30, *U. quadrans* Goepf. (*U. braunii* Heer) — 25, *Zelkova zelkovifolia* (Ung.) Bůžek et Kotlaba — 176, *Celtis japetii* Ung. — 2, *C. begonioides* Goepf. — 1, *Morus danastrensis* Stephyrtza — 13, *Quercus pseudorobur* Kov. — 3, *Carpinus grandis* Ung. — 145, *C. neilreichii* Kov. — 120, *Ostrya kryshstofovichii* Baik. ex Stephyrtza — 2, *Comptonia acutiloba* Brongn. — 3, *Salix acutissima* Goepf. —

* Цифра обозначает число остатков.

2, *Pyracantha coccinea* Roem. (fossilis) — 22, *Rosa bursukensis* Stephyrtza — 1, *R. iljinskiae* Stephyrtza — 9, *R. petraschkevichii* Iljinskaja — 5, *Rosa* sp. — 1, *Sorbus danastrensis* Stephyrtza — 1, *Cercis kryštofovichii* Usnadze — 25, *Cercis* sp. cf. *C. griffithii* Boiss. — 1, *Gleditsia allemanica* Heer — 32, *Podogonium knorrii* Heer — 125, *Cotinus coggygria* Scop. var. *fossilis* Pimenova — 50, *Pistacia miocinensis* Hu et Chaney — 8, *P. miocinica* Sap. — 10, *Acer angustilobum* Heer — 100, *A. subcampestre* Goepf. — 6, *Acer* sp. — 1, *Acer* sp. cf. *A. saccharinum* L. — 2, *Acer* sp. cf. *A. saccharum* Marsh. — 1, *Cornus europaea* Stephyrtza — 4, *Swida graeffii* (Heer) Stephyrtza — 4, *Hedera* sp. cf. *H. chrysocarpa* Walsh. — 1, *Berchemia multinervis* (A. Br.) Heer — 8, *Frangula rhamnoides* (Rossm.) Stephyrtza — 1, *Paliurus tiliaefolius* (Ung.) Bůžek. — 1, *Vitis moldavica* Stephyrtza — 2, *Vitis* sp. cf. *V. candicans* Engelm. et Gray — 1, *Ampelopsis* sp. cf. *A. aconitifolia* Bunge var. *palmiloba* (Carr.) Rehd. — 1, *Marsdenia takhtajanii* Stephyrtza — 1, *Smilax sagittifera* Heer var. *aculeata* Stephyrtza — 61, *Dioscorea moldavica* Stephyrtza — 5, *Phragmites oeningensis* A. Br. ex Heer — 6, *Chamaerops humilis* L. var. *fossilis* Kolak. — 3, *Typha latissima* A. Br. — 4.

Из 60 приведенных видов 13 — новые для науки: *Cocculus cuneiformis*, *Berberis bursukensis*, *Mahonia kryštofovichii*, *Epimedium europaeum*, *Clematis iljinskiae*, *Morus danastrensis*, *Rosa bursukensis*, *R. iljinskiae*, *Sorbus danastrensis*, *Cornus europaea*, *Vitis moldavica*, *Marsdenia takhtajanii*, *Dioscorea moldavica*. Кроме того, 4 вида являются новыми для третичной флоры СССР (*Pteridium xiphoideum*, *Buxus protojaponica*, *Acer angustilobum*, *Salix acutissima*), а 28 — для Молдавии: *Osmunda heeri*, *Pinus taedaefolmis*, *Sequoia langsdorfii*, *Taxodium dubium*, *Thuja* cf. *occidentalis*, *Eucommia palaeoulmoides*, *Celtis begonioides*, *C. japelii*, *Carpinus neireichii*, *Ostrya kryštofovichii*, *Comptonia acutiloba*, *Pyracantha coccinea*, *Rosa petraschkevichii*, *Rosa* sp., *Cercis kryštofovichii*, *Cercis* sp. cf. *C. griffithii*, *Pistacia miocinensis*, *P. miocin-*

nica, *Acer* sp. cf. *A. saccharinum*, *Acer* sp. cf. *A. saccharum*, *Hedera* sp. cf. *H. chrysocarpa* Walsh., *Berchemia multinervis*, *Paliurus tiliaefolius*, *Vitis* sp. cf. *V. candicans*, *Ampelopsis* sp. cf. *A. aconitifolia* var. *palmiloba*, *Smilax sagittifera* Heer var. *aculeata*, *Chamaerops humilis* var. *fossilis*, *Typha latissima*.

Своеобразие состава флоры проявляется и при анализе родовых таксонов. Из 46 родов флоры Бурсука 2 (*Marsdenia* и *Dioscorea*) впервые установлены по остаткам листьев для ископаемой флоры СССР, а 30 — для Молдавии: *Pteridium*, *Osmunda*, *Pinus*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Thuja*, *Cocculus*, *Berberis*, *Mahonia*, *Epimedium*, *Clematis*, *Buxus*, *Eucommia*, *Celtis*, *Morus*, *Ostrya*, *Comptonia*, *Pyracantha*, *Rosa*, *Sorbus*, *Cercis*, *Pistacia*, *Hedera*, *Berchemia*, *Frangula*, *Paliurus*, *Ampelopsis*, *Smilax*, *Chamaerops*, *Typha*.

Доминирующее положение в составе флоры занимают покрытосеменные, на которые приходится 54 вида, или 90%, хвойные представлены 4, а папоротники — только 2 видами.

Одна из особенностей флоры Бурсука — значительное участие в ней кустарников (*Berberis bursukensis*, *Mahonia kryštofovichii*, *Buxus protojaponica*, *Celtis japelii*, *Comptonia acutiloba*, *Pyracantha coccinea*, *Rosa bursukensis*, *R. iljinskiae*, *R. petraschkevichii*, *Cercis* sp. cf. *C. griffithii*, *Cotinus coggygria* var. *fossilis*, *Pistacia miocinica*, *Paliurus tiliaefolius*, *Marsdenia takhtajanii*, *Chamaerops humilis* var. *fossilis*) и лиан (*Cocculus cuneiformis*, *Clematis iljinskiae*, *Hedera* sp. cf. *H. chrysocarpa*, *Berchemia multinervis*, *Vitis moldavica*, *Vitis* sp. cf. *V. candicans*, *Ampelopsis* sp. cf. *A. aconitifolia* var. *palmiloba*, *Smilax sagittifera* Heer var. *aculeata*).

Современные аналоги видов флоры Бурсука большей частью распространены в убежищах третичной флоры Кавказа, Восточной Азии и особенно Северной Америки.

Наибольшее число видов связано с современной североамериканской флорой, а именно с атлантической ее частью, где распространены 15 видов: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. var.

caudatum Hook., *Taxodium distichum* (L.) Rich., *Pinus taeda* L., *Thuja occidentalis* L., *Liquidambar styraciflua* L., *Comptonia peregrina* (L.) Coult., *Morus rubra* L., *Ulmus americana* L., *Salix lucida* Muehl., *Sorbus scopulina* Greene, *Cercis candicans* L., *Acer saccharinum* L., *A. saccharum* Marsh., *Berchemia scandens* (Hill.) C. Koch., *Vitis vulpina* L., и с тихоокеанской — 3 вида (*Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl., *Mahonia nervosa* (Pursh.) Nutt., *Vitis candicans* Engelm. et Gray). Один вид — *Rosa foliolosa* Nutt. произрастает в прериях Техаса. В Восточной Азии обитают 10 видов: *Cocculus trilobus* (Thunb.) DC., *Berberis thunbergii* DC., *Buxus microphylla* Siebold et Zucc., *Eucommia ulmoides* Oliv., *Rosa cathayensis* Bailey, *R. banksiae* R. Br., *Pistacia chinensis* Bunge, *Acer trifidum* Hook. et Arn., *Ampelopsis aconitifolia* var. *palmiloba* (Carr.) Rehd., *Dioscorea quinqueloba* Thunb. Десять видов сохранились во флоре Кавказа (*Epimedium pinnatum* Fisch., *Parrotia persica* C. A. Mey., *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp., *Celtis glabrata* Stev., *Ostrya carpinifolia* Scop., *Pyracantha coccinea* Roem., *Gleditsia caspica* Desf., *Hedera chrysocarpa* Walsh., *Paliurus spina-christi* Mill., *Dioscorea caucasica* Lipsky), 3 приурочены к Средиземноморью (*Pistacia terebinthus* L., *Chamaerops humilis* L., *Smilax aspera* L.). И лишь 1 вид — *Cercis griffithii* Boiss. ныне произрастает в Средней Азии.

В современной флоре Молдавии встречаются 13 видов, близких к ископаемым растениям из Бурсука: *Clematis vitalba* L., *Ulmus carpinifolia* Rupp. ex Suckow, *U. laevis* Pall., *Quercus robur* L., *Carpinus betulus* L., *C. orientalis* Mill., *Cotinus coggygria* Scop., *Acer campestre* L., *Cornus mas* L., *Swida sanguinea* (L.) Opiz, *Frangula alnus* Mill., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha latifolia* L.

Весьма своеобразен и биоэкологический спектр флоры Бурсука. Наряду с мезофильными ископаемыми лесными видами *Pinus*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Thuja*, *Liquidambar*, *Parrotia*, *Eucommia*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Morus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Acer* и со-

путствующими им в подлеске *Cercis*, *Cornus*, *Swida*, *Buxus*, *Mahonia*, *Rosa* или в травяном покрове *Pteridium*, *Osmunda*, *Epimedium*, *Dioscorea* во флоре представлены элементы гариги (*Chamaerops humilis fossilis*, *Smilax sagittifera* var. *aculeata*), маквиса (*Pistacia miocinica*) и ксерофильных кустарниковых формаций (*Berberis bursukensis*, *Pyracantha coccinea fossilis*), *Rosa bursukensis*, *Cercis* sp. cf. *C. griffithii*, *Podogonium knorrii*, *Cotinus coggygria* var. *fossilis*, *Paliurus tiliaefolius*, *Marsdenia takhtajanii*.

Примечательно, что в рассматриваемой флоре слабо представлены растения речных долин — только виды *Salix* и *Populus*.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в раннем сармате Молдавия являлась северо-восточной оконечностью крупной флористической области, в которой были развиты ксерофильные формации наряду с мезофильными лесами.

Дальнейшее изучение ископаемого материала из Бурсука позволит более глубоко познать историю развития третичной флоры юга европейской части СССР.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мицул Е. З. // Фаунистические комплексы и флора кайнозоя Причерноморья. Кишинев, 1977. С. 93—104.
2. Негру А. Г. Раннесарматская флора северо-востока Молдавии. Кишинев, 1972.
3. Негру А. Г. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1980. № 5. С. 86.
4. Саянов В. С., Рошка В. Х., Перес Ф. С. // Изв. АН МССР. 1962. № 4. С. 18—29.
5. Чумаков И. С., Ганзей С. С., Бызова С. А., Добрынина В. Я., Парамонова Н. П. // ДАН СССР. 1984. Т. 276. № 5. С. 1189—1193.
6. Штефьирца А. Г. // Материалы науч. конф. по итогам исслед. работ за 1967 год. Кишинев, 1968. С. 50—53.
7. Штефьирца А. Г. Раннесарматская флора Бурсука. Кишинев, 1974.
8. Штефьирца А. Г. // Тез. докл. VI делегат. съезда ВБО. Л., 1978. С. 366—367.
9. Штефьирца А. Г. // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1221—1227.
10. Штефьирца А. Г. // Там же. 1985. Т. 70. № 5. С. 677—681.
11. Штефьирца А. Г. // Четвертичные и неогеновые фауны и флоры Молдавской ССР. Кишинев, 1980. С. 100—102.
12. Штефьирца А. Г. // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 4. С. 448—455.
13. Штефьирца А. Г. // Там же. 1987 б. Т. 72. № 9. С. 1193—1201.

Ботанический сад АН МССР

Поступила 17.06.88

Г. И. РОТАРУ, Б. Т. МАТИЕНКО,
А. В. ТУРОВААНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОКОЛОПЛОДНИКА
НЕКОТОРЫХ МЕСТНЫХ СОРТОВ ЯБЛОНИ

В Молдавии насчитывается свыше 125 местных сортов яблони [3], которые существуют давно, но до сих пор еще слабо изучены. Плоды местных сортов яблони морфологически описывались в помологической литературе [1—4, 8], однако сравнительное анатомо-цитологическое исследование проводилось только у некоторых районированных сортов [5—7]. Нами исследованы плоды местных сортов яблони из групп «Голубок» и «Цыганка» с целью выявления структурных особенностей перикарпия, определяющих их происхождение, хозяйственно ценные качества и потенциальную лежкоспособность. Эти сорта отличаются большой урожайностью, хорошей транспортабельностью и лежкоспособностью плодов.

Сорта из группы «Голубок» — один из старейших сортоотипов яблони народной селекции. Путем перекрестного опыления, посева, селекции и с учетом влияния внешних условий развития семени создано в настоящее время три типа: Тиролька белая обыкновенная, Тиролька белая французская, Тиролька красная [1—3, 8]. Нами исследованы только два сорта.

Сорта из группы «Цыганка» — также старейшие сортоотипы яблони народной селекции. В помологической литературе упомянуты и описаны многими авторами [2—4]. В настоящее время в культуре встречаются три сорта Цыганки, которые были нами исследованы: Цыганка молдавская, Цыганка серая и Цыганка алая.

Плоды изученных нами сортов были собраны в старых садах Страшенского и Каларашского районов МССР, находящихся в Центральной зоне плодородия (Кодры). Исследования проводили на свежем материале по общепринятой методике анатомирования для сочных и мясистых плодов [7].

Анатомическая характеристика сортов

Тиролька белая обыкновенная. Синонимы: Голубок обыкновенный, Тиролька молдавская.

Широко распространена в Кодринской зоне плодородия. О происхождении нет точных данных. Плоды среднего размера (высота — 5,3, ширина — 5,4 см), тупоконические, желтые со слабым румянцем с солнечной стороны. Поверхность плодов гладкая, на ощупь слабжирная. Мякоть белая, сочная, слегка кислая, ароматная.

На тангентальном срезе плода при виде сверху в эпидермисе наблюдаются тонкие и длинные одоклеточные волоски и их основания. Устьица и чечевички не были обнаружены. Также при виде сверху четко видна группировка эпидермальных клеток (рис. 1). Они собраны по 2, 4 и 6 клеток в группе. Толстые клеточные стенки, очерчивающие группы, достигают 5—6 мкм, в некоторых участках больше, а тонкие перегородки внутри групп — 1,5—2 мкм. Эпидермальные клетки однородно-полигональные, их величина более стабильная (20—25 мкм).

На поперечном срезе видно, что эпидермис покрыт кутикулой толщиной 15—18 мкм, которая проникает между клетками эпидермиса на 1/2 их высоты или полностью до гиподермы. Эпидермис на поперечном срезе состоит из треугольных клеток такой же величины, как при виде сверху (рис. 2а).

Гиподерма — первая подзона основной паренхимы мезокарпия — состоит из 4—5 рядов тангентально-удлиненных клеток. Первый ряд плотнее прилегает к эпидермису, его клетки меньше по размеру — 35—50 мкм тангентально и 10—15 радиально. В остальных рядах клетки длиннее (до 100 мкм), а клеточные стенки толстые (до 12 мкм). Несколько следую-

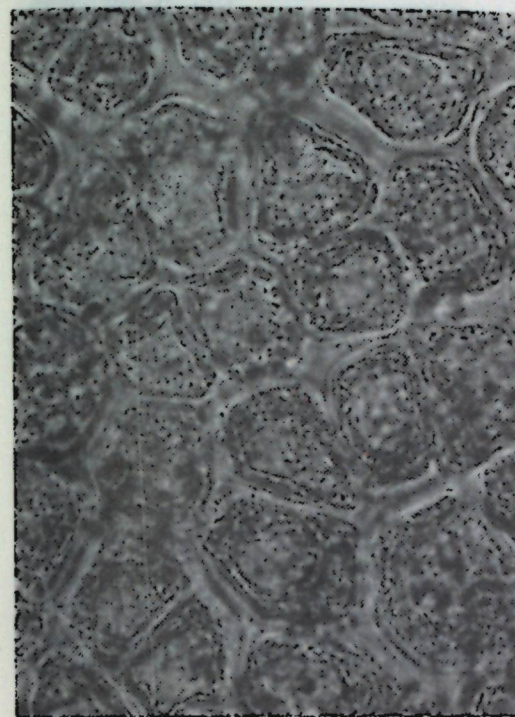
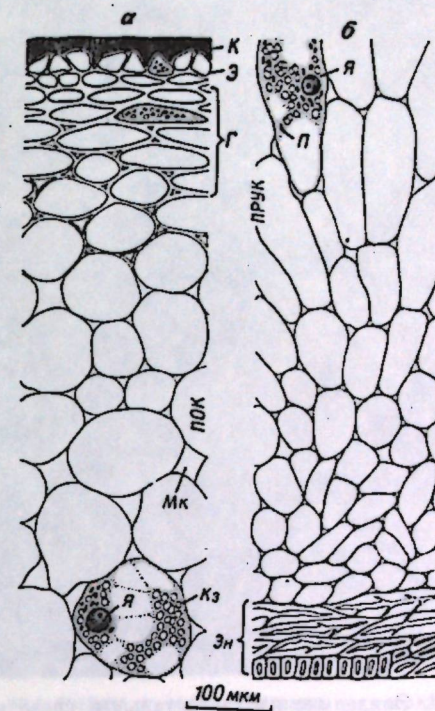


Рис. 1. Эпидермис на тангентальном срезе плода, вид сверху, у сорта Тиролька белая обыкновенная. $\times 1320$.

Рис. 2. Участки поперечного среза (а — наружный и б — внутренний) перикарпия у сорта Тиролька белая обыкновенная. К — кутикула, Э — эпидермис, Г — гиподерма, Мк — межклетники, Кз — крахмальные зерна, П — пластиды, Я — ядро с ядрышком, ПОК — подзона округлых и овальных клеток, ПРУК — подзона радиально-удлиненных клеток, Эн — эндокарпий



щих за гиподермой рядов клеток также продолговатые, с утолщенными оболочками. В клетках эпидермиса и еще больше гиподермы содержатся хлороамилопласты и крахмальные зерна (амилопласты).

Подзона округлых и овальных клеток, т. е. вторая подзона мезокарпия, по ширине равна подзоне радиально-удлиненных клеток (третья зона). Величина ее клеток варьирует в пределах 75—100 мкм в первых рядах до 150—200 мкм к центру плода, а в подзоне радиально-удлиненных клеток — более разнообразно: 250×150, 350×100, 350×75, 300×120, 325×95 мкм и т. д. В большинстве клеток этих подзон наблюдаются ядра с ядрышками, крахмальные зерна и пластиды без крахмала. Подзона округлых и овальных клеток, прилегающая к эндокарпию (четвертая подзона мезокарпия). В ней насчитываются до 7 рядов клеток (рис. 2б). Не везде ее клетки округлые и овальные.

Встречаются участки с продолговатыми клетками параллельно склеренхиме эндокарпия, там, где она срезана продольно. Эндокарпий состоит из 4—5 рядов склеренхимных клеток. Наружный ряд может быть срезан поперечно, как на рис., а остальные — продольно или под углом, и наоборот.

Тиролька красная. Синоним: Голубок сизый.

Сорт мало распространен. Встречается в Приднестровских плавневых садах. Плоды среднего размера (высота — 4,5, ширина — 5,3 см), притупленно-конические, красные. Поверхность плодов гладкая, усеяна многочисленными, довольно крупными подкожными серыми точками. Мякоть белая, плотная, сочная, сладкая.

На тангентальном срезе плода при виде сверху устьица, волоски и их основания не были обнаружены, а коричневые точки, наблюдаемые на поверхности плодов, еще не истинные чечевички, хотя их клетки опробко-

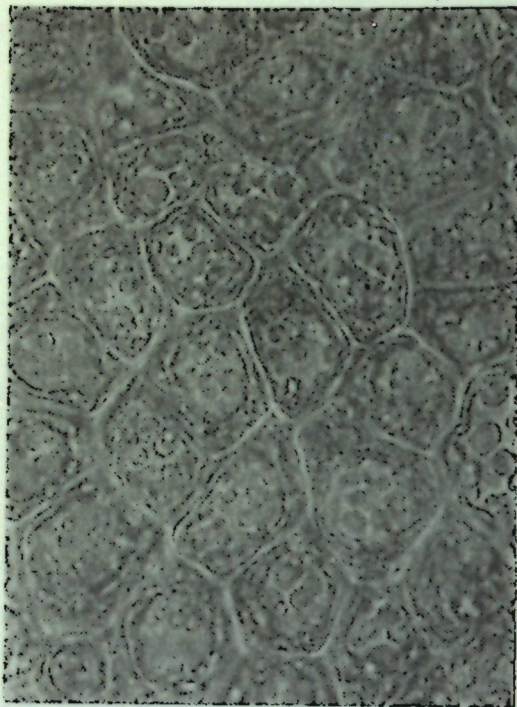
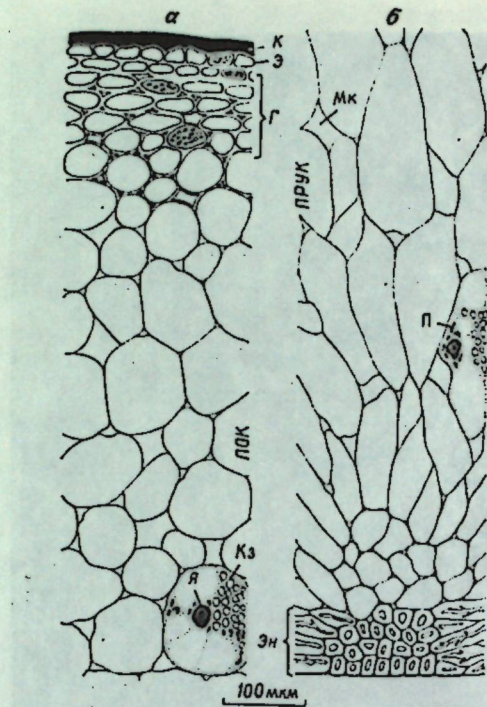


Рис. 3. Эпидермис на тангентальном срезе плода, вид сверху, у сорта Тиролька красная. $\times 1320$

Рис. 4. Участки поперечного среза (а — наружный и б — внутренний) перикарпия у сорта Тиролька красная. Обозначения те же, что на рис. 2

вели. Эпидермис при виде сверху состоит из однородно-полигональных клеток величиной 20—25 мкм. Группировки эпидермальных клеток нет, а толщина клеточных стенок не превышает 3 мкм (рис. 3).

На поперечном срезе эпидермис покрыт кутикулой, толщина которой достигает до 15 мкм, но не распространяется между клетками эпидермиса, т. е. кутикула наружного типа. Эпидермис состоит из тангентально-продолговатых клеток. В тангентальном направлении они достигают 20—25, в радиальном — 10—15 мкм (рис. 4а). Гиподерма состоит из 4 рядов тангентально-продолговатых клеток. В первом ряду они достигают 30—35 мкм тангентально и 10—15 мкм радиально, а в последнем — увеличиваются до 75 мкм тангентально и 25—30 мкм радиально. Клеточные стенки между двумя клетками достигают толщины 7—8 мкм, а оболочка одной клетки, где имеются межклетники, — до 5 мкм. В клетках эпидермиса и гиподермы, особенно в первом ряду, содержатся антоциановые пигменты, каротиноидопласты и в меньшей степе-



ни амилопласты. В гиподерме также наблюдаются небольшие межклетники.

Подзона округлых и овальных клеток самая широкая в пределах мезокарпия данного сорта. Округлые и овальные клетки в первых рядах подзоны достигают 45—70 мкм, а к центру плода увеличиваются до 150—175 мкм. Межклетники разные по форме и величине. Эта подзона постепенно переходит в подзону радиально-удлиненных клеток. Переходный участок довольно широкий, поэтому подзона радиально-удлиненных клеток значительно уже предыдущей. В ней насчитывается всего несколько рядов клеток, величина которых варьирует следующим образом: 275×125, 210×95, 300×80, 175×50, 200×75, 150×75 мкм и т. д. Четвертая подзона мезокарпия редуцирована или в ней встречается по нескольку овальных и продолговатых клеток (рис. 4б). Во всех подзонах мезокарпия содержатся амилопласты и каротиноидопласты. Больше всего амилопластов в подзоне округлых и овальных клеток, а к центру плода их количество уменьша-

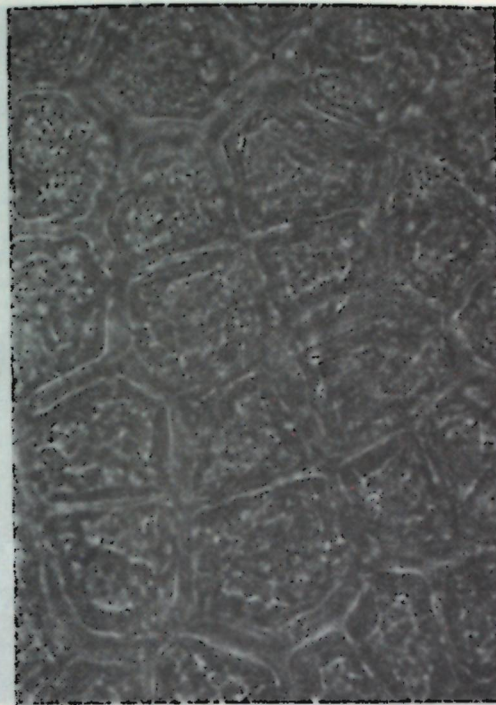
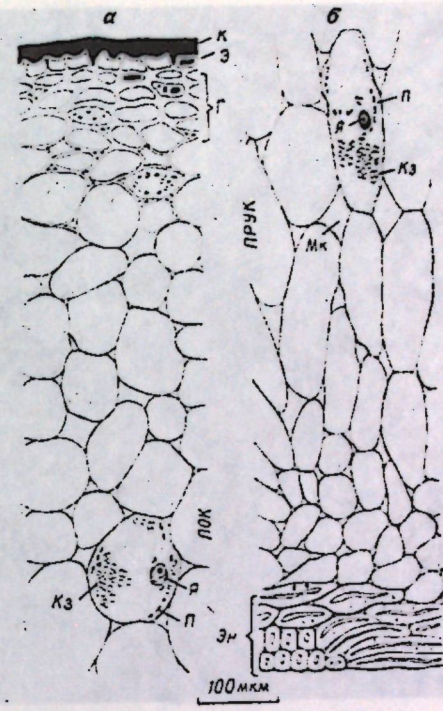


Рис. 5. Эпидермис на тангентальном срезе плода, вид сверху, у сорта Цыганка молдавская. $\times 1320$

Рис. 6. Участки поперечного среза (а — наружный и б — внутренний) перикарпия у сорта Цыганка молдавская. Обозначения те же, что на рис. 2



ется. После определенного периода хранения крахмал исчезает или сохраняется только местами в виде скоплений. В третьей и четвертой подзонах находятся друзы оксалата кальция. К центру плода отмечаются большие межклетники, разнообразные по форме и величине. Создается впечатление, что вторая половина мезокарпия рыхловатая. Эндокарпий такой же структуры, как у предыдущего сорта.

Цыганка молдавская. Синонимы: Цыганка обыкновенная, Цыганка красная, Цыганка.

Плоды средней величины (высота — 5,2, ширина — 6,2 см), плоско-округлые, темно-красные. Кожица толстая, плотная, грубая, на ощупь маслянистая. Мякоть белая, плотная, сладкая, с небольшим привкусом горечи.

На тангентальном срезе плода при виде сверху в эпидермисе изредка наблюдаются длинные и узкие одноклеточные волоски и их основания, а также не оформленные до конца чечевички устьичного происхождения. Также при виде сверху четко выявляется

группировка эпидермальных клеток. Толстые клеточные стенки достигают 5—6 мкм, некоторые участки до 7 и более мкм, а тонкие перегородки внутри групп — 1,5—2 мкм. Эпидермальные клетки многогранные, величина их достигает 20—25, реже 30 мкм (рис. 5).

На поперечном срезе плода видно, что эпидермис покрыт кутикулой толщиной до 20 мкм, которая местами распространяется между клетками эпидермиса в радиальном направлении до самой гиподермы. Эпидермис состоит из разнообразных по форме клеток вплоть до лодкообразных. Их величина, как и при виде сверху, достигает 20—25 мкм тангентально и 10—15 мкм радиально (рис. 6а).

Гиподерма состоит из 4 рядов тангентально-продолговатых клеток коллехимного типа. В первом ряду они достигают 35—45 мкм и более плотно прилегают к эпидермису, а в последнем увеличиваются до 65 мкм. В клетках эпидермиса и гиподермы содержатся антоциановые пигменты и каротиноидопласты. Кроме того, в гиподерме наблюдаются и амилопласты.

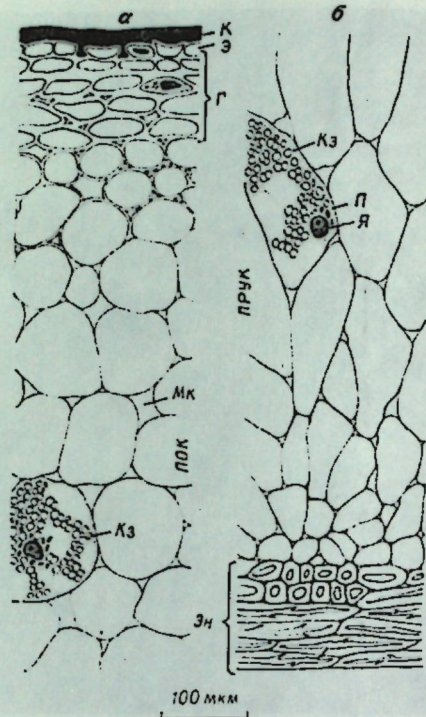
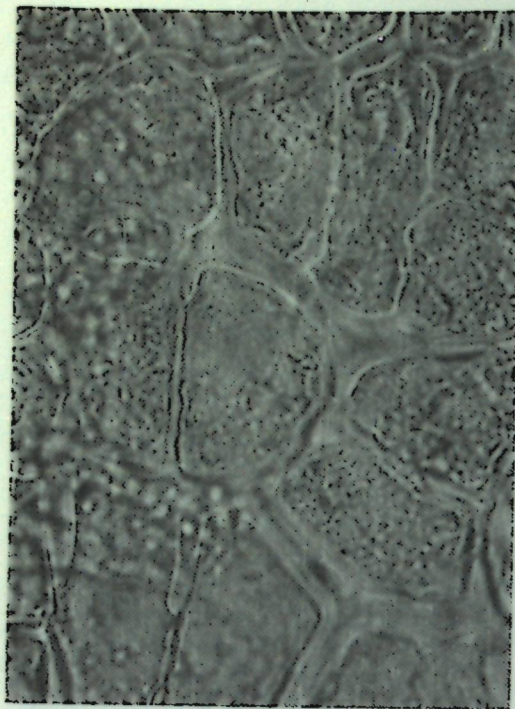


Рис. 7. Эпидермис на тангентальном срезе плода, вид сверху, у сорта Цыганка серая. $\times 1320$
Рис. 8. Участки поперечного среза (а — наружный и б — внутренний) перикарпия у сорта Цыганка серая. Обозначения те же, что на рис. 2

За гиподермой следует подзона округлых и овальных клеток мезокарпия, но местами могут быть и тангентально-продолговатые клетки. Клетки данной подзоны в первых рядах достигают 50—75 мкм, а к центру плода они увеличиваются до 150—175 мкм. В них находятся каротиноидопласты, сложные и простые крахмальные зерна.

Подзона радиально-удлиненных клеток (рис. 6б) значительно уже предыдущей, ее клетки сильно варьируют по величине: 300×125 , 300×100 , 250×110 , 350×85 , 300×50 , 300×75 , 250×45 , 200×50 мкм и т. д. Четвертая подзона мезокарпия редуцирована до 3—4 рядов клеток. Иногда параллельно эндокарпию встречаются продолговатые клетки. Как в радиально-удлиненных, так и в округлых и овальных клетках, прилегающих к эндокарпию, содержится мало пластид и небольшие скопления крахмальных зерен. Эндокарпий состоит из 5 рядов склеренхимных клеток, которые могут быть срезаны продольно, поперечно или под углом, поскольку они расположены паркетобразно.

Цыганка серая. Синонимы: Мохорыте и Цыганка ыифундатэ.

Родина сорта — Кодры (Каларашский и Ниспоренский районы). Плоды мелкие (высота — 4,8, ширина — 5,3 см), плоскоокруглые, грязно-красные. Кожица толстая, плотная, грубая, сухая, покрытая толстым серым налетом. Мякоть зеленоватая, кисло-сладкая, с привкусом крахмала.

На тангентальном срезе плода при виде сверху в эпидермисе изредка наблюдаются основания волосков с 5—6 сопровождающими клетками, расположенными радиально. Клеточные стенки между ними значительно толще, чем остальные, хотя не везде они четко видны. Также редко встречаются устьица. Они мелкие, околоустьичные клетки не всегда четко различаются, так как находятся на стадии перехода в чечевички. Эпидермис при виде сверху состоит из однородно-полигональных клеток величиной 25—30 мкм. Группировка эпидермальных клеток четкая, поскольку толстые клеточные стенки, очерчивающие группы, достигают 7 мкм, а тонкие перегородки внутри групп не превышают 1,5 мкм (рис. 7). В клеточных

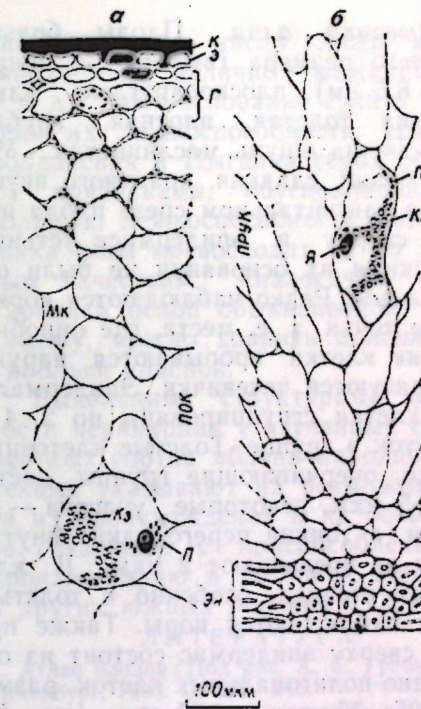
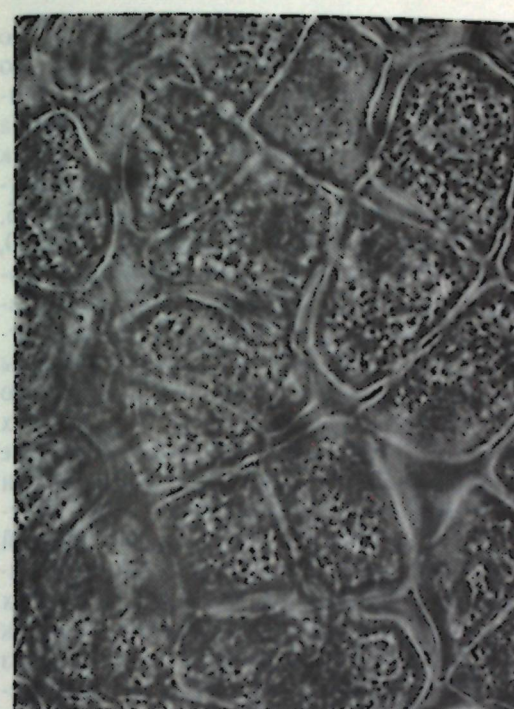


Рис. 9. Эпидермис на тангентальном срезе плода, вид сверху, у сорта Цыганка алая. $\times 1320$
Рис. 10. Участки поперечного среза (а — наружный и б — внутренний) перикарпия у сорта Цыганка алая. Обозначения те же, что на рис. 2

стенках четко видны поры, особенно в тонких перегородках. Такая же структура эпидермиса при виде сверху наблюдалась у ранее исследованных нами диких видов яблони [7].

На поперечном срезе перикарпия видно, что кутикула имеет 20 мкм в толщину и местами распространяется между клетками эпидермиса до самой гиподермы. Эпидермальные клетки тангентально-продолговатые. Тангентально они достигают 25—30 мкм, радиально — до 10 мкм (рис. 8а).

Гиподерма состоит из 4 рядов тангентально-удлиненных клеток колленхимного типа. В первом ряду они составляют 35—45 мкм тангентально и 7—10 мкм радиально, а в последнем — 65—75 мкм тангентально и 30—35 радиально. Клетки первого ряда уже и плотнее прилегают к эпидермису. Соответственно и клеточные стенки между ними тоньше, тогда как остальные достигают 10 мкм. Там, где имеются межклетники, клеточные оболочки размером 5 мкм. В клетках эпидермиса и гиподермы содержатся антоциановые пигменты и каротиноидопласты, а в некоторых и хлороамилопласты.

Подзона округлых и овальных клеток самая широкая в перикарпии и ее клетки величиной 45—50 мкм в первых рядах и до 150—175, редко 200 мкм, к центру плода. В ее клетках содержатся простые и сложные крахмальные зерна амилопластов и меньше каротиноидопластов. Подзона радиально-удлиненных клеток (рис. 8б) значительно уже, клетки не очень длинные, кроме тех, которые сопровождают проводящие пучки. Величина клеток варьирует: 300×100 , 275×120 , 350×80 , 250×110 , 275×90 , 200×95 , 150×80 мкм и т. д. В данной подзоне крахмала меньше, чем в предыдущей, он находится в виде больших скоплений. Четвертая подзона перикарпия редуцирована до 2—3 рядов клеток, среди которых преобладают продолговатые, меньше округлых и овальных, в которых изредка наблюдаются кристаллы оксалата кальция. Эндокарпий состоит из 4—5 рядов склеренхимных клеток, срезанных продольно, поперечно или под углом. У данного сорта мякоть плотная, хотя присутствуют не очень крупные, как и сами клетки, межклетники.

Цыганка алая. Плоды больше среднего размера (высота — 8, ширина — 8,6 см), плоскоокруглые, алые. Кожница толстая, плотная, грубая, гладкая, на ощупь маслянистая. Мякоть белая, сладкая, приятного вкуса.

На тангентальном срезе плода при виде сверху в эпидермисе устьица, волоски и их основания не были обнаружены. Редко наблюдаются коричневые точки, т. е. места, где пробковые клетки прорываются наружу и образуются чечевички. Эпидермальные клетки сгруппированы по 2, 4 и 6 клеток в группе. Толстые клеточные стенки, очерчивающие группы, достигают 5 мкм, некоторые участки — до 7 мкм, а тонкие перегородки внутри групп не превышают 2 мкм. В клеточных стенках, особенно в толстых, четко наблюдаются поры. Также при виде сверху эпидермис состоит из однородно-полигональных клеток размером 25—30, реже — 35 мкм (рис. 9).

На поперечном срезе перикарпия видно, что эпидермис покрыт кутикулой до 20 мкм толщиной, которая местами распространяется между клетками эпидермиса в радиальном направлении до гиподермы. Эпидермис состоит из тангентально-продолговатых клеток, достигающих в тангентальном направлении 25—35, в радиальном — 10—15 мкм (рис. 10а). Гиподерма на поперечном срезе в большинстве случаев состоит из одного ряда клеток, но встречаются места, где проявляются второй и третий ряды. В первом случае клетки гиподермы, менее продолговатые, достигают 30—35 мкм тангентально и 15—20 мкм радиально. Во втором случае они более удлиненные, до 45—50 мкм. Первый ряд клеток гиподермы, примыкающих к эпидермису компактнее, а клеточные стенки между первым и вторым рядами гиподермы толще, чем между эпидермисом и гиподермой. Между клетками гиподермы местами встречаются межклетники. В клетках эпидермиса и гиподермы содержатся антоциановые пигменты и каротиноидопласты. В гиподерме встречаются и амилопласты.

Подзона округлых и овальных клеток самая широкая в мезокарпии, особенно у крупных плодов. В первых рядах ее клетки имеют 50—75 мкм, а

к центру они увеличиваются до 175 мкм. Клетки не очень крупные, но очень велики межклетники, что приводит к рыхлости мякоти. Подзона радиально-удлиненных клеток (рис. 10б) значительно уже, ее клетки варьируют по величине: 200×55, 300×50, 300×75, 400×75, 375×80, 250×110 мкм и т. д. В данной подзоне межклетники тоже крупные и разнообразны по форме. Во всех клетках мезокарпия содержатся пластиды и крахмальные зерна, больше всего их в подзоне округлых и овальных клеток. Встречаются также округлые и продолговатые ядра с ядрышками и кристаллы оксалата кальция. Последние чаще наблюдаются во второй половине подзоны радиально-удлиненных клеток и в подзоне округлых и овальных клеток, прилегающей к эндокарпию. Последний состоит из 4 рядов склеренхимных клеток, расположенных паркетобразно при виде сверху, а на поперечном сечении они могут быть срезаны поперечно, продольно или под углом. По анатомическим данным, мякоть Цыганки алой более рыхлая.

Обсуждение результатов

Выявленные анатомические особенности перикарпия исследованных сортов позволяют провести сравнение между ними и выявить существование сходных (частных и общих) признаков, а также различий в анатомо-цитологической организации. Основное сходство — наличие одинаковой гистологической зональности, хотя с различной степенью развития подзон (имеются и редуцированные подзоны).

Для разных сортов из группы «Цыганка» характерны следующие общие признаки проникновения кутикулы: наружно-внутренний тип, толщина кутикулы — 20 мкм; клетки эпидермиса близки по форме и размеру с ярко выраженной группировкой при виде сверху; клетки гиподермы приблизительно одинаковы по форме и величине; толщина ПОК и размеры ее клеток; число слоев клеток ПРУК и их размеры; четвертая подзона мезокарпия редуцирована.

Наряду со сходством существуют и различия в анатомическом строении, характерные для сорта Цыганка алая. Цыганка молдавская и Цыганка серая отличаются лишь помологически по окраске поверхности плодов, цвету мякоти, вкусу и т. д., анатомические же данные у них очень близки. У Цыганки алой основная паренхима перикарпия значительно более рыхлая, чем у первых сортов, гиподерма состоит из одного или двух рядов клеток в отличие от 4—5 у Цыганки молдавской и Цыганки серой. Кроме того, кутикула распространяется между клетками эпидермиса только местами.

Для плодов яблони сортогруппы «Голубок» характерны глубокие различия в анатомическом строении. У Тирольки белой обыкновенной кутикула толстая и проникает между клетками эпидермиса до гиподермы. Последняя состоит из клеток колленхимного типа с утолщенными клеточными оболочками. Основная паренхима перикарпия плотная. У Тирольки красной кутикула наружного типа, более тонкая. В гиподерме межклетники крупнее, чем у предыдущего сорта; основная паренхима перикарпия более рыхлая.

Таким образом, плоды одного сортогруппы существенно отличаются по своему анатомическому строению, что ставит вопрос об оценке признаков для решения вопросов их систематической принадлежности и происхождения.

Различные структурные особенности плодов (толщина и распростране-

ние кутикулы, число слоев клеток гиподермы, наличие межклетников и т. д.) дают основание судить о степени их лежкоспособности. Цыганка молдавская и Цыганка серая обладают признаками, обуславливающими большую лежкоспособность, зато Цыганка алая превосходит их по вкусовым качествам. Аналогично плоды Тирольки белой обыкновенной, по-видимому, можно хранить дольше, чем Тирольки красной.

Выявленные структурные особенности перикарпия у изученных старых местных сортов яблони народной селекции указывают на возможные пути их происхождения и на особенности, связанные с приспособлением к произрастанию в условиях Молдавии и других южных районов СССР.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас плодов / Под ред. А. С. Гребнишского. Петербург, 1903. С. 239—246.
2. Каблучко Г. А. Сорты плодовых культур Молдавии. Кишинев, 1954. С. 226—228, 232—235.
3. Петросян А. А., Маслов В. Я. Местные сорта плодовых культур Молдавии. Кишинев, 1952. С. 15—18, 18—21, 27—37.
4. Плодоводство Бессарабии / Под ред. А. В. Синадино. Кишинев, 1913. С. 138.
5. Ротару Г. И. // Анатомия и ультраструктура плодов. Кишинев, 1966. С. 26—41.
6. Ротару Г. И., Руденко И. С., Дудукал Г. Д. // Структурные особенности сочных и мясистых плодов. Кишинев, 1970. С. 51—60.
7. Ротару Г. И. Сравнительная анатомия околоплодника подсемейства яблоневых. Кишинев, 1972. С. 5—8, 104—126.
8. Сортименты для промышленных плодовых насаждений в Бессарабии / Под ред. А. Ф. Стурта. Кишинев, 1912. С. 11.

Институт физиологии
и биохимии растений АН МССР

Поступила 10.02.88

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «ШТИНЦА» ГОТОВИТСЯ К ВЫПУСКУ В 1989 ГОДУ

Балашов Т. И., Гужов Ю. Л., Балашова Н. П., СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО ОВОЩНЫХ БОБОВЫХ КУЛЬТУР. 20 л.
Рус. яз. 4 р. 10 к.

В монографии рассмотрены особенности селекции бобовых овощного использования, пути оптимизации процесса с целью создания продуктивных и экологически устойчивых сортов овощного гороха, спаржевой фасоли для зон консервной промышленности. Дана характеристика районированных и перспективных сортов, раскрыты возможности повышения адаптивного потенциала сортов за счет интенсификации семеноводства.

Для селекционеров, семеноводов, генетиков, агрономов.

Заказы просим направлять по адресам:
277012. Кишинев, пр. Ленина, 148, магазин
«Академкнига»: 277012. Кишинев, ул. Фрунзе,
65, магазин «Книга—почтой».

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

А. С. ТЕЛЕУЦА, Н. И. КОРСАКОВ,
И. П. ГАВРИЛЮК, Л. Н. ЗАЙЦЕВА

СОДЕРЖАНИЕ ИНГИБИТОРОВ ТРИПСИНА В СЕМЕНАХ СОИ

Известно, что в белках семян сои и других бобовых культур содержатся ингибиторы протеолитических ферментов, которые оказывают отрицательное воздействие на организм животных и при скормливании создают искусственный дефицит по ряду незаменимых аминокислот, что является, очевидно, основной причиной низкой усвояемости белков сои и других бобовых. Изменение генотипа сортов в сторону подавления образования и меньшего накопления этих ингибиторов позволило бы значительно повысить усвояемость белков семян сои, что в конечном счете привело бы к увеличению сбора переваримого протеина без дополнительных затрат в сфере производства.

Ингибиторы трипсина составляют около 6% всех белков семян сои и являются наиболее активными по отношению к протеолитическим ферментам. Они представлены водорастворимым ингибитором Кунитца, спирторастворимым ингибитором Баумана—Бирка, а также небольшим количеством

Таблица 1. Корреляционная связь содержания ингибиторов трипсина в семенах сои с другими признаками

Признак	Коэффициент корреляции $R_{\pm Sr}$
Масса 1000 семян	$-0,34 \pm 0,19; t=1,8$
Содержание белка в семенах	$-0,42 \pm 0,18; t=2,4$
> масла в семенах	$0,52 \pm 0,16; t=3,3$
> метионина в белке	$0,28 \pm 0,20; t=1,4$
> триптофана в белке	$0,16 \pm 0,21; t=0,8$
> глицинина в белке	$0,14 \pm 0,21; t=0,7$
Масса семян с 1 растением	$-0,63 \pm 0,13; t=4,9$

Примечания: t — критерий существенности по Фишеру. Корреляционные связи достоверны при $t > 2,0$.

других белков, способных подавлять активность протеолитических ферментов [1, 6, 9, 11, 13].

На основании изложенного перед нами были поставлены следующие задачи:

изучить и отобрать сортообразцы сои с низким содержанием ингибиторов трипсина, а также комплексом хозяйственно ценных признаков для их использования в селекционной работе;

исследовать закономерности изменчивости и корреляционные зависимости содержания ингибиторов трипсина с другими хозяйственно ценными признаками (содержание суммарного белка, масла, метионина, триптофана, глицинина и др.) и выявить пути селекционного улучшения питательной ценности белка семян сои.

Исходный материал для исследования и условия эксперимента описаны нами в [5]. Содержание ингибиторов трипсина определяли методом ракетного иммуноэлектрофореза в модификации лаборатории белка и нуклеиновых кислот ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова [3, 12].

Результаты и их обсуждение

Изучено 369 образцов сои, выращенных в условиях Молдавии (1976—1978 гг.). Установлено, что содержание ингибиторов трипсина находится в тесной отрицательной взаимосвязи (табл. 1) с массой семян с одного растения ($r = -0,63 \pm 0,13$), количеством суммарного белка ($r = -0,42 \pm 0,18$, массой 1000 семян ($r = -0,34 \pm 0,19$); достоверно положительно коррелирует с масличностью семян ($r = 0,52 \pm 0,16$), незначительно — с содержанием в белке метионина ($r =$

Таблица 2. Содержание ингибиторов трипсина в семенах сои различного происхождения

Происхождение	Число образцов	Ингибиторы трипсина, % к белку	Белок в семенах (N-6.25), %	Масса 1000 семян, г
Восточно-азиатские	47			
в том числе				
Амурская область	12	7,2	35,1	167,2
Приморский край	35	6,7	36,9	142,5
Европейские	51			
в том числе				
Швеция, ГДР, Польша	9	7,6	36,1	193,2
МССР, Румыния, Болгария	30	7,4	34,8	127,1
Краснодарский край	12	6,8	38,1	168,5
США, Канада	10	8,4	34,6	168,4

$= 0,28 \pm 0,20$), что также согласуется с данными других авторов, выявивших почти аналогичную зависимость для некоторых разновидностей сои и сортов гороха [4, 10].

Полученные данные свидетельствуют о перспективности в условиях Молдавии селекции на улучшение питательной ценности белка семян сои путем снижения содержания в них ингибиторов трипсина. Уменьшение количества ингибиторов протеолитических ферментов, по нашим данным, может сопровождаться повышением суммарного белка семян сои, увеличением семенной продуктивности и массы 1000 семян. Исходя из этого можно сделать вывод о том, что создание исходного материала сои с низким накоплением ингибиторов трипсина

возможно путем отбора крупносемянных высокобелковых линий. Однако чрезмерное снижение содержания ингибиторов может повлечь за собой уменьшение в белке количества метионина. Поэтому селекция на улучшение питательной ценности семян сои путем снижения количества ингибиторов трипсина должна сопровождаться определением содержания наиболее ценных аминокислот.

При оценке на содержание ингибиторов трипсина не выявлено существенных различий в зависимости от происхождения сорта (табл. 2). Однако следует отметить, что сорта из Краснодарского и Приморского краев и Северного Китая склонны к меньшему накоплению ингибиторов (6,7—7,2%) по сравнению с сортами из

Таблица 3. Сорта сои с низким содержанием ингибиторов трипсина

№ каталога ВИР	Сорт	Происхождение	% к белку				Белок в семенах (N-6.25), %	Масса 1000 семян, г
			ингибиторов трипсина	глицинина (11 S белок)	метионина	триптофана		
6439	Бельцкая 25 (станд.)	МССР	8,1	26,8	1,25	1,10	32,6	149,7
6230	Grigno 80	ГДР	5,1	21,9	1,15	1,08	31,8	118,5
3834	ВИР 3834	Приморский край	5,6	22,8	1,16	1,11	30,2	192,5
4385	Амурская 45	Амурская область	5,7	31,7	1,20	1,07	36,1	188,0
5984	Япон 8	Япония	5,9	31,7	1,14	0,93	35,7	224,5
5691	Вирунца 12	МССР	6,0	36,5	1,47	1,07	32,9	177,0
6332	Wasekogane	Япония	6,2	36,5	1,21	0,91	36,2	171,1
6268	Терезинская 10 А	УССР	6,6	27,6	1,34	0,64	34,6	192,0
5989	ВИР 5989	Югославия	6,6	34,9	1,11	0,98	40,3	238,0
5573	Кубанская 33	Краснодарский край	6,8	43,4	1,16	1,30	36,0	177,5
6460	Steele	США	7,2	27,2	1,34	0,64	37,5	207,5
6073	OAB-2H-18290	ЧССР	7,2	32,0	0,97	1,16	35,5	196,0
6104	Vilenska DZ-50	ЧССР	7,2	22,1	1,38	0,92	33,4	155,0
6303	Holesavska	ЧССР	7,4	33,8	1,11	0,62	36,2	141,3
5541	Comil	Канада	7,4	30,4	1,25	1,22	33,6	163,3
5291	Днепровская 12	УССР	7,4	34,5	1,49	1,14	33,7	167,7
6435	Черновицкая 2	УССР	7,4	29,5	0,92	0,89	42,2	150,2

Таблица 4. Характеристика хозяйственно ценных признаков сортов сои с низким содержанием ингибиторов трипсина

№ ката-лога ВАР	Сорт	Происхождение	Период вегета-ции, дней	Высота расте-ний, см	Число		Высота прикре-пления нижних бобов, см	Растрес-кивае-мость бобов, см	Полетае-мость, баллов	Поражаемость, баллов		
					бобов на расте-ние, шт	бобов на пло-дущий узел, шт				вирусной мозан-кой сои	бакте-риаль-ным ожогом листьев	
6439	Бельцкая 25 (станд.)	МССР	118	69,6	64,6	1,6	2,2	11,5	0	5	3	5
6230	Grignon 80	ГДР	101	43,7	54,7	2,2	2,1	12,8	0	3	3	7
3834	ВИР 3834	Приморский край	134	54,8	60,8	1,3	1,4	14,9	7	1	3	5
4385	Амурская 45	Амурская обл.	132	63,5	56,0	1,6	1,8	11,0	0	3	9	9
5984	Япон 8	Япония	152	52,0	61,2	1,8	1,8	12,9	0	1	9	7
5691	Бируинца 12	МССР	138	85,7	72,3	2,1	2,2	14,8	0	3	9	9
6632	Wasekoganе	Япония	126	56,1	58,9	2,1	1,9	9,8	0	1	7	7
6268	Терезинская 10А	УССР	120	80,2	107,7	2,1	1,4	13,2	0	7	9	9
5989	ВИР 5989	Югославия	144	46,9	57,1	1,1	1,8	12,3	0	3	9	3
5573	Кубанская 33	Краснодарский край	141	78,3	69,4	2,0	2,0	14,3	0	5	7	5
6460	Steele	США	129	72,9	60,9	2,7	2,3	11,5	0	3	5	5
6073	OAB-2H-18290	ЧССР	155	47,0	41,6	1,4	2,1	12,0	0	7	0	5
6101	Vilenska DZ-50	ЧССР	102	50,2	57,6	1,9	1,9	8,2	5	3	3	9
6303	Holesavska	ЧССР	97	50,7	31,9	1,5	2,1	10,3	3	1	7	5
5541	Comit	Канада	120	70,7	59,2	1,9	2,1	12,4	0	3	5	7
5291	Днепроовская 12	МССР	124	79,0	57,9	1,6	2,1	14,9	0	3	9	9

США, Канады, Швеции и Польши (7,6—8,4%).

Среди изученных сортов сои самое низкое (5,6%) содержание ингибитора отмечено у образца ВИР 3834 (к-3834) из Приморского края, самое высокое (9,9%) — у сорта Grignon 5 (к-5724) из ГДР. Из коллекции ВИР выделены 16 образцов сои, накапливающих в условиях Молдавии на 12—34% меньше ингибиторов трипсина по сравнению со стандартом. К ним относятся сорта Grignon 5 (к-5724) и Grignon 80 (к-6230) из ГДР, ВИР 3834 (к-3834) из Приморского края, Амурская 45 (к-4385) из Амурской области, Бируинца 12 (к-5691) из Молдавской ССР, Япон 8 (к-5984) и Wasekoganе (к-6632) из Японии, Терезинская 10А (к-6268) из Украинской ССР, ВИР 5989 (к-5989) из Югославии и др. (табл. 3).

Характеристика хозяйственно ценных признаков сортов сои с низким содержанием ингибиторов трипсина в семенах приводится в табл. 4.

Многие авторы считают, что одной из биологических функций ингибиторов протеаз в растительном организме является защита растений от действия экзогенных протеаз грибов, бактерий и насекомых [2, 10, 14]. Установлено, что 33% сортообразцов изученной ими коллекции сои, имеющих аллель Ti^2 ингибитора трипсина Кунитца (SBTI- A_2), обладали повышенной устойчивостью к бурой стеблевой гнили, против 6% сортов с аллелью Ti^1 [14].

Для выяснения роли ингибиторов трипсина в устойчивости растений сои к бактериальным и вирусным болезням нами было взято 12 сортов, обладающих комплексной устойчивостью к болезням, и 11 — сильно восприимчивых. Результаты исследований показали, что у устойчивых сортов содержание ингибиторов трипсина колебалось от 8,6 до 9,9%, а у восприимчивых — от 5,3 до 6,0%. В группу восприимчивых вошли сорта с низким содержанием ингибиторов трипсина.

Значительные различия в содержании ингибиторов трипсина у устойчивой и неустойчивой к болезням групп сортов сои свидетельствовали

Таблица 5. Содержание ингибиторов трипсина в семенах устойчивых и восприимчивых к ВМС линий сои

Исходный сорт	Отношение изолинии к ВМС	Содержание ингибиторов трипсина, % к белку
Бельцкая 25	Устойчивая	4,29
	Восприимчивая	3,99
Желтая 377	Устойчивая	5,07
	Восприимчивая	3,64
427/5838	Устойчивая	4,85
	Восприимчивая	4,31
Узбекская 2	Устойчивая	4,09
	Восприимчивая	5,53
ВИР 4177	Устойчивая	3,83
	Восприимчивая	2,67
Высокорослая 3	Устойчивая	5,03
	Восприимчивая	2,37
Kitamishiro	Устойчивая	3,01
	Восприимчивая	1,24
Harow	Устойчивая	1,37
	Восприимчивая	1,67

о существовании связи между этими признаками и послужили основанием для проведения специального опыта. Из восьми сортов сои нами был проведен отбор линий, устойчивых и восприимчивых к вирусу мозанки сои (ВМС). Результаты анализа этих линий показали, что у устойчивых форм содержание ингибитора трипсина оказалось выше, чем у неустойчивых (табл. 5). Полученные данные подтвердили обнаруженную при анализе коллекции связь между устойчивостью сои к ВМС и содержанием ингибиторов трипсина в семенах. Поэтому при отборе селекционных линий с пониженным накоплением ингибиторов трипсина необходима их параллельная оценка на устойчивость к болезням. Кроме того, полученные результаты свидетельствуют о перспективности внутрисортного отбора сои как на устойчивость к болезням, так и на пониженное содержание ингибиторов трипсина в семенах, что открывает новые перспективы в селекции на улучшение качества продукции.

Обобщая результаты изучения большого набора сортообразцов, изложенные в трех сообщениях, мы пришли к выводу, что селекция на улучшение питательной ценности белка семян сои возможна путем отбора сортов и линий с усиленным синтезом глицинина (11 S белок) и понижен-

ным накоплением ингибиторов трипсина с одновременным учетом содержания наиболее ценных аминокислот (для выявления их оптимального в питательном отношении уровня накопления в белке) и устойчивости выделенных форм к распространенным болезням в условиях данной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Коняев В. Г. // Вест. с.-х. науки. 1974. № 4. С. 40.
2. Масолов В. В. // Растит. белки и их биосинтез. М., 1975. С. 172—184.
3. Метод. указания по иммунохимическому и электрофоретическому исследованию растит. белков. Сост. И. П. Гаврилюк, Н. К. Губарева. Л., 1973.
4. Мухинов В. Х. Наследование активности ингибиторов трипсина в семенах гороха (*P. sativum* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1978.

И. Л. БАЛМУШ, Е. Г. САЛЬКОВА

ВЛИЯНИЕ ОБРАБОТОК ХЛОРИСТЫМ КАЛЬЦИЕМ, ГИДРЕЛОМ И ДИЛУДИНОМ НА ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКИЙ СПЕКТР БЕЛКОВ ПАРЕНХИМЫ ПЛОДОВ ЯБЛОНИ

Известно, что послеуборочные обработки регулируют процесс созревания сочных плодов. Установлено, что кальций предупреждает развитие многих метаболических нарушений в плодах, возникающих при холодильном хранении [2]. Это в свою очередь способствует повышению лежкости и сохранению высокого качества плодов. Наряду с опрыскиванием плодов растворами хлористого кальция на дереве, до съема, применяют и послеуборочную обработку перед закладкой на хранение. Показано, что в результате послеуборочной обработки яблок 4% раствором хлористого кальция замедляется процесс созревания при хранении [2]. Ускорение созревания достигается обработкой плодов этиленгенерирующим синтетическим регулятором роста гидрелом [6]. Обработка антиоксидантами (в частности, дилудином) повышает стойкость к побурению кожицы и позволяет сохранить высокое качество плодов. Так, кальций снижает скорость дыхания, активность малик-фермента, замедляет

5. Телеуца А. С., Корсаков Н. И., Гаврилюк И. П., Чмелева Э. В. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1986. № 1. С. 30—33.
6. Черников М. П. и др. // Вест. Академии медицинских наук ССР. 1960. № 10. С. 57—64.
7. Birk Y. // Arch. Biochem. and Biophys. 1961. N 94. P. 378.
8. Bliss F. A., Hall T. S. // Cereal Food World. 1977. V. 22. N 3. P. 106.
9. Frattali V., Steiner R. F. // Biochemistry. 1968. N 7. P. 521.
10. Halim A. H., Wasson C. E., Mitchell H. L., Edmund L. K. // J. Agr. and Food Chem. 1973. V. 21. N 6. P. 1118.
11. Kunitz M. // J. Gen. Physiol. 1946. N 29. P. 149.
12. Laurel C. B. // Analyt. Biochem. 1966. N 15.
13. Rackis J. J., Sasame H. A., Mann R. K., Anderson R. L., Smith A. K. // Arch. Biochem. Biophys. 1962. N 98. P. 471—478.
14. Skorupska H., Hymowitz T. // Genet. pol. 1977. V. 18. N 3. P. 217—224.

Ботанический сад АН МССР,
ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова

Поступила 15.03.88

развитие климактерика [3]. В плодах, обработанных гидрелом, активировался биосинтез белка, в частности биосинтез малик-фермента [4]. Представляло интерес выяснить, каково влияние применяемых обработок на компонентный состав белков в паренхимной ткани яблок.

Материалы и методы

Материалом исследования служили плоды яблони Антоновка обыкновенная из садов научно-исследовательского зонального Института садоводства Нечерноземной полосы (Московская область).

Плоды были обработаны: 1) 4% раствором хлористого кальция; 2) 0,05% раствором гидрела (бис-кислая гидразинная соль β-хлорэтил-фосфоновой кислоты; 3) 0,05% водной эмульсией антиоксиданта дилудина. В качестве контроля служили необработанные плоды. Обработанные и контрольные плоды заложены на хранение в холодных условиях ($\pm 4^\circ\text{C}$, относительная влажность воздуха 90—92%). Анализы проводили до об-

работки плодов и после 2 месяцев хранения.

Исследовали электрофоретическую подвижность легкорастворимых белков паренхимы плодов яблони. Белки извлекали К—Na фосфатным буфером (рН 7,3), содержащим 0,2% метабисульфит натрия. Гомогенат фильтровали, центрифугировали при 10000 g в течение 20 мин. Осадок отбрасывали, супернатант анализировали методом электрофореза в полиакриламидном геле. Электрофорез проводили на приборе фирмы «Ренанал». Использовали щелочную систему [5]. Гели фиксировали в течение 30 мин в 12% растворе трихлоруксусной кислоты (ТХУ), затем в течение двух часов окрашивали 1% водным раствором Кумасси ярко-голубого R-250, смешанного с 12% ТХУ в отношении 1:20. После окрашивания гели переносили в 10% раствор ТХУ. Денситометрирование гелей проводили на микрофотометре МФ-4.

Результаты и их обсуждение

Электрофоретический спектр белков до обработок представлен на рис. 1. Денситограмма показывает наличие 10 белковых зон, отличающихся по интенсивности окраски. При исследовании компонентного состава белков из необработанных плодов через 2 месяца хранения было установлено, что появляются белковые компоненты с Rf 0,55; 0,61; 0,79 (рис. 1). В плодах, обработанных кальцием, через 2 месяца холодного хранения спектр белков изменялся незначительно (рис. 2). Выявлено по-

вышенные концентрации двух белковых зон с Rf 0,39; 0,49 и появление одного нового компонента с Rf 0,84. Сравнение денситограмм белковых экстрактов показало, что в процессе хранения в необработанных плодах повышалась концентрация белкового компонента с Rf 0,28. Белок с Rf 0,28 соответствовал электрофоретической подвижности НАДФ-малик-фермента. В обработанных плодах концентрация этой белковой зоны близка к таковой в начале опыта (перед обработкой). Увеличение активности малик-фермента является характерной закономерностью для процесса послеуборочного дозревания сочных плодов. Результаты наших опытов — дополнительное подтверждение тому, что обработка плодов раствором хлористого кальция затормаживает процесс созревания. Согласно литературным данным, кальций стабилизирует структуру клеточных мембран, соединяясь с различными их компонентами — белками и липидами [8]. Наши результаты показывают, что у обработанных плодов компонентный состав белков изменился значительно меньше, чем у контрольных. Это наводит на мысль, что кальций либо, воздействуя на мембраны, препятствует высвобождению белков из них, либо стабилизирует белки.

При изучении компонентного состава белков паренхимы плодов яблони спустя 2 месяца после обработки гидрелом нами было выявлено увеличение концентрации компонента с Rf 0,28, исчезновение белковых зон с Rf 0,72 и 0,88. При старении плодов наблюдается изменение интенсивности окраски одних белковых компонентов

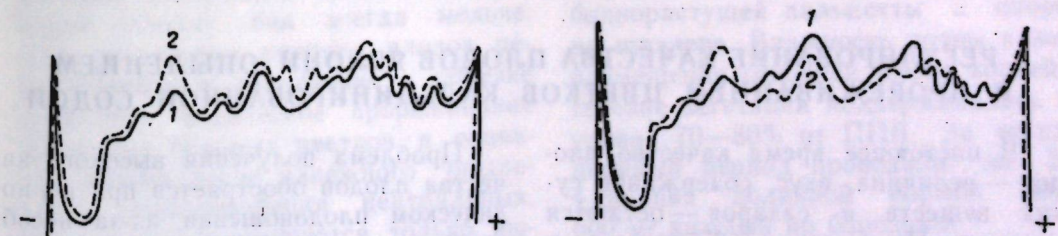


Рис. 1. Денситограммы белков из паренхимы необработанных плодов яблони сорта Антоновка: 1 — начало хранения; 2 — через 2 месяца холодного хранения

Рис. 2. Денситограммы белков из паренхимы обработанных плодов яблони сорта Антоновка: 1 — после обработки хлористым кальцием; 2 — после обработки гидрелом

и исчезновение других. Ранее нами в опытах по изучению компонентного состава белков плодов яблони при созревании установлено, что на стадии перезревания исчезают компоненты с R_f 0,72 и 0,88 [1]. Следовательно, полученные нами данные о влиянии гидрела на спектр белков служат дополнительным подтверждением тому, что гидрел ускоряет созревание плодов яблони. Сопоставление денситограмм белков из необработанных (контроль) и обработанных гидрелом яблок через 2 месяца хранения показывает отличия в компонентном составе белков. Характер этих отличий отражает тот факт, что плоды находятся в различном физиологическом состоянии.

Плоды яблони, обработанные водной эмульсией дилудина, не имели функциональных нарушений и побурение тканей не развивалось. При изучении белкового экстракта из паренхимы здоровых необработанных яблок и плодов, обработанных дилудином, выявлен сходный спектр белков. Дилудин не растворяется в воде и, будучи нанесен на поверхность плода, распределяется в кутикулярном слое. Можно полагать, что дилудин тормозит самоокисление фарнезена в кутикуле [7], предупреждая тем самым развитие побурения кожицы. Мы не располагаем сведениями о том, что дилудин диффундирует в мякоть. Поэтому правомочно считать, что дилудин не влияет или оказывает очень слабое влияние на метаболические процессы в паренхиме.

А. И. МАНТОПТИН, Н. М. КУРЕННОЙ

РЕГУЛИРОВАНИЕ КАЧЕСТВА ПЛОДОВ ЯБЛОНИ ОПЫЛЕНИЕМ И ПРОРЕЖИВАНИЕМ ЦВЕТКОВ КАЛЬЦИНИРОВАННОЙ СОДОЙ

В настоящее время качество плодов — величина, вкус, содержание сухих веществ и сахаров — остаются низкими. На Северном Кавказе и в Молдавии, например, выход высококачественных плодов не превышает 40—60%, что значительно снижает экономическую эффективность их производства.

Таким образом, послеуборочная обработка растворами хлористого кальция и донором этилена — гидрелом по-разному изменяет белковый спектр паренхимы плодов яблони. Обработка антиоксидантом дилудином не оказывает влияния на электрофоретическую подвижность отдельных белков и на спектр белков в целом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Балмуш И. Л. Молекулярные формы малик-фермента при созревании плодов яблони: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1986.
2. Воробьев В. Ф. Предуборочная подготовка основных сортов яблони в Нечерноземной полосе с целью уменьшения потерь и удлинения срока хранения плодов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1980.
3. Воробьев В. Ф., Буланцева Е. А., Салькова Е. Г. // Прикл. биохим. и микробиол. 1982. Т. 18. Вып. 3. С. 418—421.
4. Мамедов З. М., Салькова Е. Г., Кулиев А. А. // ДАН СССР. 1979. Т. 249. № 6. С. 1508—1511.
5. Маурер Г. В. // Диск-электрофорез в полиакриламидном геле. М., 1971. С. 58—59.
6. Салькова Е. Г., Буланцева Е. А., Звягинцева Ю. В. // Физиолого-биохим. основы применения регуляторов роста в Сибири. Иркутск, 1986.
7. Салькова Е. Г., Морозова Н. П., Звягинцева Ю. В. // Биохимия иммунитета, покоя, старения раст. М., 1984. С. 206.
8. Grierson D., Tucker G., Robertson N. // Recent advances in the biochemistry of fruit and vegetables. London. Acad. Press. 1981. P. 147—158.

Институт физиологии
и биохимии растений АН МССР.
Институт биохимии им. А. Н. Баха АН СССР

Поступила 20.04.88

Проблема получения высокого качества плодов обостряется при периодическом плодоношении из-за несоблюдения прогрессивных технологий, целевая задача которых — поддержание благоприятного соотношения между достаточно сильным ростом и умеренным плодоношением отдельных деревьев, что при загущенных посадках

в интенсивных садах позволяет ежегодно получать высокие урожаи плодов с единицы площади только лучших сортов.

При ослабленном поступательном росте, избыточном количестве плодовых образований, цветковых почек, цветков и завязей в садах четвертого возрастного периода (плодоношения по П. Г. Шитту) складывается диспропорция между площадью листьев и количеством плодов на деревьях. При этом в очередные годы только 2—5% цветков превращаются в съемные плоды, остальные 95—98% сбрасываются. Резервные завязи, являющиеся первоочередными потребителями воды, питательных элементов и продуктов ассимиляции, опадают у яблони в течение 6—8 недель после цветения. Непроизводительное расходование большого количества запасных и синтезированных материалов на излишние завязи сильно истощает растения, поэтому они не формируют цветковые почки для урожая в следующем году, а сохранившиеся на деревьях плоды не достигают характерной для сорта величины, мелки, низкого качества. Такая продукция не удовлетворяет потребителей и производство, плохо реализуется [2—4, 6].

В практике плодоводства давно применяется обрезка как эффективное средство, способствующее формированию молодых плодовых образований и крупных товарных плодов. Однако при этом сокращается только количество пунктов цветения, но каждая из оставшихся цветковых почек дает у яблони 5—6 цветков, из которых образуются молодые плоды. Боковые плоды в пучке хуже центральных обеспечены ассимилятами и водой, поэтому они всегда мельче. Для увеличения размера плодов целесообразно в дополнение к обрезке проводить химическое прореживание резервных боковых цветков в соцветии яблони после надежного опыления и оплодотворения центральных, из которых формируются только высококачественные плоды [1—5]. В странах с высокоразвитым промышленным плодоводством (США, Австралия, Италия, Швейцария) этот малотрудоемкий агротехнический прием

используется уже более трех десятилетий [5].

Эффективность и степень химического прореживания цветков яблони в основном зависят от надежности перекрестного опыления необходимой для формирования полноценного урожая части цветков, а последняя — от числа насекомых-опылителей, главным образом медоносных пчел, продолжительности использования их на опылении цветков в зависимости от метеорологических условий, размещения сортов-взаимоопылителей, сроков и кратности нормирования.

В связи со слабой изученностью этого вопроса нами были заложены четырехлетние опыты в интенсивном саду плодосовхоза «Новоалександровский» Новоалександровского района Ставропольского края. Хозяйство расположено в зоне неустойчивого увлажнения (ГТК 0,9—1,1). Сумма активных (выше +10°C) температур за вегетационный период составляет 3500°C. Среднее многолетнее годовое количество осадков 549 мм, из них 361 мм выпадает в период вегетации плодовых деревьев. Продолжительность безморозного периода 180—195 дней.

Почвы опытного участка представлены обыкновенным мицеллярно-карбонатным среднетощим среднегумусным черноземом. Мощность перегнойных горизонтов достигает 80 см, содержание гумуса — 2,6—3,7%.

Опытный сад посажен на орошаемом участке в 1966 г. Исследования проведены в 1983—1986 гг. с летними сортами Мелба и Боровинка, привитыми на М9, схема посадки 5×3 м. Деревья сформированы по типу свободнорастущей пальметты с опорой на шпалере. Влажность почвы в зоне размещения основной массы корней в течение вегетации поддерживалась на уровне 70—80% от ППВ. За вегетационный период проводили по 3—4 полива поливной нормой 400—500 м³ каждый по бороздам.

Прореживание резервных цветков проводилось 2% водным раствором кальцинированной соды [1] на деревьях с чрезмерно большим их количеством в 1983, 1985 гг. Варианты:

1 — контроль (без химического прореживания); 2, 3, 4 — однократное прореживающее опрыскивание соответственно на 2-й, 3-й и 4-й день цветения; 5, 6 — двукратное — на 2-й и 3-й или 3-й и 4-й день цветения. Площадь каждого варианта 480 м².

Перекрестное опыление опытного сада обеспечивалось размещением пасеки из расчета одной пчелиной семьи серой кавказской породы на 1 га. Семьи были хорошей силы — на 8—10 улочек пчел с 6—8 рамками расплода. Среди суммарного количества насекомых, посещавших цветки яблони сорта Мелба и Боровинка, медоносных пчел в 1983 г. было 98,1—98,7%, в 1985 г. — 99,2—99,6%.

Метеорологические условия в фазе цветения были благоприятны для дружного цветения и опылительной деятельности медоносных пчел. Среднесуточная температура воздуха за фазу цветения в 1983 г. составила 18,4°C, продолжительность цветения — 7 дней. После двух дней цветения яблони распустилось 26,2—29,8% бутонов, в конце 3-го дня — 87,9—89,6%. Посещаемость цветков медоносными пчелами на деревьях взаимопыляющихся сортов при полосном их размещении по 4 ряда была достаточной для опыления необходимого количества цветков и формирования полноценного урожая уже в первые дни фазы цветения.

Химическое прореживание цветков яблони в урожайные годы способст-

вует снижению не только избыточного количества резервных завязей в ранние сроки, но и числа съемных плодов.

Количество плодов и семян сорта Мелба, в расчете на 1 дерево, в очередные 1983 и 1985 гг. было максимальным в контрольном варианте без нормирования цветков, но плоды при этом были недоразвитыми, мелкими, со средней массой 51—54 г (табл. 1). В опыте после однократных и двукратных химических обработок цветков, проведенных в различные сроки, существенно снизилось количество плодов на деревьях и повысилась средняя масса плода до 62—89 г. После однократного химического прореживания в 1983 г. на 2-й или 4-й день цветения количество плодов на 1 дерево по сравнению с контролем снизилось в 1,3 раза, а число семян — на 24—27%. Меньшее число первоочередных потребителей ассимилятов на деревьях обусловило лучшее их питание и существенное (при НСР₀₅=8) повышение средней массы плода на 11 и 13 г. Лучшие результаты получены в вариантах после химического нормирования цветков на 3-й день или 3-й и 4-й день цветения. Средняя масса плода была на 25 и 27 г выше контрольных (при НСР₀₁=11 г). Количество плодов на 1 дереве снизилось в 1,7—1,8 раза, семян — на 49—52%.

Сходные данные получены при химическом прореживании цветков яблони сорта Мелба в те же сроки и в

Таблица 1. Изменение средней массы плода в зависимости от нагрузки деревьев яблони сорта Мелба плодами и семенами

Вариант	Средняя масса плода, г		Количество плодов на 1 дереве, шт		Число семян в плодах с 1 дерева, тыс. шт	
	1983 г.	1985 г.	1983 г.	1985 г.	1983 г.	1985 г.
Без прореживания, контроль	51	54	1067	948	9,92	9,86
Однократное прореживание на 2-й день цветения	62	67	821	724	7,47	7,31
То же на 3-й день	76	80	630	566	5,10	5,04
То же на 4-й день	64	68	841	729	7,57	7,22
Двукратное на 2-й и 3-й день цветения	89	*	97	*	0,76	*
То же на 3-й и 4-й день	78	83	604	540	4,95	4,70
НСР ₀₅	8	6	116	82		
НСР ₀₁	11	8	160	113		

* Цветения не было.

Таблица 2. Влияние химического прореживания цветков яблони сорта Боровинка на обеспеченность плодов листьями

Вариант	Средняя масса плода, г		Сброшено генеративных органов через 2 недели после цветения в 1983 г., %	Листьев, приходящихся на 1 плод, шт	
	1983 г.	1984 г.		1983 г.	1984 г.
Без прореживания, контроль	62	109	40,6	12,6	153,8
Однократное прореживание на 2-й день цветения	75	113	58,7	16,3	69,5
То же на 3-й день	91	112	83,3	19,7	47,1
То же на 4-й день	78	108	61,4	16,9	70,1
Двукратное на 2-й и 3-й день цветения	106	65	98,5	97,1	13,5
То же на 3-й и 4-й день	94	111	83,7	20,7	45,0
НСР ₀₅	11	15			
НСР ₀₁	15	20			

1985 урожайном году. В связи с понижением нагрузки деревьев плодами и семенами в 1,3—2,1 раза средняя масса плода во всех вариантах нормирования была существенно выше, чем в контрольном варианте, на 13—19 г при НСР₀₁=8 г.

Однократное химическое нормирование цветков сорта Боровинка на 2-й или 4-й день цветения в 1983 г. усилило по сравнению с контролем в 1,4—1,5 раза сброс резервных завязей в ранние сроки на X этапе органогенеза (т. е. в течение двух недель после прореживания). Число листьев, приходящихся на 1 плод, повысилось на 3,7—4,3 шт, а средняя масса плода — в 1,21—1,26 раза (табл. 2).

Лучшие результаты в опыте получены при однократном химическом нормировании на 3-й день или двукратном — на 3-й и 4-й день цветения. Довольно сильный прореживающий эффект способствовал тому, что количество сброшенных через 2 недели цветков и завязей превысило конт-

роль в 2,1 раза, число листьев, приходящихся на 1 плод, увеличилось на 56—64%. Хорошая обеспеченность ассимиляционной поверхностью обусловила достоверное увеличение в сравнении с контролем средней массы плода на 29—32 г (НСР₀₁=15 г).

Повышение средней массы плода в вариантах химического прореживания цветков привело к увеличению доли первосортной продукции в общем урожае (табл. 3). В контрольном варианте плодов первого сорта было 45,6%, на переработку — 19,6%. Химическое нормирование на 2-й или 4-й день цветения способствовало увеличению выхода первосортной продукции до 60,4—65,9% и снижению количества плодов для переработки до 10,7—11,5%.

Максимальное количество плодов I сорта 39,5 и 41,4 т было получено в вариантах прореживания цветков на 3-й день цветения или 3-й и 4-й день цветения, при этом высококачественных плодов было соответственно 91,0

Таблица 3. Повышение товарного качества плодов яблони сорта Мелба прореживанием цветков 2% раствором кальцинированной соды (ГОСТ 16270-70)

Вариант	Суммарная урожайность за 1983—1984 гг., т/га	В том числе					
		использование в свежем виде				переработка	
		I сорт		II сорт			
		т/га	%	т/га	%	т/га	%
Без прореживания, контроль	36,2	16,5	45,6	12,6	34,8	7,1	19,6
Однократное прореживание на 2-й день цветения	40,2	26,5	65,9	9,4	23,4	4,3	10,7
То же на 3-й день	43,4	39,5	91,0	3,6	8,3	0,3	0,7
То же на 4-й день	40,9	24,7	60,4	11,5	28,1	4,7	11,5
Двукратное на 2-й и 3-й день цветения	38,1	21,1	55,4	11,0	28,9	6,0	15,7
То же на 3-й и 4-й день	44,2	41,4	93,7	2,4	5,4	0,4	0,9
НСР ₀₅	3,8						
НСР ₀₁	5,3						

Таблица 4. Влияние химического прореживания цветков в урожайные 1983 и 1985 гг. на продуктивность яблони сорта Мелба, т/га

Годы, показатели	Без прореживания, контроль	Однократное			Двукратное		НСР ₀₅
		2-й день	3-й день	4-й день	2-й и 3-й день	3-й и 4-й день	
1983	36,2	33,9	31,9	35,8	5,7	31,4	3,7
1984	0	6,3	11,5	5,1	32,4	12,8	1,9
Суммарная урожайность за 1983—1984	36,2	40,2	43,4	40,9	38,1	44,2	3,8
1985	34,1	32,3	30,2	33,0	0	29,8	3,2
1986	0	4,7	10,1	5,2	35,6	11,4	1,4
Суммарная урожайность за 1985—1986	34,1	37,0	40,3	38,2	35,6	41,2	3,9
Индекс периодичности за 1983—1986	1,00	0,72	0,48	0,74	0,85	0,43	
Продуктивность за 1983—1986	70,3	77,2	83,7	79,1	73,7	85,4	
Повышение продуктивности за счет химического прореживания цветков		6,9	13,4	8,8	3,4	15,1	
То же, %		9,8	19,1	12,5	4,8	21,5	

и 93,7%. Количество плодов второго сорта было 5,4 и 8,3%, а для переработки — менее одного процента.

Проведенные исследования показали, что химическое прореживание цветков повышает продуктивность яблони (табл. 4). Суммарная за четыре года урожайность яблони сорта Мелба после нормирования цветков на 2-й или 4-й день цветения превысила контроль соответственно на 6,9 и 8,8 т/га. Химическое прореживание цветков на 3-й или 3-й и 4-й день цветения в очередные 1983 и 1985 гг. способствовало повышению продуктивности яблони в сумме за 1983—1986 гг. на 13,4 и 15,1 т/га, или на 19,1 и 21,5%.

Применение химического прореживания цветков при чрезмерно большом их количестве на деревьях в интенсивном саду четвертого возрастного периода плодоношения (по П. Г. Шитту) позволяет достаточно надежно снижать избыточную нагрузку растений плодами и семенами, увеличивать их среднюю массу и долю высококачественной продукции в общем урожае, повышать продуктивность и экономическую эффективность производства плодов.

Химическое прореживание цветков способствует повышению суммарной урожайности за 2 смежных года, качество плодов и средней цены реализации. За счет нормирования цветков (на 3-й день цветения) она составила 293 руб. за 1 т при 230 руб. в контроле. Аналогичное прореживание цветков сорта Боровинка в 1,14 раза повысило в сравнении с контролем

закупочную цену плодов. Благодаря этому увеличился условный чистый доход в варианте химического прореживания на 3-й день цветения в сумме за два года у сортов Мелба и Боровинка соответственно на 3,9 и 3,2 тыс. руб., уровень рентабельности достиг 142,4 и 147,2% при 74,3 и 96,2% в контроле.

Изученный малотрудоемкий агроприем улучшения качества плодов яблони нормированием резервных цветков 2% раствором кальцинированной содой заслуживает серьезного внимания и широкого внедрения в плодородство Молдавии как дополнительное мероприятие к умеренной обрезке.

ЛИТЕРАТУРА

1. А. с. 482159 (СССР). Средство для удаления излишних цветков и завязей яблони / Н. М. Куренной, Ф. Ф. Аполехов: Ставроп. СХИ (СССР). 2007955/30-15; Оpubл. 30.08.75. Бюл. № 32.
2. Герасимова З. А., Фулга И. Г. // Тр. НИИСВиВ. 1965. Т. X. С. 196—229.
3. Куренной Н. М. // Науч. тр. Ставрополь, 1971. Т. 7. Вып. 34. С. 5—279.
4. Куренной Н. М., Аполехов Ф. Ф. // Труды с.-х. академии ГДР. Берлин, 1984. Т. 221. С. 75—83.
5. Шумахер Р. Продуктивность плодовых деревьев: Регулирование плодоношения и улучшение качества плодов / Пер. с нем. канд. с.-х. наук Р. П. Кудрявца. М., 1979.
6. Фулга И. Г. Биол. особенности основных сортов яблони и регулирование их плодоношения в Молдавии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев, 1964.

Институт зоологии и физиологии АН МССР.
Ставропольский сельскохозяйственный институт

Поступила 05.05.88

ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

А. А. ЖУЧЕНКО (мл.), И. В. УЩАПОВСКИЙ

ВЗАИМОСВЯЗЬ ГЕТЕРОЗИСА И ЧАСТОТЫ КРОССИНГОВЕРА У ТОМАТА

Проблема увеличения уровня и спектра генотипической изменчивости культивируемых видов растений является основополагающей в селекционных программах. Одним из подходов к ее решению считается изучение взаимосвязи приспособленности гибридов F₁ и рекомбинации [1]. Определенные трудности возникают при формализации критерия приспособленности. Мы придерживаемся мнения, что наиболее интегрированной оценкой общей приспособленности культурных растений служит продуктивность (для F₁ — гетерозисность по урожаю).

Предполагается, что уровень гетерозиса по частоте хиазм генетически связан с общим гетерозисом по количественным признакам [3—5]. Известные экспериментальные данные, полученные на просе, фасоли, хлопчатнике и кукурузе, указывают на наличие взаимосвязи гетерозиса (по ряду количественных признаков) и рекомбинации (частота хиазм и кроссинговера) [2]. Для томата аналогичного материала нами не найдено, в литературе также отсутствуют данные о влиянии среды на взаимосвязь гетерозиса и рекомбинации. До настоящего времени значительная часть работ по гетерозису была направлена на получение и использование промышленных гетерозисных гибридов. Иными словами, по проблеме гетерозиса как цель селекции накоплен огромный экспериментальный и теоретический материал. С другой стороны, стратегия отбора гибридов F₁ для последующей селекционной работы (получение линий, сортов и т. п.) не разработана. Возможно, сепарация гибридов F₁ с разным уровнем гетерозиса по продуктивности может слу-

жить критерием отбора различных F₁ по комбинаторике хозяйственно ценных признаков в последующих поколениях. Успешное решение проблемы гетерозиса как средства селекции в дальнейшем предполагает использование всего накопленного материала по проблеме гетерозиса как цель селекции.

В данной работе с помощью генетического анализа изучена взаимосвязь гетерозиса (по раннему урожаю) и рекомбинации (по частоте кроссинговера), а также определено влияние среды на характер указанной взаимосвязи у томата.

Материал и методика

Объектом исследования служили одиннадцать гибридов F₁ томата: Мо 628 $\left(\begin{matrix} ful\ e & hl\ a \\ ful\ e & hl\ a \end{matrix} \right) \times$ Поток (1), Мо 628 \times Утро (2), Мо 628 \times Призер (3), Мо 628 \times Факел (4), Мо 628 \times Радуга Молдовы (5), Мо 628 \times Невский (6), Мо 628 \times Summerdawn (7), Мо 628 \times Roma (8), Мо 628 \times Izobiliae (9), Мо 628 \times Викторина (10), Мо 628 \times Сюрприз (11), гетерозиготных по рецессивным сцепленным генам-маркерам 4-й и 11-й хромосом — $\frac{ful\ e}{+} \frac{hl\ a}{+}$, содержащих между собой центромеру. Опыты проводили в весенне-летний период 1987 г. Посадку производили в вегетационных домиках (грунт) в два срока: I — ранний (контроль, высадка рассады P₁, P₂, F₁ — 7 мая) и II — поздний (14 июня). Сеянцы P₁, P₂ и F₁ поздней посадки на стадии семядольных листьев с 15 апреля по 4 мая (20 дней) нахо-

Таблица 1. Оценка истинного гетерозиса по раннему урожаю гибридов F₁ в зависимости от срока высадки рассады

F ₁	I срок посадки			II срок посадки		
	P ₂	F ₁	ИГ	P ₂	F ₁	ИГ
1	393,3±44,6	722,9±51,6	329,6	390,0±74,0	587,5±55,9	197,5
2	682,0±93,2	616,0±96,0	-66,0	618,3±96,7	475,0±61,1	-143,3
3	585,4±67,3	965,7±73,9	380,3	645,0±73,3	646,7±121,7	1,7
4	687,7±64,2	1063,6±77,2	375,9	422,8±36,4	543,8±85,4	121,0
5	645,7±49,5	1121,8±128,8	476,1	418,0±90,3	421,4±72,5	3,4
6	239,2±21,6	1016,9±67,3	777,7	144,0±15,4	506,6±89,9	362,6
7	607,4±38,4	784,0±63,9	176,6	327,1±39,4	478,8±71,6	151,7
8	420,9±42,8	919,3±75,7	498,4	158,6±29,6	365,0±65,1	206,4
9	699,2±52,9	1024,3±73,4	325,1	257,5±60,5	376,7±57,4	119,2
10	693,6±50,1	1007,3±65,1	313,7	158,8±31,1	253,8±64,4	95,0
11	645,0±34,3	1109,3±132,9	464,3	237,5±27,9	284,3±48,3	46,8
V	26,7±6,1	17,5±3,8		51,1±13,4	27,3±6,2	

Примечание. Нумерация F₁ соответствует обозначениям, представленным в п. «Материал и методика»; урожайность приведена в граммах, среднее на один куст; V — коэффициент вариальности.

дились в условиях пониженной освещенности (2—4 тыс. лк). Растения P₁, P₂ и F₁ каждого варианта высаживались рендомизированно. В дальнейшем одновременно для всех комбинаций скрещивания одного срока высадки учитывали истинный гетерозис по раннему урожаю (первые три соцветия). Частоту кроссинговера (gf) оценивали методом максимального правдоподобия по Фишеру.

Анализ гетерозиса. Оценка гетерозисного эффекта проводилась на основе учета урожайности плодов с каждого растения. Так как материнская форма (P₁ — Мо 628) низкоурожайна и одинакова для всех комбинаций скрещивания, мы рассматривали истинный гетерозис (ИГ) по отношению к отцовской форме.

В результате анализа выявлено, что наибольший значимый ИГ в ранний срок посадки (I) соответствует гибридам F₁ — Мо 628 × Невский (777,7 г), F₁ — Мо 628 × Рома (498,4 г), Мо 628 × Радуга Молдовы (476,0 г), Мо 628 × Сюрприз (464,3). Промежуточное проявление урожайности характерно только для F₁ — Мо 628 × Утро как в первом, так и во втором сроках посадки (табл. 1). Растения поздней посадки (II), относительно ранней (I) находились в менее типичных условиях для ранней культуры томата (освещенность, температура и др.). Это способствовало выявлению нормы реакции гибридов на среду. В результате величина ИГ

II меньше ИГ I у подавляющего большинства F₁. Уровень наблюдаемого снижения зависел от комбинации скрещивания (табл. 1). Кроме того, выявлены гибриды, проявляющие как стабильность, так и пластичность гетерозисного эффекта по раннему урожаю плодов, в зависимости от флуктуаций среды.

Оценка частоты кроссинговера. В работе рассматривалось изменение частоты кроссинговера (gf) у гибридов F₁ в маркированных сегментах hl-a и ful-e хромосом 11 и 4. Расстояние между маркерами hl-a и ful-e на генетических картах соответствует 20-ти и 42-м морганидам. Локализация указанных генов-маркеров определена достаточно точно и не подвергалась существенным изменениям за последние годы.

Установлено, что gf в исследуемых зонах непостоянна (сегментоспецифична), зависит от комбинации скрещивания и варьирует в довольно широких пределах. Так, в условиях ранней посадки (I) частота кроссинговера в зоне hl-a изменяется от 10,9±1,6 (F₁ — Мо 628 × Невский) до 25,5±3,1 (F₁ — Мо 628 × Радуга Молдовы), а в зоне ful-e — от 16,2±3,5 (Мо 628 × Утро) до 46,7±4,7 (F₁ — Мо 628 × Поток). Условия поздней посадки (II) аналогичных гибридов привели к меньшей изменчивости значений hl-a — от 12,1±3,6 (F₁ — Мо 628 × Викторина) до 19,7±1,6 (F₁ — Мо 628 × Невский), ful-e — от 18,5±1,6 (Мо 628 × Утро) до 37,9±2,1

Таблица 2. Оценка частоты кроссинговера в зонах ful-e и hl-a (хромосом 4 и 11) в зависимости от условий выращивания гибридов F₁

F ₁	I			II		
	число проростков F ₂	hl-a	ful-e	число проростков F ₂	hl-a	ful-e
1	231	21,8±3,1	46,7±4,7	1454	16,4±1,1	36,5±1,6
2	133	17,4±3,7	16,2±3,6	726	14,1±1,0	18,5±1,6
3	738	18,3±1,6	33,4±2,2	807	16,6±1,5	38,2±2,3
4	581	23,2±2,0	37,8±2,7	961	17,2±1,4	37,9±2,1
5	271	25,5±3,1	26,0±3,2	326	15,8±2,2	27,6±3,0
6	431	10,9±1,6	32,3±2,8	847	19,7±1,6	37,6±2,2
7	373	21,5±2,4	41,3±3,5	836	15,0±1,4	31,4±2,0
8	655	19,7±1,8	31,6±2,3	425	15,2±1,9	32,6±2,9
9	997	20,3±1,5	35,0±1,9	274	15,7±2,4	37,3±3,8
10	931	17,6±1,4	36,5±2,1	98	12,1±3,6	31,6±5,9
11	535	24,4±2,2	40,5±2,3	704	12,5±1,3	30,5±2,1

Примечание. Нумерация F₁ соответствует обозначениям, представленным в п. «Материал и методика».

(Мо 628 × Факел). Указанная вариальность gf между гибридами высокосзначима и вряд ли ее можно отнести к случайной (табл. 2). При более строгом анализе значений gf в условиях I и II (статистическое взвешивание gf с учетом численности популяции F₂ и стандартного отклонения, характеризующего каждое растение F₁) установлено достоверное уменьшение изменчивости gf_{hl-a} II, относительно gf_{hl-a} I. Величины дисперсии (σ²) и хи-квадрат (X²) между одиннадцатую гибридами в ранней посадке значимо превышают соответствующие показатели, характеризующие позднюю посадку (I—σ²=15,88, X²=46,05; II—σ²=6,03, X²=18,74). Уровень частоты кроссинговера в зоне hl-a почти у всех F₁ ниже (исключение — Мо 628 × Невский) в условиях II, чем I. Можно предположить, что пониженная освещенность на ранней стадии развития растений F₁, высокая температура в период бутонизации и/или низкий уровень гетерозиса (а значит приспособленности) и пр. способствовали снижению gf у подавляющего большинства гибридов, независимо от численности популяции F₂ (табл. 2). При этом степень уменьшения частоты кроссинговера у разных гибридов F₁ неодинакова.

Бесспорно, нельзя рассчитывать на полную согласованность изменений gf_{hl-a} и gf_{ful-e}, поскольку известны такие явления, как сегментоспецифичность, неоднозначность влияния двойных обменов на объективность

оценок gf_{hl-a} и gf_{ful-e} и пр. Тем не менее гибриды F₁ Мо 628 × Сюрприз, Мо 628 × Поток, Мо 628 × Summerdawn характеризуются значимым однонаправленным изменением gf в зонах hl-a и ful-e, а F₁ Мо 628 × Утро, Мо 628 × Призер, Мо 628 × Рома — наоборот, относительной стабильностью. Таким образом, гибриды F₁ различаются в определенных зонах по вариальности уровня частоты кроссинговера в зависимости от компонентов скрещивания и условий выращивания.

Связь гетерозиса и частоты кроссинговера. Нами получены экспериментальные данные, характеризующие гибриды F₁ в двух условиях внешней среды по уровню гетерозиса и частоте кроссинговера. Пониженная освещенность на стадии семядольных листьев и поздняя посадка F₁ способствовали выявлению изменений как ИГ, так и gf относительно ранней посадки. При анализе совокупности оценок продуктивности F₁, ИГ по раннему урожаю и gf_{hl-a}, gf_{ful-e}, Σgf_{hl-a}, gf_{ful-e} соответствующих конкретным гибридным комбинациям, установлено (табл. 3):

1. Частота кроссинговера зависит от комбинации скрещивания.

2. В ранние сроки (7 мая) посадки более гетерозисные гибриды характеризуются существенно пониженной суммарной частотой кроссинговера в зонах hl-a и ful-e $r = -0,66 \pm 0,26$ и $-0,77 \pm 0,22$ (оценка корреляции с учетом ИГ); с увеличением раннего урожая гибридов значимо уменьшает-

Таблица 3. Связь раннего урожая F_1 и истинного гетерозиса с частотой кроссинговера в зонах $hl-a$, $ful-e$

Условия среды	Ранний урожай	Число значений F_1	rf_{hl-a}	rf_{ful-e}	$\Sigma rf_{hl-a, ful-e}$
I	F_1	10	$0,11 \pm 0,35$	$-0,63 \pm 0,28$	$-0,42 \pm 0,32$
		9	$-0,02 \pm 0,38$	$-0,80 \pm 0,22^{**}$	$-0,65 \pm 0,29$
	ИГ	10	$-0,52 \pm 0,30$	$-0,50 \pm 0,31$	$-0,66 \pm 0,26^*$
		9	$-0,60 \pm 0,30$	$-0,55 \pm 0,31$	$-0,77 \pm 0,24^{**}$
II	F_1	10	$0,74 \pm 0,24^{**}$	$0,63 \pm 0,27^*$	$0,74 \pm 0,24^{**}$
		9	$0,67 \pm 0,28^*$	$0,57 \pm 0,31$	$0,67 \pm 0,28^*$
	ИГ	10	$0,55 \pm 0,30$	$0,38 \pm 0,33$	$0,49 \pm 0,31$
		9	$0,49 \pm 0,33$	$0,32 \pm 0,36$	$0,42 \pm 0,34$

Примечание. 10 — оценка по десяти гибридам без учета № 2; 9 — оценка по девяти гибридам без учета № 2 и 11. *, ** — корреляция r значима при $p < 0,05, 0,01$.

ся частота кроссинговера в зоне $ful-e$ $r = -0,63 \pm 0,28, -0,80 \pm 0,22$ (оценка по продуктивности F_1).

3. В условиях поздней посадки (14 июня) установлена тенденция согласованного увеличения $\Sigma rf_{hl-a, ful-e}$ и ИГ; при этом продуктивность гибридов F_1 значимо коррелирует с rf_{hl-a} , rf_{ful-e} и $\Sigma rf_{hl-a, ful-e}$. Изменение вектора связи rf и ИГ в зависимости от условий среды, вероятно, связано и с изменением характера селективной элиминации гамет и/или зигот у гибридов F_1 , что требует дальнейшей проверки.

Следовательно, впервые показана зависимость величин гетерозисного эффекта (по раннему урожаю) и рекомбинации (по частоте кроссинговера), на которую влияют как генетический фон, так и средовые факторы. По предварительным данным, в условиях ранней посадки F_1 величина гетерозисного эффекта по раннему урожаю может использоваться в качестве

критерия отбора ценных гибридов. Другими словами, для ускорения селекционного процесса и увеличения фонда отбора (расширение величины и спектра генотипической изменчивости) растения выделяют на этапе F_1 , отдавая предпочтение низкогетерозисным (по раннему урожаю) гибридам. Необходимо подчеркнуть, что предлагаемая стратегия отбора разных комбинаций скрещивания альтернативна традиционной.

ЛИТЕРАТУРА

1. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев, 1980.
2. Жученко А. А., Король А. Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. М., 1985.
3. Srivastava H. K. // Turrialba. 1981. Т. 31. N 2. P. 147—157.
4. Srivastava H. K. // Theor. and Appl. Genet. 1980. Т. 56. N 3. P. 113—117.
5. Srivastava H. K., Balyan H. S. // J. Hered. 1977. Т. 68. N 5. P. 338—340.

Институт экологической генетики АН МССР.
Молдавия, овощеводство

Поступила 17.06.88

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «ШТИНЦА» ГОТОВИТСЯ К ВЫПУСКУ В 1989 ГОДУ

Балаур П. С., Копыт М. И. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА РАСТЕНИЙ. 10 л. Рус. яз. 2 р. 10 к.

В монографии показаны особенности энергетического обмена (фосфорсодержащие соединения, дыхательный газообмен, энергетическая эффективность дыхания, тепловыделение, содержание свободных радикалов) различных по продуктивности сортов мягкой озимой пшеницы и их некоторых диких предшественников в процессе формирования (онтогенезе) продуктивности, в том числе и при действии экстремальных факторов среды.

Для физиологов растений, растениеводов.

Оформление заказа см. на с. 27.

ЗООЛОГИЯ

А. В. АНДРЕЕВ, В. С. СТРАТАН

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЧЕЛИНЫХ (HUMENOPTERA, APOIDAE) — ОПЫЛИТЕЛЕЙ ПЛОДОВЫХ И УСЛОВИЯ ИХ СУЩЕСТВОВАНИЯ В АНТРОПОГЕННОМ ЛАНДШАФТЕ

Предлагаемая работа является продолжением публикации [1], в которой были приведены данные о фауне пчел — опылителей плодовых в Молдавии, в т. ч. главным образом косвенные свидетельства (ввиду отсутствия сведений о ситуации в прошлом) обедненности фауны в условиях сплошного агроландшафта. Основные материалы, использованные ниже, получены в 1983—1985 гг. в старосистемных садах и смежных с ними станциях естественного происхождения в зоне Кодр (широколиственные леса Центрально-молдавской возвышенности) и в крупном (около 4 тыс. га) интенсивном саду, окруженном другими сельскохозяйственными угодьями с вкраплением вторичных станций (лесополоса зоны отчуждения железной дороги и мелкие, временно опустыренные участки, отчасти выполняющие роль «биоценотического оазиса»), в юго-восточной части республики недалеко от Тирасполя (Слободзейский полигон).

На основании наблюдений и учетов в контрастных по уровню антропогенного воздействия местообитаниях прослеживаются условия существования опыляющих плодовые пчелиных в течение периода их активности, длящегося с ранней весны по конец лета — середину осени.

Период лёта видов, участвующих в опылении плодовых из семейства розоцветных, начинается приблизительно за месяц-полтора до цветения последних. В естественных станциях зоны Кодр пчелы находят цветущие *Scilla bifolia* L., *Tussilago farfara* L. (цветет очень долго), несколько позднее — виды *Corydalis* Vent., *Gagea Salisb.*, затем начинают цвести *Cornus mas* L., виды *Salix* L. и др. Всего

на них отловлены 33 вида опылителей плодовых, в т. ч. *Andrena flavipes* Pz., *A. haemorrhoea* F., *A. helvola* L., *Bombus pratorum* L., *B. terrestris* L., *Lasioglossum malachurum* Kby. В это время в яблоневом саду питаются им практически нечем, лишь недели за две до яблони зацветает одуванчик. Последний, как правило, заканчивает массовое весеннее цветение одновременно с яблоней, причем переход к семяобразованию, видимо, происходит очень дружно. В садах на Кодринском полигоне пчелиные в это время переключаются на зацветающий *Cardaria draba* (L.) Desv. На нем собраны такие виды, как *Andrena flavipes* Pz., *A. dorsata* Kby., *A. haemorrhoea* F., *A. helvola* L., *A. minutuloides* Perk., *A. subopaca* Nyl., *Lasioglossum malachurum* Kby., *L. pauxillum* Schck., *L. marginatum* Brulle, *L. linearis* Schck., *L. politum* Schenck., *Osmia rufa* L.

В интенсивном саду цветущих растений в этот период практически нет, хотя до начала депрессии численности имаго пчелиных остается около двух недель, и они лишены корма. Значительная часть видов опылителей плодовых, на Слободзейском полигоне все доминирующие, развиваются в двух поколениях (большинство андрен и галиктов) или непрерывно (образующие «семьи» галикты и шмели); с окончанием лёта особи первого поколения и связана депрессия. Лёт и фуражировка андрен первого поколения в основном происходят весной, а второго — в первой половине и середине лета. В частности, у *A. dorsata* перерыв в лёте самцов обычно приходится на вторую половину мая, а у самок — на конец мая — начало июня, как и смена поколений у *A. flavipes*.

По-видимому, в этот же период происходит смена поколений и у галликов.

Депрессия фенологически совпадает с началом цветения шиповника на обоих полигонах. Именно поэтому, несмотря на специальные неоднократные сборы в Кодрах, на нем отмечены лишь 12 видов, причем единично. Индексы сходства видового состава опылителей шиповника и земляники, шиповника и боярышника составляют лишь по 0,08, хотя земляника и боярышник — последние из цветущих перед депрессией розоцветных, а сборы с этих трех растений сделаны в одних и тех же местообитаниях.

В этот период на травянистых растениях пчелиных почти нет, несмотря на то, что к концу его зацветают обычно хорошо посещаемые крестоцветные — *Sinapis arvensis* L. и виды *Rorippa* Scop., доцветает клоповник, цветет белая акация. На ней, а также на клеверах фуражируют шмели. В интенсивном саду к окончанию депрессии после весеннего, хотя и кратковременного, обилия цветков пчелиные сталкиваются с крайне скудной кормовой базой.

В течение сезона активности имаго численность пчелиных должна расти, как обычно бывает у бивольтных и поливольтных насекомых. В интенсивном саду этого не происходило, численность пчелиных в активной фазе даже снижалась. В учетах 10 и 12 мая, 20 июня, 16 и 26 июля общая численность в 1984 г. составляла 8, 13—18, 14, 13, 4 особи при 30-минутном отлове соответственно, в т. ч. опылителей плодовых — 7, 12, 14, 8, 4, из них доминантов — 6, 12, 5, 4, 4. В то же время на смежной с садом залежи 26 июля, при таком же отлове, собраны 33 особи, из которых 26 — опылители плодовых, в т. ч. 23 представителя доминирующих видов — разительный контраст.

Присутствие пчелиных летом в саду «Память Ильичу» на небольших участках, где цветущие растения все же есть, свидетельствует о том, что ведущим фактором их низкой численности пестицидный пресс не является. На изредка встречающихся небольших куртинах цветущих растений

пчел бывает довольно много. В основном же по территории сада в летний период цветки разбросаны крайне редко. Характерно, что доминирующие на Слободзейском полигоне виды — широкие полифаги. Это позволяет максимально использовать кормовые ресурсы. Так, *Andrena flavipes* уже отмечена в Молдавии на 62 видах растений из 16 семейств, *A. dorsata* — на 21, *Lasioglossum malachurum* — на 52. Шмелей же на громадной площади интенсивного сада почти нет, они не могут, как андрены и галликты, преодолевать временное отсутствие корма благодаря несинхронному отрождению одиночных особей, а запасы корма для имаго, в отличие от медоносной пчелы, шмели не создают.

В последние годы территориально-временная прерывистость и недостаточность кормовой базы пчелиных стали заметны и в прилегающих к заповеднику «Кодры» садах из-за интенсивного летнего сенокоса (до 5-кратного на одном участке).

На различных участках прилегающих к заповеднику «Кодры» садов в середине июня 1984 г. собирали от 0 (обычно после сенокоса или культивации) до 10 особей опылителей плодовых за 30 мин (единое учетное время), а в середине июля — от 3 до 7. Воздействие кошения на травянистую растительность здесь дополняется иногда вспашкой и культивацией. Численность пчелиных, в первую очередь шмелей, из-за этого явно снизилась. Между тем из 9—10 доминирующих на Кодринском полигоне видов опылителей плодовых шмели представлены тремя. И все же здесь поддерживаются несколько лучшие кормовые условия благодаря разнообразию в кошении на различных участках садов, опушках и т. д. Ближе к осени и осенью цветут в массе подросшие после кошения некоторые травянистые растения (полевая горчица, дикая морковь, тысячелистник), на которых, в частности, находят обильную пищу галликты, особенно самцы, и т. д.

Существует некая последовательность зацветания плодовых, как диких, так и культурных, хотя из-за перекрывания сроков цветения нередко

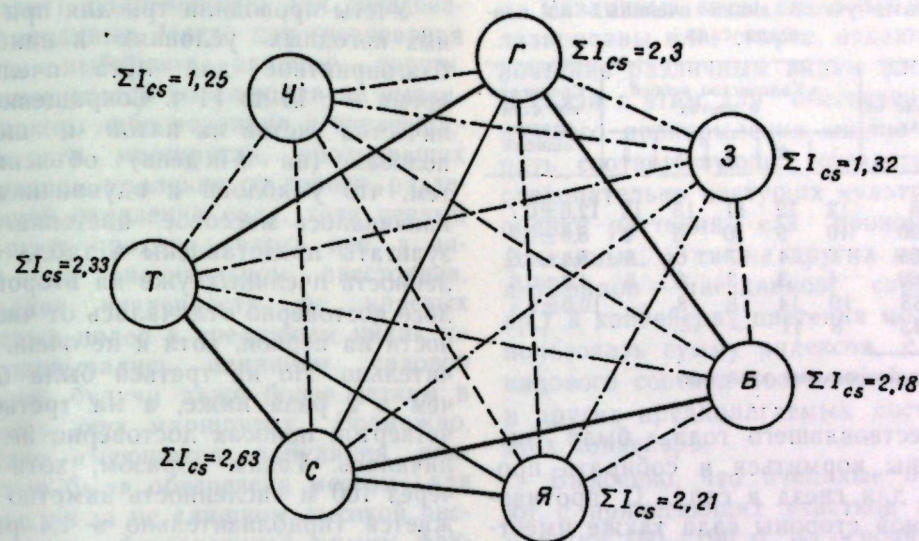


График сходства видового состава опылителей розоцветных в зоне Кодр. I_{cs} — индекс Чекановского—Сьеренсена; Т — терн, Ч — черешня; Г — груша, З — земляника, Б — боярышник, Я — яблоня, С — слива; — — — $0,13 < I_{cs} < 0,28$, — · — · — $0,28 < I_{cs} < 0,43$, — — — $0,43 < I_{cs} < 0,58$

цветут одновременно 2—3 вида. Все это создает в определенный период «конвейер цветения», обильно снабжающий кормом пчелиных. В связи с этим интересен анализ сходства видового состава посетителей различных пар плодовых. Результаты его (рис.) демонстрируют значительные колебания индексов сходства, независимо от времени цветения посещаемых растений. Несмотря на то, что все эти растения близки систематически и имеют открытые цветки, не требующие от пчелиных специализации, различия в составе их посетителей заметны. Как и анализ пыльцы с тела различных видов пчелиных [3], эти данные свидетельствуют об определенной пищевой специализации, или по крайней мере о наличии предпочтений у видов, опыляющих плодовые розоцветные. Наиболее высокие индексы на графе сочетания культур, при соседстве которых обеспечиваются лучшие условия для прокормления диких пчелиных, когда осуществляется преемственность цветения. Очевидно, что наиболее благоприятны в конвейере те растения, которые имеют значительные индексы сходства состава посетителей в наибольшем числе сравниваемых пар и, следовательно, они выделяются высокими суммами индексов по сравниваемым парам. Из проанализированных в Кодрах розоцветных

максимальная сумма у сливы — 2,63. Очень низок этот показатель у черешни — 1,25. Следует заметить, что уровень индексов для одних и тех же пар растений в различных регионах может меняться из-за изменений в составе фауны. Так, на Слободзейском полигоне индекс сходства видового состава посетителей черешни и яблони очень высок — 0,8, в отличие от такового в Кодрах — 0,35. Правда, в данном случае значительный индекс может объясняться общей фаунистической обедненностью.

При разработке мер по увеличению численности полезных видов в агроценозах важная роль отводится созданию для них рефугиумов. Поэтому интересен вопрос о том, насколько далеко в глубь сада проникают пчелиные из резерватов.

Участок, на котором исследовали роль диких пчелиных в опылении яблони в интенсивном саду [1], соседствует с небольшим пустырем, где летом развивается обильная рудеральная растительность, цветки которой охотно посещаются. Это — *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Anchusa officinalis* L., *Sisymbrium orientale* L., *Convolvulus arvensis* L. и др. Весной цветущих растений на залежи не было, и популяции пчел, чье родительское поколение фуражировало здесь летом

Результаты учетов диких пчелиных по площади сада

Расстояние от края сада, м	Количество особей в учетах					Среднее и его стандартная ошибка
	1	2	3	4	5	
0—45	12	12	11	15	13	12,6±0,7
105—150	10	9	10	6	9	8,8±0,7
210—255	4	4	7	6	6	5,4±0,6
315—360	4	3	3	6	5	4,2±0,6
420—465	10	14	8	8	—	10,0±1,4
500—545*	8	11	—	—	—	—

* Противоположный край сада.

предшествовавшего года, были вынуждены кормиться и собирать провизию для гнезд в саду. С противоположной стороны сада также имеется широкая полоса неиспользуемой земли между его краем и шоссе. Хотя весной часть этой полосы перепачивается, в дальнейшем и она частично зарастает травами. Поскольку провести достаточное количество учетов по территории сада непосредственно на яблоне невозможно из-за низкой скорости отлова и короткого периода цветения, используя высокое сходство видового состава посетителей яблони и одуванчика [1], соответствующие учеты мы сделали на последнем.

Учетные полосы шириной 45 м располагались поперек шпалерных рядов. Расстояние между первыми пятью — по 60 м. Вдоль второй полосы (со стороны первой) и вдоль пятой (со стороны четвертой) проходят садовые дороги шириной около 15 м, что входит в 60-метровый интервал. Первая полоса через узкие участки пахоты и грунтовую дорогу граничит с пустырем. Шестая полоса находилась на противоположном краю сада со стороны шоссе, отстоя от пятой на 35 м. Поперек учетных полос проходили пять маршрутов вдоль шпалерных рядов. Каждый учетный участок около 200 м², таким образом, занимал одно залуженное междурядье, имея длину 45 м. На маршруте допускались небольшие отклонения от выбранного междурядья с тем, чтобы заселенность участков одуванчиком была более или менее равной. Первый маршрут проходил вдоль грунтовой дороги.

Учеты проводили три дня при равных погодных условиях в наиболее благоприятное для лета пчелиных время — с 10 до 14 ч. Сокращение количества учетов на пятой и шестой полосах (на 3-й день) объясняется тем, что у яблони и одуванчика заканчивалось массовое цветение. Результаты представлены в табл. Численность пчелиных уже на второй полосе достоверно отличалась от численности на первой, хотя и не очень значительно. Но на третьей была более чем в 2 раза ниже, а на третьей и четвертой полосах достоверно не различалась. Таким образом, хотя уже через 100 м численность заметно снижается (приблизительно в 1,4 раза), дикие пчелиные проникали в глубь сада на 150 м и несколько более, но ближе, чем на 210 м. Сходная картина наблюдалась и на противоположном конце сада, где численность оставалась относительно высокой в 175 м от края. Следовательно, глубина проникновения пчелиных в сад с прилегающих площадей для фуражировки приближается к 200 м.

Подавляющее большинство зарегистрированных в республике опылителей плодовых, 91% (без учета видов-инквилинов), гнездится в почве. Поскольку они не очень требовательны к ее составу, определяющее значение для заселения агростаций (если позволяют другие основные факторы) имеет характер содержания почвы, в данном случае — в садах. Нередко при применении глубокой вспашки разрушаются гнезда и ходы к ним, она отрицательно сказывается на заселении, особенно в период активности имаго, когда пчелы вынуждены заново отстраивать гнезда, не завершив закладку провизии в уже готовые. Очевидно, если гнездо и сохраняется, разрушение хода затрудняет или исключает выход потомства. В таких случаях неведимыми оказываются лишь гнезда, находящиеся на полосах в рядах деревьев, куда не достает техника, причем при плоской формировке кроны деревьев в интенсивных садах эти участки значительно уже. Поэтому залужение сада (а при нем сплошного задернения, также препятствующего заселению, не про-

исходит) благоприятно для гнездования пчелиных. Часто для гнездования пчелы выбирают садовые дороги. Данные учетов по площади не выявили какого-либо различия в численности в пяти маршрутах, проходивших на разном удалении от дороги, разделяющей отделения сада, хотя первый маршрут проходил вдоль нее, а пятый — на значительном расстоянии. Падение численности от краевых учетных полос к средним никак не затухивались влиянием садовой дороги, будучи даже более четким в первых двух маршрутах. Возможно, однако, имеющаяся популяция полностью была обеспечена местом для гнезд, из-за не слишком высокой численности, обусловленной иными факторами. Тем более, что в саду имелось залужение.

Следует отметить, что распределение в учетах *Lasioglossum malachurum* и *L. pauxillum* — видов, которые местами доминируют в интенсивном саду благодаря тому, что живут семьями, не имеет какой-либо закономерности.

Таким образом, наиболее важной причиной невысокой численности пчелиных в садах мы считаем пространственно-временную прерывистость и недостаточность их кормовых ресурсов, что совпадает с мнением других авторов [2, 4], полагающих, что влияние пестицидов менее губительно, чем борьба с сорняками.

Различные виды пчелиных специализированы или, скорее, отдают предпочтение различным видам плодовых. В связи с этим для обеспечения им лучшего прокормления можно подобрать соответствующее соседство последовательно цветущих культур. Для оценки растения как прокормителя (пчелиных, а также других полезных антофилов — наездников, сирфид и др.) в конвейерах цветения можно использовать сумму индексов сходства видового состава посетителей цветков и других предполагаемых составляющих конвейера.

Выяснено, что пчелиные проникают с прилегающих участков в глубь сада на 150—190 м, но основная зона проникновения — около 100 м от границы сада.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев А. В., Стратан В. С., Урсу Е. Н. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1988. № 6. С. 41—45.
2. Мариковская Т. П. Пчелиные — опылители сельскохозяйственных культур. Алма-Ата, 1982.
3. Anasiewicz A., Warakomska Z. // Ecol. pol. 1971. T. 19. N 34. P. 509—523.
4. Benedek P. // Acta phytopathologica. 1968. V. 3. N 1. P. 59—71.

Институт зоологии
и физиологии АН МССР

Поступила 28.04.88

А. А. ПОИРАС

ФАУНА ДЕНДРОФИЛЬНЫХ ДОЛГОНОСИКОВ (COLEOPTERA: ATTELABIDAE, APIONIDAE, CURCULIONIDAE) МОЛДАВИИ

Важным компонентом дендрофильной энтомофауны Молдавии, представленной более чем 1400 видами [4], являются жуки-долгоносики. Они трофически связаны с различными видами растений и заселяют самые разнообразные биотопы. Дендрофильные долгоносики имеют большое хозяйственное значение как вредители сада, питомников, ценных пород

деревьев и кустарников леса, дендропарков и защитных лесных полос. Отдельные виды наносят ощутимый вред, повреждая почки, листья, бутоны, цветки, плоды, корни, стволы и ветви растений.

Целенаправленного изучения дендрофильных долгоносиков в Молдавии не проводилось. В ряде работ по прикладной энтомологии имеются

лишь фрагментарные данные об отдельных вредителях. Первые сведения о фауне долгоносиков Молдавии приведены в энтомологических списках Миллера и Зубовского [12]. В 1937 г. этот список дополнил Рушинский [21]. Наиболее полные эколого-фаунистические сведения имеются в работе Медведова и Шапиро [11], в которой авторы приводят более 100 видов долгоносиков, ранее не отмеченных в исследуемом регионе. Кроме того, фаунистическому исследованию долгоносиков-семяеядов рода *Apion* посвящена работа Солодовниковой и Талицкого [16]. В связи с отрицательным хозяйственным значением дендрофильных долгоносиков ряд работ посвящен изучению вредных видов и мерам борьбы с ними [1—5, 7, 9, 14].

В настоящей работе приведены некоторые результаты исследования дендрофильных долгоносиков Молдавии. Материал собран в 1985—1988 гг. в 54 пунктах различных природных зон республики. Использован также материал сборов Б. В. Верещагина, С. Г. Плугаря, В. И. Талицкого, В. А. Мацюка, В. В. Держанского и И. М. Шандры, хранящийся в коллекциях Зоологического института АН СССР, ВНИИ биологических методов защиты растений и Института зоологии и физиологии АН МССР.

Ниже приведены сведения о дендрофильных долгоносиках, ранее не отмеченных для фауны Молдавии, с указанием местонахождения, даты сбора, количества собранных экземпляров, кормовых растений, а также список дендрофильных долгоносиков Молдавии на современном этапе их изучения. Систематический порядок принят по Винклеру (Winkler, 1924—1932) [22] с некоторыми изменениями согласно последующей литературе. Распространение указано по Калверсу [18]; Тер-Минасяну [17]; Арнольди и др. [13]; Коротяеву [10].

Rhynchites splendidus Kryn.

Материал. В садах на *Prunus domestica* L., *Cerasus avium* L. и *Malus domestica* Borkh. Гидигич, 10.V 1987 г., 7 экз.; Кишинев, 6.V, 30.V 1987 г., 2 экз.

Распространение. Украина: Харьковская, Полтавская, Николаевская обл.; Крым; Геленджик.

Apion minimum Hbst.

Материал. Лозово, на *Salix* sp., 1—22.VII 1986 г., 4 экз.; с. Спая (Новоаненский район), берег р. Днестр, на *Salix* sp., 11.VII 1986 г., 4 экз.; Сококи, берег р. Днестр, на *Salix cinerea* L., 28.VIII 1986 г., 2 экз.

Распространение. Европейская часть СССР, Кавказ, Сибирь; Европа, Центральная Азия.

Otiorynchus valachiae Fuss.

Материал. Котовск, опушка леса, на *Crataegus* sp., 29.V 1987 г., 1 экз.; Гидигич, полевая лесополюса, на *Carpinus betulus* L., 29.V 1987 г., 1 экз. Вид отмечен впервые для фауны СССР.

Распространение. Румыния.

Otiorynchus caucasicus Stierl.

Материал. Лозово, опушка леса, на *Sambucus nigra* L., 25.VI 1986 г., 1 экз.; на *Rosa* sp., 30.VII 1986 г., 1 экз.

Распространение. Украина, Кавказ.

Otiorynchus smreczynskii Smol.

Материал. Каушаны, опушка леса, на *Fraxinus excelsior* L., 30.VII 1987 г., 1 экз.; Чимишены, лесная подстилка, 28.VI 1987 г., 1 экз.

Распространение. Белоруссия; Польша, ГДР.

Phyllobius maculicornis Germ.

Материал. Котовск, лесная подстилка, 12.VI 1987 г., 1 экз. (сбор В. А. Мацюка).

Распространение. Европейская часть СССР, Западный Казахстан, Сибирь; Европа.

Phyllobius seladonius Brullé

Материал. Бричаны, лес, на *Quercus robur* L., 4.VI 1987 г., 5 экз.; Чимишены, опушка леса, на *Q. robur*, 28.V 1987 г., 1 экз.

Распространение. Украина; Юго-Восточная Европа: Югославия, Греция, Турция, Венгрия, Болгария, Албания, Румыния.

Chlorophanus excisus (F.)

Материал. Спая (Новоаненский район), берег р. Днестр, разнотравье, 9.VI 1987 г., 1 экз.

Распространение. Юго-запад европейской части СССР; Восточная Европа, Малая Азия, Сирия.

Coniatus splendidulus (F.)

Материал. Кишинев, дендропарк; 5.IX 1987 г., 6 экз.; Гратешты, опушка леса, 17.VII 1987 г., 6 экз.; Кожушна, дендропарк, 5.IX 1987 г., 4 экз. Обычный вид, встречается на *Tamarix ramosissima* Ledeb., иногда в большом количестве.

Распространение. Юг европейской части СССР, Кавказ, Туркмения, юг Таджикистана, Сибирь; Греция, Малая Азия.

Stereocorynes truncorum (Germ.)

Материал. Лозово, лес, в старой древесине дуба, 14.V 1987 г., 2 экз.

Распространение. Юг европейской части СССР, Кавказ; Европа, Иран.

Gasterocercus depressirostris (F.)

Материал. Бричаны, урочище Табаны, 1983 г., 2 экз. (сбор М. Е. Кобелькова).

Распространение. Европейская часть СССР, Кавказ; Средняя и Южная Европа.

Acallobrates denticolle (Germ.)

Материал. Лозово, опушка леса, на *Rosa* sp., 12.VI 1986 г., 1 экз.; Котовск, опушка леса, разнотравье, 7.VII 1987 г., 1 экз.

Распространение. Юго-запад европейской части СССР, Кавказ; Средняя и Южная Европа, Алжир, Турция.

Magdalis barbicornis Latr.

Материал. Лозово, лес, на *Malus domestica* Borkh., 19.V 1986 г., 1 экз.

Распространение. Средняя полоса европейской части СССР, Крым, Кавказ; Европа, о. Мадейра, Корсика, Алжир, Турция, Северная Америка.

Magdalis rufa (Germ.)

Материал. Лозово, на *Pinus sylvestris* L., 31.VII 1986 г., 1 экз.

Распространение. Европейская часть СССР, Кавказ; Средняя и Южная Европа, Северная Африка.

Curculio rubidus Gyll.

Материал. Лозово, лес, на *Betula pendula* Roth., 20.VIII 1986 г., 1 экз.

Распространение. Европейская часть СССР, Западная Сибирь; Средняя и Южная Европа.

Anthonomus pedicularius (L.)

Материал. Лозово, опушка леса, на *Crataegus* sp. и *Rosa* sp., 12.VI 1986 г., 2 экз.

Распространение. Европейская часть СССР, Армения, Северный Казахстан; западная часть Северной Африки, Малая Азия.

Bradybatus seriesetosus Petri

Материал. Сирец, опушка леса, на *Quercus robur* L., 9.VI 1987 г., 1 экз. (сбор В. В. Держанского).

Распространение. Украина: Западное Подолье, Крым; Юго-Восточная Европа, Франция, Малая Азия.

Ellescus infirmus (Hbst.)

Материал. Калфа, полевая лесополюса, на *Quercus robur*, 10.VII 1986 г., 1 экз.; Спая, берег р. Днестр, на *Salix* sp., 11.VII 1986 г., 3 экз.

Распространение. Южная и средняя полосы европейской части СССР, Сибирь; Средняя и Южная Европа, Италия.

Acalyptus sericeus Gyll.

Материал. Лозово, опушка леса, на *Salix* sp., 1—3.VII 1986 г., 8 экз.; на *Prunus spinosa* L., 2.VII 1987 г., 2 экз.

Распространение. Европейская часть СССР, Восточная Сибирь; Средняя Европа.

Dorytomus validirostris (Gyll.)

Материал. Гидигич, сад, на *Prunus domestica* L., 27.V 1986 г., 1 экз.; на *Cerasus vulgaris* Mill. и *Armenica vulgaris* Lam., 4, 14.V 1987 г., 2 экз. Жуки также отловлены на светловушку вблизи с. Джурджулешты, 25.VI 1987 г., 4 экз.

Распространение. Европейская часть СССР, Кавказ, Казахстан, Сибирь, Сахалин; Европа, Япония.

Dorytomus hirtipennis Bed.

Материал. Спя (Новоаненский район), 9.VI 1987 г., разнотравье, 1 экз.

Распространение. Европейская часть СССР, юго-восточная часть Казахстана, Сибирь; Средняя и Северная Европа.

Dorytomus salicinus (Gyll.)

Материал. Лозово, ивняк вблизи водоема, на *Salix caprea* L., 1—3.VIII 1986 г., 6 экз.

Распространение. Средняя полоса и север европейской части СССР, Сибирь; Средняя и Северная Европа.

Lignyodes bischoffi (Blatch.)

Материал. В 1986 г. вид обнаружен нами в Центральной зоне Молдавии и оказался новым для фауны СССР [15]. В результате обследования ясеневых насаждений в 1987—1988 гг. долгоносик выявлен на всей территории республики. Кроме уже известных для *L. bischoffi* кормовых растений *Fraxinus americana* L., *F. nigra* H. Marsh. и *F. pennsylvanica* H. Marsh (17), нами отмечен также на *F. ornus* L., *F. excelsior* L., *F. lanceolata* Borkh. и *F. oxycarpa* Willd.

Распространение. Молдавия; Северная Америка, Европа (ЧССР).

Rhynchaenus quedenfeldti (Germ.)

Материал. 1 экз жука хранится в коллекции ЗИН АН СССР, собран В. И. Талицким в Молдавии: Вишневка, склон, 6.VI 1967 г.

Распространение. Юг европейской части СССР, Кавказ; Средняя Европа.

Rhynchaenus decoratus (Germ.)

Материал. Лозово, лес, на *Salix caprea* L., 22, 29.VII 1986 г., 3 экз.

Распространение. Европейская часть СССР, Западная Сибирь (Верхнее Приобье); Европа.

Rhynchaenus rufitarsis Germ.

Материал. Лозово, ивняк вблизи водоема, на *Salix caprea* L., 29.VII, 22.VIII 1986 г., 3 экз; Чимшиены, полезачитная лесополоса, разнотравье, 9.VIII 1986 г., 1 экз.

Распространение. Европейская часть СССР, Кавказ, Западная Си-

бирь (Верхнее Приобье); Средняя Европа.

Rhynchaenus hungaricus Hajoss

Материал. Вид обнаружен на *Quercus robur* L., с. Спя (Новоаненский район), полезачитная лесополоса, 12.VII 1986 г., 1 экз; Дондюшаны, лес, 7.VIII 1987 г., 4 экз.

Распространение. Венгрия, Австрия, ГДР, Чехословакия, Передняя Азия.

Rhynchaenus michalki Dieckm.

Материал. В коллекции ЗИН АН СССР имеются 2 экз, собранные В. И. Талицким в Молдавии: Слободзея, 27.V 1960 г., Голубое, 7.VI 1967 г.

Распространение. Румыния, Болгария.

Rhamphus pulicarius (Hbst.)

Материал. Лозово, ивняк вблизи водоема, на *Salix caprea* L., 29.VII 1986 г., 2 экз.

Распространение. Европейская часть СССР, Кавказ, юго-восток Казахстана, восток Киргизии; Европа, Алжир, Монголия.

Corimalia minutissima Tourgn.

Материал. Вид найден на *Tamarix ramosissima* Ledeb., Кишинев, дендропарк, 2.IX 1987 г., 4 экз; Гратнешты, опушка леса, 17.VII 1987 г., 3 экз; Кожушна, дендропарк, 20.V 1987 г., 4 экз; Джурджулешты, овраг, юго-восточный склон, 16.VI 1987 г., 2 экз.

Распространение. Юг европейской части СССР, Кавказ, Казахстан, юг Таджикистана; Южная Европа, Северная Африка, Иран.

Дендрофильные долгоносники Молдавии трофически связаны с 53 видами деревьев и кустарников, принадлежащих к 18 ботаническим семействам. Наибольшее число видов отмечено на Fagaceae — 64, Rosaceae — 57, Salicaceae — 41 и Corylaceae — 24, на Betulaceae — 15, Aceraceae — 9, Oleaceae — 8, Juglandaceae, Ulmaceae и Grossulariaceae — по 7, Tiliaceae и Vitaceae — по 6, по 1—3 вида отмечено на Tamaricaceae, Saprotifoliaceae, Fabaceae, Pinaceae, Rhamnaceae и Hydrangeaceae.

По широте пищевой специализации дендрофильные долгоносники

Долгоносники, обитающие на деревьях и кустарниках Молдавии

Сем. ATTELABIDAE			
<i>Lasiornychites sericeus</i> (Hbst.)	++	<i>Sciaphobus squalidus</i> (Gyll.)	+++
<i>L. cavifrons</i> (Gyll.)	++	<i>Strophosomus melanogrammus</i> (Först.)	+
<i>L. olivaceus</i> (Gyll.)	+	<i>Tanymecus palliatus</i> (F.)	+++
<i>Pselaphorhynchites tomentosus</i> (Gyll.)	+	* <i>Chlorophanus excisus</i> (F.)	+
<i>Coenorhinus germanicus</i> (Hbst.)	+	<i>Ch. graminicola</i> Schoenh.	+
<i>C. aeneovirens</i> (Marsh.)	++	<i>Ch. viridis</i> (L.)	+
<i>C. pauxillus</i> (Germ.)	+++	<i>Ch. gibbosus</i> (Payk.)	+
<i>C. aequatus</i> (L.)	+++	<i>Lepyrus palustris</i> (Scop.)	+
<i>C. ruber</i> (Fairm.)	+	<i>L. capucinus</i> (Schall.)	+
<i>Homalorhynchites hungaricus</i> (Füssly)	+	* <i>Coniatius splendidus</i> (F.)	++
<i>Haplorhynchites pubescens</i> (F.)	+	<i>Cossonus linearis</i> (F.)	+
<i>H. coeruleus</i> (Deg.)	+	<i>C. cylindricus</i> Sahlb.	+
<i>Involvulus cupreus</i> (L.)	+	<i>Rhyncolus culinaris</i> Germ.	+
<i>Rhynchites auratus</i> (Scop.)	++	* <i>Stereocorynes truncorum</i> (Germ.)	+
* <i>Rh. splendidus</i> Kryn.	++	<i>Cryptorrhynchidius lapathi</i> (L.)	+
<i>Rh. giganteus</i> Kryn.	+	* <i>Gasterocercus depressirostris</i> (F.)	+
<i>Rh. bacchus</i> (L.)	+++	* <i>Acallocrates denticolle</i> (Germ.)	+
<i>Byctiscus betulae</i> (L.)	+++	<i>Echinodera hypocrita</i> (Boh.)	+
<i>B. populi</i> (L.)	++	<i>Acalles commutatus</i> Dieckm.	+
<i>Chonostropheus tristis</i> (F.)	+	<i>Magdalis exarata</i> Bris.	+
<i>Deporaus betulae</i> (L.)	++	<i>M. nitidipennis</i> Boh.	+
<i>Atelabus nitens</i> (Scop.)	+++	<i>M. ruficornis</i> L.	+++
<i>Apoderus coryli</i> (L.)	+	* <i>M. barbicornis</i> Latr.	+
Сем. APIONIDAE		<i>M. cerasi</i> (L.)	+
* <i>Apion minimum</i> Hbst.	++	<i>M. armigera</i> Geoffr.	+
<i>A. simile</i> Krby.	+	* <i>M. rufa</i> (Germ.)	+
Сем. CURCULIONIDAE		<i>Coeliodes ruber</i> (Marsh.)	+
<i>Otiornychus multipunctatus</i> (F.)	+++	<i>C. cinctus</i> (Geoffr.)	+
<i>O. hungaricus</i> Germ.	++	<i>C. quercus</i> F.	+
** <i>O. valachiae</i> Fuss.	+	<i>C. irifasciatus</i> Bach.	+
* <i>O. caucasicus</i> Stierl.	++	<i>Curculio elephas</i> Gyll.	++
<i>O. raucus</i> (F.)	++	<i>C. pellitus</i> Boh.	++
<i>O. albidus</i> Stierl.	++	<i>C. venosus</i> (Grav.)	++
<i>O. jullo</i> (Schrnk.)	+++	<i>C. villosus</i> (F.)	++
* <i>O. smreczynskii</i> Smol.	+	<i>C. nucum</i> (L.)	+
<i>O. ovatus</i> (L.)	+	<i>C. glandium</i> (Marsh.)	+++
<i>O. tristis</i> (Scop.)	++	* <i>C. rubidus</i> Gyll.	+
<i>O. velulinus</i> Germ.	+	<i>C. crux</i> (F.)	++
<i>Peritelus sphaeroides</i> Germ.	+	<i>C. salicivorus</i> (Payk.)	++
<i>P. familiaris</i> Boh.	+	<i>C. pyrrhoceras</i> (Marsh.)	++
<i>Phyllobius sinuatus</i> (F.)	+	<i>Anthonomus rubi</i> (Hbst.)	+++
<i>Ph. parvulus</i> (Ol.)	+	<i>A. pyri</i> Koll.	+
<i>Ph. viridiaeris</i> (Laich.)	+	<i>A. pomorum</i> (L.)	+++
<i>Ph. oblongus</i> (L.)	+++	<i>A. rufus</i> Gyll.	+
<i>Ph. pictus</i> (Stev.)	++	* <i>A. pedicularius</i> (L.)	+
<i>Ph. pyri</i> (L.)	+++	<i>Furcipes rectirostris</i> (L.)	++
<i>Ph. contemptus</i> Stev.	++	<i>Bradybalus tomentosus</i> Desbr.	+
<i>Ph. canus</i> Gyll.	+	* <i>B. seriesetosus</i> Petri	+
* <i>Ph. maculicornis</i> Germ.	+	<i>B. creutzeri</i> Germ.	+
<i>Ph. agrenatus</i> (L.)	++	<i>Ellescus scanicus</i> (Payk.)	++
* <i>Ph. seladonius</i> Brullé	++	* <i>E. infirmus</i> (Hbst.)	+
<i>Ph. betulae</i> (F.)	+	<i>Acalyptus carpini</i> (Hbst.)	+
<i>Ph. calcaratus</i> (F.)	+	* <i>A. sericeus</i> Gyll.	++
<i>Ph. transsylvanicus</i> Stierl.	++	<i>Dorytomus longimanus</i> (Först.)	++
<i>Ph. urticae</i> (Deg.)	+++	<i>D. tremulae</i> (Payk.)	+
<i>Ph. pilicornis</i> Desbr.	+	<i>D. affinis</i> (Payk.)	+
<i>Polydrusus viridicinctus</i> Gyll.	++	* <i>D. hirtipennis</i> Bed.	+
<i>P. pterygomalis</i> Boh.	+	* <i>D. validirostris</i> (Gyll.)	++
<i>P. corruscus</i> Germ.	+++	* <i>D. salicinus</i> (Gyll.)	++
<i>P. flavipes</i> (Deg.)	++	<i>D. melanophthalmus</i> (Payk.)	++
<i>P. cervinus</i> (L.)	+	<i>D. rufatus</i> (Bed.)	+
<i>P. pilosus</i> Gredl.	+	<i>Lignyodes enucleator</i> (Panz.)	++
<i>P. inustus</i> Germ.	+++	<i>L. bischoffi</i> (Blatch.)	+++
<i>P. undatus</i> (F.)	+	<i>Rhynchaenus quercus</i> (L.)	+
<i>P. picus</i> (F.)	++	* <i>Rh. quedenfeldti</i> (Germ.)	+
<i>P. schwiegeri</i> Reitt.	+	<i>Rh. pilosus</i> (F.)	++
<i>P. reitteri</i> Stierl.	+	<i>Rh. avellanae</i> (Don.)	+++
<i>P. pliginskii</i> Reitt.	+	<i>Rh. fagi</i> (L.)	++
<i>P. thalassinus</i> Gyll.	++	<i>Rh. alni</i> (L.)	+
<i>P. mollis</i> (Ström.)	++	* <i>Rh. decoratus</i> (Germ.)	+

* <i>Rh. rufitarsis</i> (Germ.)	+	* <i>Rh. hungaricus</i> Hajoss	+
<i>Rh. salicis</i> (L.)	++	* <i>Rhamphus pulicarius</i> (Hbst.)	+
<i>Rh. stigma</i> (Germ.)	++	<i>Rh. oxyacanthae</i> Marsh.	++
<i>Rh. populi</i> (F.)	+	<i>Stereonychus fraxini</i> Deg.	+++
** <i>Rh. michalki</i> Dieckm.	+	* <i>Corimalia minutissima</i> Tourn.	++

Условные обозначения: + — редкий вид, ++ — обычный; +++ — массовый; * — виды, ранее не отмеченные в Молдавии, ** — новые для фауны СССР виды.

представлены двумя трофическими группами: полифагами и олигофагами, которые в свою очередь делятся на широких и узких полифагов и олигофагов. При характеристике трофических связей границы понятий «полифаг» и «олигофаг» приняты по Емельянову [8].

Полифаги составляют немногим меньше половины всех дендрофильных долгоносиков (67 видов). Широкими полифагами (виды, с наиболее широким кругом кормовых растений и нечеткой предпочтительностью) являются 42 вида. Среди них широко распространены *Vyctiscus betulae*, *Otiorynchus multipunctatus*, *O. fullo*, *Phyllobius oblongus*, *Ph. pyri*, *Ph. urticae*, *Polydrusus inustus*, *Tanymecus palliatus* и другие. Узких полифагов (виды, питающиеся на растениях систематически близких семейств) отмечено 25 видов. Это: *Deporaus betulae*, *Otiorynchus caucasicus*, *O. albidus*, *O. tristis* и другие.

Олигофаги представлены 81 видом. К широкому олигофагам (виды, трофически связанные с растениями разных родов одного семейства) относятся 28 видов. Наиболее часто встречаются *Coenorhinus rauxillus*, *C. aequalis*, *Rhynchites bacchus*, *Polydrusus corruscus*, *Magdalis ruficornis* и другие. Группа узких олигофагов (виды, трофически связанные с растениями одного и близких родов) наиболее многочисленна и составляет 53 вида. Сюда относятся виды *Attelabus nitens*, *Anthonomus pomorum*, *Lignyodes bischoffi*, *Stereonychus fraxini* и другие.

В фауне дендрофильных долгоносиков Молдавии выделены 22 вида основных и потенциальных вредителей сада, питомников, ценных пород деревьев и кустарников леса, дендропарков и полезащитных лесных полос.

Основными вредителями сада являются *Sciaphobus squalidus*, *Anthonomus pomorum*, *Coenorhinus aequalis*

и *C. rauxillus*. Иногда также вредят *Magdalis ruficornis* и *Rhynchites auratus*, а в питомниках — *Sciaphobus squalidus*, *Tanymecus palliatus*, *Phyllobius pyri* и др.

В лесах Молдавии, где основной породой является дуб с сопутствующими ему грабом, ясенем, липой и др., существенный вред наносят *Curculio glandium* и *Stereonychus fraxini*. *C. glandium* — опасный вредитель и в отдельные годы уничтожает до 70% желудей. За последние 15—20 лет в массе распространился *S. fraxini*. Долгоносиком уничтожается до 90% листьев на деревьях ясеня. Наибольшая численность наблюдается на однопородных ясеневых насаждениях. Кроме того, на ясеню отмечен новый вредитель — *Lignyodes bischoffi*. Этот вид широко распространен в Северной Америке [18], завезен в Европу вместе с его растением-хозяином *Fraxinus americana* [19]. В Молдавии выявлен в 1987 г. [15], на отдельных участках наносит существенный вред. Личинки долгоносика развиваются в семенах ясеня, а жуки повреждают листья. В ясеневых насаждениях вблизи с. Гратнешты долгоносиком были повреждены 52% семян.

Таким образом, в результате проведенных исследований и на основе данных литературы охарактеризована дендрофильная фауна долгоносиков Молдавии. На современном этапе ее изучения она представлена 148 видами из 44 родов. 29 видов приводятся впервые для исследуемого региона, а 2 — впервые для фауны СССР.

Познание фауны долгоносиков, выявление их трофических связей и наиболее вредных видов в различных древесно-кустарниковых формациях — предпосылка для обоснования дифференцированных мер регулирования их численности.

Автор благодарит сотрудников Зоологического института АН СССР

Б. А. Коротяева и М. Е. Тер-Минасяна за помощь в установлении видовой принадлежности долгоносиков и сотрудников Института зоологии и физиологии АН МССР Б. В. Верещагина и В. В. Держанского за ценные советы при выполнении работы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Апостолов Л. Г. // Гербовецкий лес. Сб. работ по лесному хозяйству Молдавии. Кишинев, 1970. Вып. 4. С. 213—223.
2. Беззаль В. // Бессараб. сельское хозяйство. 1916. № 8. С. 113—116.
3. Верещагин Б. В., Плугарь С. Г. // Изв. Молдавского филиала АН СССР. 1960. № 7 (73). С. 55—70.
4. Верещагин Б. В., Плугарь С. Г. // Вредная и полезная фауна беспозвоночных Молдавии. 1969. Вып. 4—5. С. 3—11.
5. Верещагина В. В., Верещагин Б. В. // Вредная и полезная фауна беспозвоночных Молдавии. 1969. Вып. 4—5. С. 167—183.
6. Вредители леса (справочник). М.; Л., 1955. Т. 2. С. 581—648.
7. Гонтаренко М. А. // Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии. 1978. № 1. С. 33—35.
8. Емельянов А. Ф. // Зоологический журнал. 1964. Т. 63. Вып. 7. С. 1000—1009.
9. Кобельков М. Е. // Энтомофаги и микроорганизмы в защите растений. Кишинев, 1987. С. 59—66.
10. Коротяев Б. А. // Тр. Совмест. Сов.-Мон. гол. комплекс. биол. экспедиции. 1984. № 9. С. 311—355.
11. Медведев С. И., Шапиро Д. С. // Тр. НИИ биологии и биол. ф-та Харьковского ун-та. 1957. Т. 30. С. 173—206.
12. Миллер Э., Зубовский И. // Тр. Бессараб. общества естествоиспыт. и любителей естествознания. Кишинев, 1917. Т. 6. С. 119—150.
13. Определитель насекомых Европейской части СССР (Жесткокрылые и веерокрылые). М.; Л., 1965. Т. 2. С. 481—621.
14. Плугарь С. Г. // Вредная энтомофауна Молдавии и меры борьбы с ней. Кишинев, 1963. С. 7—38.
15. Пойрас А. А. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1987. № 6. С. 64.
16. Солодовникова В. С., Талицкий В. И. // Энтомол. обозрение. 1972. Т. 51. Вып. 4. С. 786—795.
17. Тер-Минасян М. Е. // Фауна СССР (Насекомые жесткокрылые). М.; Л., 1950. Т. 27. Вып. 2. С. 231.
18. Calwers C. G. // Käferbuch. Naturgeschichte der Käfer Europas. Stuttgart, 1893. S. 420—524.
19. Clark W. E. // Trans. Amer. Ent. Soc. 1980. N 106 (3). P. 273—326.
20. Dieckmann L. // Ent. Nachr., 1970. N 14 (7). P. 97—104.
21. Ruşcinski A. // Bull. museului regional al Basarabiei din Chişinău. No 8—1937. Chişinău, 1938. P. 33—35.
22. Winkler A. // Catalogus Coleopterorum regionis Palaearcticae. Wien, 1924—1932. P. 1375—1631.

Институт зоологии
и физиологии АН МССР

Поступила 17.05.88

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «ШТИНЦА» ГОТОВИТСЯ К ВЫПУСКУ В 1989 ГОДУ

Ватаман И. П., Кирьяк Л. Г. ПОЛЯРОГРАФИЯ В АТТЕСТАЦИОННОМ АНАЛИЗЕ СТАНДАРТНЫХ ОБРАЗЦОВ ЦВЕТНЫХ МЕТАЛЛОВ И СПЛАВОВ. 10 л. Рус. яз. 2 р. 10 к.

В монографии приводятся результаты по применению полярографии как метода аттестации стандартных образцов (СО) цветных металлов и сплавов, по аппаратуре и метрологии, а также методические разработки по определению примесных содержаний алюминия, висмута, железа, кадмия, магния, марганца, меди, мышьяка, никеля, олова, свинца, сурьмы, стронция, цинка в СО. Для химиков-аналитиков.

Оформление заказа см. на с. 27.

ПАРАЗИТОЛОГИЯ

А. А. СПАССКИЙ

ОБЗОР ЗООЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ЛЕНТОЧНЫХ ГЕЛЬМИНТОВ

В первой половине текущего столетия класс цестод подразделяли на два подкласса и семь отрядов:

- Class Cestoidea Rudolphi, 1808
- Subclass Cestodaria Monticelli, 1892
- Ordo Gyrocotylidea Poche, 1926;
- Ordo Amphilinidea Poche, 1922.
- Subclass Cestoda Rudolphi, 1808, Beneden, 1849 (syn.: Eucestoda Southwell, 1930);
- Ordo Tetrarhynchidea Rudolphi, 1809 (syn.: Trypanorhyncha Diesing, 1863);
- Ordo Diphyllidea Carus, 1863;
- Ordo Tetraphyllidea Beneden, 1849;
- Ordo Pseudophyllidea Beneden, 1849;
- Ordo Cyclophyllidea Beneden, 1849 (= Taeniida Rasmässler, 1832, Zwicke, 1841);
- Subordo Anoplocephalata Skrjabin, 1933;
- Subordo Taeniata Rasmässler, 1832, Skriabin et Schultz, 1937;
- Subordo Davaineata Skrjabin, 1940;
- Subordo Mesocostoidata Skrjabin, 1940;
- Subordo Hymenolepidata Skrjabin, 1940;
- Subordo Acoleata Skrjabin, 1940;
- Subordo Tetrabothriata Ariola, 1899, Skrjabin, 1940.

В начале второй половины XX в. в его составе значилось уже 15 отрядов. К подклассу настоящих цестод добавились отряды Aporidea Fuhrmann, 1934; Proteocephala Mola, 1928 (syn.: Proteocephala Wardle et McLeod, 1952); Disculicepitidea W. et McL., 1952; Lecaniccephalidea Baylis, 1920; Nippotaeniidea Yamaguti, 1939; Caryophyllidea Beneden, 1849; Wardle et McLeod, 1952; Spathebothriidea Wardle et McLeod, 1952; Tetrabothriidea Baer, 1954, Ariola, 1899.

В подкласс цестодарий был включен отряд Virogophyllidea Subramanian, 1939. Однако установлено (Spas-

sky, 1957, 1958; Yamaguti, 1959), что он появился в литературе вследствие некомпетентности его автора, который принял отторгнутые членики стробилы метамерной цестоды из спирального клапана селахий за половозрелый самостоятельный организм. И удивительно, что этот отряд указывают среди валидных таксонов цестодарий [17].

Отряд Aporidea Fuhrmann, 1934, — следствие ошибок в определении аберрантных форм (*Nematoparataenia* и *Gastrotaenia*) циклофиллидных гименолепидонидных цепней, адаптированных к обитанию под кутикулой мышечного желудка гусиных птиц и утративших сегментацию стробилы и зуапозизию (отторжение каудальных проглоттид). Внутренняя метамерия в сильно затушеванном виде у них все-таки может быть прослежена, как и у фимбриарий. Отсутствие зуапозизии служит подтверждением той точки зрения, что стробила настоящих цестод не колония, а целостный организм с метамерно расположенными комплектами репродуктивных органов. По характеру лярвогенеза и морфологии онкосферы и финны (метацестоды) нематопаратения и гастротения не отличаются от родственных гименолепидонидных цепней, обитающих в просвете кишечника пластинчатоклювых водоплавающих птиц.

Отряд Aporidea Fuhrmann, 1934, первоначально предложен для рода *Nematoparataenia* Southwell, 1930, вскоре был сведен Вольффюгелем (1938) в синонимы отряда Cyclophyllidea, восстановлен американскими авторами (Wardle et McLeod, 1952) и вторично показан нами (1957, 1958) в списке синонимов отряда цепней. Тем не менее этот неправомочный таксон

вновь возродился в качестве нового отряда под сходным названием — Aporia Wardle, McLeod et Radinovsky, 1974, куда помимо типового семейства Nematoparataeniidae Poche, 1926, его авторы включили еще семейство Nippotaeniidae Yamaguti, 1939, до этого избранное типовым для отряда Nippotaeniidea Yamaguti, 1939, 1959.

Упомянутые два семейства не проявляют ни морфологического, ни экологического сходства, ни генетического родства между собой. Нематопаратения в ленточной стадии паразитируют под кутикулой мышечного желудка гусиных птиц, а их личинки типа церкоцисты с длинным церкомером — в полости тела пресноводных рачков. Они обладают сильно развитым хоботком с многочисленными аплопараксонидными крючьями, четырьмя бокаловидными мускулистыми присосками и по всем показателям соответствуют надсемейству Hymenolepidoidea Perrier, 1897, отряда цепней.

В противоположность этому ниппотении инвазируют костистых рыб тихоокеанского бассейна, лишены хоботкового аппарата и боковых присосок, на сколексе у них всего одна апикальная присоска без крючьев. По внутреннему строению проглоттид ниппотении ближе всего подходят к подотряду Phyllobothriata Spassky, 1958, отряда Tetraphyllidea Beneden, 1849. Иначе говоря, Nematoparataeniidae и Nippotaeniidae относятся к разным таксонам высокого ранга из разных филогенетических групп, что нами было показано в ряде предыдущих работ (Спасский, 1958—1988), и относить их к одному отряду нет ни малейшей предпосылки. В отряде цепней семейство Nematoparataeniidae Poche, 1926, по экологии и морфологии лярвоцист и половозрелых особей близко подходит к подсемейству Aporaksinae Mayhew, 1925, и не может находиться в списке синонимов семейства Davaineidae Braun, 1900, куда его поместила Гиннецинская (1944).

Род *Gastrotaenia* Wolffhügel, 1938, — второй сочлен семейства нематопаратениид, тяготеет к семейству Echinocotylidae Ariola, 1899, которое,

в свою очередь, не отдифференцировано от семейства Fimbriariidae Wolffhügel, 1898. Перечисленные таксоны входят в состав надсемейства Hymenolepidoidea Perrier, 1897, и подотряда Hymenolepidata Skrjabin, 1940, отряда Cyclophyllidea Beneden, 1849.

К заключению о принадлежности нематопаратениид к отряду цепней приходят также Joyeux и Baer [14] и сводят Aporidea Fuhrmann, 1934, в синонимы подотряда Heterocyclophyllidea Wolffhügel, 1938, который, в свою очередь, оказался младшим синонимом подотряда Anoplocephalata Skrjabin, 1933, и исключен нами [4] из числа валидных таксономических единиц. По непонятным причинам Шмидт [15] вновь приводит отряд Aporidea Fuhrmann среди правомочных таксонов. Мы вынуждены еще раз его поместить в список младших синонимов отряда Taeniida Rasmässler, 1832 (= Cyclophyllidea Beneden, 1849), и надсемейства Hymenolepidoidea Perrier, 1897.

Joyeux и Baer [14] различают 9 отрядов с 30 семействами настоящих цестод: Naplobothrioidea Baer — с одним семейством; Pseudophyllidea Carus, 1863, — с 7 семействами; Tetrarhynchidea Claus — с 11 семействами; Diphyllidea Beneden, 1849, — с 1 семейством; Tetraphyllidea Carus, 1963, — с 8 семействами; Nippotaeniidea Yamaguti, 1939, — с 1 семейством; Ichthyotaeniidea Joyeux et Baer, 1961 (syn.: Proteocephala Wardle et McLeod, 1952), — с 2 семействами; Tetrabothriidea Baer, 1954, — с 1 семейством и Cyclophyllidea Beneden, 1849, — с 9 семействами. Цестодарий они рассматривают как самостоятельный класс с двумя отрядами — Gyrocotylidea и Amphilinidea.

Шмидт (1970) признает валидными 11 отрядов настоящих цестод:

- Caryophyllidea Beneden in Olsson, 1893, — с 1 семейством;
- Spathebothriidea Wardle et McLeod, 1952, — с 3 семействами;
- Trypanorhyncha Diesing, 1863, — с 12 семействами;
- Pseudophyllidea Carus, 1863, — с 9 семействами;
- Lecaniccephalidea Baylis, 1920, — с 4 семействами;

- Aporidea Fuhrmann, 1934,— с 1 семейством;
Tetraphyllidea Carus, 1863,— с 4 семействами;
Diphyllidea Beneden in Carus, 1963,— с 2 семействами;
Litobothridea Dailey, 1969,— с 1 семейством;
Proteocephalidea Mola, 1928,— с 1 семейством;
Cyclophyllidea Beneden in Braun, 1900,— с 15 семействами.
Аналогичная схема классификации цестод приведена в определителе ленточных гельминтов того же автора [15], где перечислены 13 отрядов и более 60 семейств. К приведенному списку добавились отряды Nippotaeniidea Yamaguti, 1939, и Dioecotaeniidea Schmidt, 1986.
Одновременно со статьей Шмидта (1970) увидело свет и фундаментальное руководство Шульца и Гвоздева [10], где приводится оригинальная и довольно стройная схема классификации ленточных гельминтов.
Класс Cestoda Rudolphi, 1808
Подкласс Cestodaria Monticelli, 1892
Отряд Amphilinidea Poche, 1922
Подкласс Eucestoda Southwell, 1930
Отряд Caryophyllaeidea Beneden in Olsson, 1893;
» Pseudophyllidea Carus, 1863;
» Tetraphyllidea Beneden, 1849.
Подотряд Phyllobothriata Spassky, 1958;
» Proteocephalata Spassky, 1957;
» Tetrabothriata Ariola, 1899, Skrjabin 1940;
» Nippotaeniata Spassky, 1958;
Отряд Diphyllidea Beneden in Carus, 1863;
» Трупаноринча Diesing, 1863;
» Cyclophyllidea Beneden in Braun, 1900.
Подотряд Anoplocephalata Skrjabin, 1933;
» Davaineata Skrjabin, 1940;
» Hymenolepidata Skrjabin, 1940;
» Taeniata Skrjabin et Schulz, 1937;
» Acoleata Skrjabin, 1940;
» Mesocestoidata Skrjabin, 1940.
Впоследствии была восстановлена самостоятельность предложенного Монтичелли (1892) класса цестода-

рий, и амфилиниды, как и гирокотилиды, выбыли из класса цестод.

Подотряд Acoleata считаем синонимом подотряда гименолепидат. Характерная черта их строения — наличие сложного хоботкового аппарата с мышечным влагалищем и эвертильным пробоскусом.

Значительные изменения в систему ленточных гельминтов вносят Wardle, McLeod и Radinovsky [17], разделив их на два класса: Cotyloda (псевдоцестоды) и Eucestoda (настоящие цестоды) следующего таксономического состава:

- Класс Cotyloda Wardle et al., 1974
Отряд Gyrocotylidea Poche, 1926,— с 1 семейством;
» Amphilinidea Poche, 1922,— с 1 семейством;
» Caryophyllidea Beneden (in Olsson, 1893) — с 4 семействами;
» Spathebothridea Wardle et McLeod, 1952,— с 3 семействами;
» Pseudophyllidea Carus, 1863,— с 7 семействами;
» Diphyllidea Wardle et al., 1974,— с 1 семейством Diphyllbothriidae Luhe, 1910, куда включают 21 род метамерных псевдофиллидных цестод.
Класс Eucestoda Southwell, 1930
Отряд Proteocephalidea Mola, 1928,— с 1 семейством;
» Tetraphyllidea Carus, 1863,— с 2 семействами;
» Litobothridea Dailey, 1969,— с 1 семейством;
» Lecaniccephalidea Baylis, 1920,— с 5 семействами;
» Трупаноринча Diesing, 1863,— с 2 подотрядами и 10 семействами;
» Mesocestoididea Wardle et al., 1974,— с 1 семейством;
» Tetrabothriidea Baer, 1954,— с 1 семейством;
» Nematotaeniidea Wardle et al., 1974,— с 1 семейством;
» Taeniidea Wardle et al., 1974,— с 1 семейством;
» Davaineidea Wardle et al., 1974,— с 3 семействами;
» Anoplocephalidea Wardle et al., 1974,— с 4 семействами;
» Hymenolepididea Wardle et al., 1974,— с 4 семействами;
» Dilepididea Wardle et al., 1974,— с 3 семействами;

- » Cyclophyllidea Braun, 1900,— с 6 семействами;
» Aporia Wardle et al., 1974,— с 2 семействами.

Целесообразно принять во внимание следующие факты и соображения.

1. Название Cotyloda оказалось инвалидным с момента его опубликования как младший синоним класса Cestodaria Monticelli, 1892, syn.: Gyrocotylidea Bychowsky, 1937, Amphilinidea Dubinina, 1974, Cotyloda Wardle et al., 1974.

2. Отряд Amphilinidea избран типовым в подклассе Amphilinoinei Poche, 1926, который входит [9] в состав класса Cestodaria Monticelli, 1892.

3. Отряды Pseudophyllidea и Diphyllidea не проявляют тесного родства с гирокотилидами и амфилинидами, наблюдаются резкие морфологические отличия и на стадии личинки, и во взрослом состоянии. По строению шестикрючной личинки — онкосферы и репродуктивных органов они стоят гораздо ближе к тетрафиллидам и другим отрядам настоящих цестод, чем к цестодариям. На этом основании упомянутые отряды возвращаем в состав класса Cestoidea.

4. Представители отряда гвоздичников Caryophyllidea на всех стадиях онтогенеза сильно отличаются от других настоящих цестод, но еще сильнее от гирокотилид и амфилинид, поэтому мы их переводим обратно в класс Cestoidea, но на правах подкласса Archigeta Spassky, 1988, оставляя прочих метамерных цестод в подклассе Cestoda (=Eucestoda).

5. Отряд Diphyllidea Wardle et al., 1974, является гомонимом Diphyllidea Carus, 1863, и объективным синонимом отряда Pseudophyllidea Beneden, 1849. Авторы процитированной выше схемы классификации ленточных гельминтов расценивают Diphyllidea Carus, 1863, как *nomen oblitum*, к чему нет достаточных оснований, поскольку это название постоянно используется в основной зоологической литературе, в том числе в таких фундаментальных трудах, как «Фауна Франции», том 30 (Jayeux et Baer, 1936) и «Руководство по зоологии»,

том 1 [3]. С момента выхода в свет этих капитальных руководств до 1974 г. прошло гораздо менее 50 лет. При этом семейство Diphyllbothriidae Luhe, 1910, явившееся типовым для отряда Diphyllidea Wardle et al., 1974 (пес Carus, 1863), возвращаем в состав отряда лентецов Pseudophyllidea, а последний — в подкласс Cestoda (=Eucestoda).

В результате многолетних обстоятельных разносторонних исследований советские цестодологи (Фрезе, Протасова) значительно модернизировали систему отряда лентецов, который они подразделяют на два подотряда Diphyllbothriata Frese, 1974, и Bothriocephalata Frese, 1974. К первому из них относится и семейство дифиллоботриид. Таким образом имя отряда Diphyllidea Wardle et al., 1974, оказывается и младшим синонимом подотряда Diphyllbothriata Frese, 1974.

6. Отряд Litobothridea Dailey, 1969, сводим в синонимы отряда Tetraphyllidea Beneden, 1849, так как по строению половозрелых проглоттид и по экологическим данным представители его типового рода *Litobothrium* Daylei, 1969, из спирального клапана акул не отличаются от типичных филлоботриид, а морфология переднего конца их стробилы с псевдосколексом не дает оснований для иных филогенетических и таксономических выводов.

7. Почти идентичное *Lithobothrium* строение тела с псевдосколексом наблюдается и у другого паразита селалхий — *Eniochobothrium gracile* Shipley et Hornell, 1906, который, несомненно, должен входить с ним в один отряд, но отнесен (Wardle et McLeod, 1952) к отряду Lecaniccephala Baylis, 1920. Последний 30 лет тому назад [4] был сведен в синонимы отряда Tetraphyllidea Beneden, 1849. Каких-либо новых доказательств филогенетической общности леканицефалид от филлоботриид упомянутые американские гельминтологи не приводят, поэтому отряд Lecaniccephala оставляем в списке младших синонимов отряда тетрафиллид.

8. Отряд тетраринхий *Wardle et al.*, 1974, подразделяют на два подотряда *Atheca Diesing*, 1854, и *Thecophora Diesing*, 1854. На одноименные подотряды (*Athecata* и *Thecophora*) подразделяется один из отрядов гидрондных полипов. Поэтому во избежание путаницы для цестод лучше использовать названия подотрядов *Acystidea Guiart*, 1927, и *Cystidea Guiart*, 1927, принятые в сводке Ямагути (1959).

Для обозначения отряда в целом параллельно (разными авторами) используются названия *Tetrarhynchidea* и *Trypanorhyncha*. Хронологически первым оказывается имя *Tetrarhynchidea Gervais et Beneden*, 1859 (syn.: *Trypanorhyncha Diesing*, 1863), которое не утратило валидности.

9. Отряд *Tetrabothriidea* *Baer*, 1954, включаем в отряд *Tetraphyllidea* на правах подотряда *Tetrabothriata Ariola*, 1899, *Skrjabin*, 1940. Установлено (Спасский, 1957), что сравнительно недалекие предки тетработриид, в нарушение принципа филогенетического параллелизма, от морских поперечноротых хрящевых рыб перешли к паразитированию у морских млекопитающих (и птиц) — вторичных амфибионтов, тогда как сами тетработрииды — первичные амфибионты, их предки никогда не завершали жизненного цикла при участии одних лишь сухопутных животных. Некоторые специалисты оставляют тетработриид в составе отряда цепней, с чем невозможно согласиться за отсутствием между ними и рецентными группами циклофиллидных цестод непосредственной генетической связи. Французский ученый *Euzet*, 1974, 1959 [12], также производит тетработриид непосредственно от тетрафиллидных цестод морских поперечноротых рыб.

10. В 1963 г. мы повысили таксономический ранг семейства нематотениид до уровня подотряда *Nematotaeniata*. Упомянутые американские цестодологи принимают его в ранге отряда *Nematotaeniidea* *Wardle et al.*, 1974.

Нематотенииды чрезвычайно своеобразная группа цепней, совмещающая в себе черты примитивности (отсутствие вооружения сколекса, паруса проглотида и внешней сегментации в

передней половине тела, цилиндрическая форма тела, невыгодное соотношение его объема и поверхности, обитание в кишечнике холоднокровных позвоночных и др.) и морфофункционального прогресса (предельно малое число семенников, явление распада матки, формирование в зрелых члениках вокруг яиц толсто-стенных капсул, напоминающих парутеринные органы). Тем не менее, считать нематотениид прогрессивной группой гименолепидид не находим оснований. Мы их изображали в виде небольшой боковой ветви у основания филогенетического древа цепней (Спасский, 1951) и сохраняем в ранге подотряда *Nematotaeniata* *Spassky*, 1963.

11. Отряд *Aporia* *Wardle et al.*, 1974, является младшим синонимом отрядов *Taeniida*, *Cyclophyllidea*, *Aporidea* и подотряда *Hymenolepidata* *Skrjabin*, 1940, поскольку его типовое семейство *Nematoparataeniidae* объединяет aberrantные виды гименолепидоидных цепней двух подсемейств: *Aploraksinae* *Mayhew*, 1925, и *Echinocotylineae* *Ariola*, 1899. Вслед за Гинецинской (1944) и некоторые другие авторы до последнего времени (*Stunkard*, 1983) считают *Nematoparataenia* и *Gastrotaenia* *Wolffhügel*, 1938 (syn.: *Apora* *Gynetzinskaja*, 1944) неотеническими личинками. Еще в 1962 г. мы показали, что это не лярвальные, а имагинальные формы, вторично утратившие четкую сегментацию под влиянием особых условий существования под кутикулой мышечного желудка гусиных водоплавающих птиц. Впоследствии этот вывод получил подтверждение в ряде работ других советских авторов. Было установлено, что у них имеются лярвоцисты типа церкоцисты с длинным хвостовым придатком, как и у большинства фимбриарид или эхинокоцид.

12. Отряд *Tetraphyllidea* *Beneden*, 1849, признаем валидным и подразделяем на 4 подотряда:

Phyllobothriata *Spassky*, 1958 (типовой),

Nippotaeniata *Spassky*, 1958,

Proteocephalata *Spassky*, 1957.

Tetrabothriata *Ariola*, 1899, *Skrjabin*, 1940.

13. Отряд *Taeniidea* *Wardle et al.*, 1974, является гомонимом и объективным синонимом отряда *Taeniida* *Rasmassler*, 1832, *Zwicke*, 1841, поскольку опирается на одно и то же типовое семейство *Taeniidae* *Rasmassler*, 1832, *Ludwig*, 1886. Название *Taeniida* (или *Taeniidea*) служит старшим синонимом для отряда *Cyclophyllidea* *Beneden*, 1849. Оно широко использовано в основной зоологической литературе, в том числе и в таком популярном и авторитетном издании, как *Zoological Record*, и описывать этот самый старый среди *Eucestoda* отряд как новый *Wardle et al.*, 1974, не имели оснований.

14. Упомянутые североамериканские авторы (*Wardle et al.*, 1974) наряду с новым монотипическим отрядом *Taeniidea*, содержащим лишь одно типовое семейство, сохраняют и отряд *Cyclophyllidea* с 6 семействами: *Catenotaeniidae* *Spassky*, 1950 (syn.: *Catenotaeniidae* *Wardle et McLeod*, 1952); *Biuterinidae* *Meggitt*, 1927; *Acoleidae* *Ransom*, 1909, *Amabiliidae* *Ransom*, 1909, *Diococcestidae* *Southwell*, 1930, и *Diploposthidae* *Poche*, 1926.

Все прочие семейства высших цестод они распределяют по семи другим (новым) отрядам: *Mesocestoididea*, *Nematotaeniidea*, *Davaineidea*, *Anoplocephalidea*, *Hymenolepididea*, *Dilepididea* и *Aporia*, которые слабо различаются между собой и возвращены нами [8] в состав отряда цепней. При этом отряды *Taeniidea* и *Cyclophyllidea* вновь объединяются. Валидным названием остается *Taeniida* *Rasmassler*, 1832, но в повествовательном тексте считаем возможным использовать выражение «циклофиллидные цестоды» как более привычное.

Не трудно убедиться, что *Wardle et al.* [17] слишком завысили таксономический ранг семейств, не вошедших в отряд *Taeniida*. Некоторые из них могут рассматриваться в ранге подотряда — *Taeniata* *Rasmassler*, 1832, *Anoplocephalata* *Skrjabin*, 1933, *Hymenolepidata* *Skrjabin*, 1940, *Nematotaeniata* *Spassky*, 1963, *Catenotaeniata* *Spassky*, 1963, а прочие едва ли могут

быть подняты выше надсемейства (см. ниже). Класс *Cotyloida* оказался [9] младшим синонимом класса цестодарий.

Еще более значительное завышение таксономического ранга большинства систематических групп ленточных гельминтов и класса цестод в целом имеет место в статье *Убелакера* [16], который считает его отдельным типом *Cestoidea* *Ubelaker*, 1983, с двумя подтипами: *subphylum* *Cotyloida* *Ubelaker*, 1983, и *subphylum* *Eucestoda* *Ubelaker*, 1983. В первом из них он различает 4 класса:

1. Class *Caryophylliida* *Bazitov*, 1976, с 3 отрядами: *Caryophyllaeidea* *Beneden*, 1848, *Litocestidea* *Ubelaker*, 1983, и *Capingentidea* *Ubelaker*, 1983.

2. Class *Spathebothrida* *Ubelaker*, 1983, с 3 отрядами: *Spathebothridea* *Wardle et McLeod*, 1952; *Cyathocephalidea* *Ubelaker*, 1983, и *Diplocotyloidea* *Ubelaker*, 1983.

3. Class *Trypanorhyncha* *Ubelaker*, с 2 отрядами — *Atheca* *Ubelaker*, 1983, и *Thecophora* *Ubelaker*, 1983.

4. Class *Pseudophyllida* *Ubelaker*, 1983, с 2 отрядами — *Pseudophyllidea* *Carus*, 1863, и *Diphylloidea* *Wardle, McLeod et Radinovsky*, 1974.

Второй подтип делит на 5 классов: *Sybphylum* *Eucestoda* *Ubelaker*, 1983.

1. Class *Nippotaeniida* *Ubelaker*, 1983, с 1 отрядом *Nippotaeniidea* *Yamaguti*, 1939.

2. Class *Tetraphyllidea* *Ubelaker*, 1983, с 4 отрядами: *Phyllobothridea* *Ubelaker*, 1983; *Lecaniccephalidea* *Baylis*, 1920 (sensu *Euzet*, 1956); *Prosobothridea* *Ubelaker*, 1983; *Litobothridea* *Wardle et al.*, 1974.

3. Class *Proteocephalida* *Ubelaker*, 1983, с 2 отрядами — *Proteocephaloida* *Ubelaker*, 1983, и *Monticellioida* *Ubelaker*, 1983.

4. Class *Cyclophyllida* *Ubelaker*, 1983, с 7 отрядами: *Cyclophyllidea* *Braun*, 1900 (sensu *Wardle et al.*, 1974); *Anoplocephalidea* *Wardle et al.*, 1974; *Hymenolepididea* *Wardle et al.*, 1974; *Mesocestoididea* *Wardle et al.*, 1974; *Tetrabothriidea* *Baer*, 1954; *Dilepididea* *Wardle et al.*, 1974, и *Davaineidea* *Wardle et al.*, 1974.

5. Class Taenioidea Ubelaker, 1983, с 5 отрядами: Taeniidea Wardle et al., 1974; Nematotaeniidea Wardle et al., 1974; Catenotaeniidea Ubelaker, 1983; Amabiliidea Ubelaker, 1983, и Linstowiidea Ubelaker, 1983.

Сравнительный морфологический и экологический анализ перечисленных здесь таксонов, с привлечением сведений об эволюции и истории расселения их хозяев, позволяет сделать вполне определенный вывод о неправомочности нового типа Cestoidea Ubelaker, 1983, обоих подтипов и всех девяти новых классов. Названия этих 12 крупных систематических единиц мы рассматриваем в качестве младших синонимов класса цестод Cestoidea Rudolphi, 1808, который в схеме Убелакера почему-то отсутствует. Мы восстанавливаем его самостоятельность [9] и вновь включаем в тип плоских червей.

При этом образовался длинный список синонимов: Класс Cestoidea Rudolphi, 1808, syn.: Cestoidea Ubelaker, 1983, Cotyloda Ubelaker, 1983 (nec Wardle et al., 1974); Eucestoda Ubelaker, 1983; Caryophyllida Bazitov, 1976; Spathbothrida Ubelaker, 1983; Pseudophyllida Ubelaker, 1983; Trypanorhyncha Ubelaker, 1983; Nippotaeniidea Ubelaker, 1983; Tetraphyllida Ubelaker, 1983; Proteocephalida Ubelaker, 1983; Cyclophyllida Ubelaker, 1983; Taenioidea Ubelaker, 1983.

Более подробное обоснование столь радикального решения в отношении этих высоких таксонов дается в предыдущем сообщении [9].

Одновременно мы восстанавливаем в структуре класса цестод Cestoidea Rud., 1808, необоснованно исключенные Убелакером [16] из зоологической системы отряды Tetrphyllida Beneden, 1849 (syn.: Phyllobothrioida Ubelaker, 1983, n. syn.; Lecanicerphalidea Baylis, 1920; Prosobothridea Ubelaker, 1983; Litobothridea Wardle et al., 1974) и Tetrarhynchida Rudolphi, 1809 (syn.: Tetrarhynchida Gervais et Beneden, 1859; Trypanorhyncha Carus, 1863, Tetrarhynchidea Olsson, 1893), подразделяемый на два подотряда (см. выше).

Заметим попутно, что вводя в зоологическую систему новые таксоны

столь высокого ранга, Убелакер [16] не приводит для них ни морфологической характеристики, ни дифференциального диагноза, ни определительной таблицы, не говоря уже об отсутствии филогенетического обоснования.

Далее, два выделенных Убелакером класса высших цестод — Cyclophyllida с 7 отрядами и Taenioidea с 5 отрядами — мы расцениваем как один отряд цепней класса цестод. Перечисленные на с. 59 отряды попадают в список его младших синонимов, за исключением отряда Tetrabothriidea Baer, 1954, который включаем в отряд Tetrphyllida Beneden, 1849, на правах подотряда Tetrabothriata Ariola, 1899, Skrjabin, 1940 (syn.: Tetrabothriidea Baer, 1954). При этом в отряде цепней возникает следующая синонимика:

Отряд Taeniida Rasmassler, 1832 (=Cyclophyllida Beneden, 1849), syn. Taenioidea Zwicke, 1841, Taeniidae Baird, 1853; Anoplocephalidea Wardle et al., 1974, Hymenolepididea Wardle et al., 1974, Mesocestoididea Wardle et al., 1974, Dilepididea Wardle et al., 1974, Davaineidea Wardle et al., 1974, Taeniidea Wardle et al., 1974, Nematotaeniidea Wardle et al., 1974; Catenotaeniidea Ubelaker, 1983, n. syn., Linstowiidea Ubelaker, 1983, n. syn.

Мнения специалистов о таксономии высших цестод, составляющих этот отряд, довольно противоречивы и заслуживают детального обсуждения.

Если принять предложение Убелакера и рассматривать цестод в ранге типа, то группа Cercomeromorpha окажется в положении супертипа, а тип плоских червей — на уровне царства или подцарства, с чем невозможно согласиться.

Противоположную тенденцию проявили Брукс и соавт. [11], которые рассматривают гельминтов, обладающих шестикрючной онкосферой, в ранге всего лишь надотряда, что также не согласуется с общей схемой классификации платод. Одновременно они приводят дополнительную аргументацию в доказательство валидности подтипа Cercomeria Brooks, 1982, который подразделяют на три по существу новых суперкласса:

1. Суперкласс Темноcephalidea Benham, 1901, куда относят обладающих щупальцами эктопаразитов и комменсалов беспозвоночных.

2. Суперкласс Udonellidea Ivanov, 1952, включающий эктопаразитов членистоногих; ведущим диагностическим признаком признается наличие вагины и положение половых отверстий в передней половине тела.

3. Суперкласс Cercomeridea Brooks, O'Grady et Glen, 1985 (новый), объединяющий трематод, аспидогастерид, моногеней, цестодарий и цестод.

Они предложили следующую схему классификации этого третьего суперкласса:

Subphylum Cercomeria Brooks, 1982;

Superclass Temnocephalidea Benham, 1901;

Superclass Udonellidea Ivanov, 1952;

Superclass Cercomeridea Brooks et al., 1985;

Class Trematoda Rudolphi, 1808;

Subclass Aspidocotylea Monticelli, 1892;

Subclass Digenea Van Beneden, 1858;

Class Cercomeromorphae Burchowsky, 1937;

Subclass Monogenea Carus, 1863;

Subclass Cestodaria Monticelli, 1891;

Infrasubclass Gyrocotylidea Poche, 1926;

Infrasubclass Cestoidea Rudolphi, 1808;

Superorder Amphilinidea Poche, 1922;

Superorder Eucestoda Southwell, 1930.

Приведенная схема не вполне отвечает современным правилам зоологической номенклатуры.

1. Автором суперкласса Cercomeridea следует считать Буховского, который предложил его еще в 1937 г. Тем самым суперкласс Cercomeridea Brooks et al., 1985, не может считаться новым и попадает в синонимы суперкласса Cercomeromorphae Burchowsky, 1937, и нивалидного подтипа Cotyloda Ubelaker, 1983.

II. Если включить инфрасубкласс

Cestoidea Rudolphi, 1808, в класс Cercomeromorphae Burchowsky, 1937, то по закону приоритета этот класс следует обозначить как Cestoidea Rudolphi, 1908. В таком случае типовым принимается подкласс Cestoda Rudolphi, 1908, а не Monogenea Carus, 1863.

III. Размещать темноцефал, удонеллид и моногеней по трем суперклассам церкомероморфных плоских червей нет достаточных оснований. Нам более импонирует точка зрения Догеля [1] и его последователей, сближающих удонеллид и темноцефал с турбелляриями, тогда как моногеней относятся к суперклассу церкомероморфных червей. Мы исключим темноцефал, удонеллид и трематод из надкласса Cercomeromorpha. В его составе остаются классы моногеней, цестодарий и цестод.

Брукс и соавт. [11] рассматривают вентральную присоску трематод в качестве гомолога церкомера ленточных гельминтов. Нам представляется неправомерной сама попытка установления такой гомологии, так как мари-та трематод представляет собой одно из многочисленных поколений, слагающих жизненный цикл дигенетических трематод. В результате завершения протекающего внутри оболочки яйца эмбриогенеза из оплодотворенной яйцеклетки появляется мирацидий, который в организме промежуточного хозяина (моллюск) превращается в спористу. Последняя отрождает партенит следующего поколения — дочерних спорист или редий. Мариты развиваются из церкариев, отрождаемых спористой или редией. Поэтому поиски органов гомологичных церкомеру цестод могут быть проведены путем сопоставления не мариты, а спористы трематод и лярвоцисты настоящих цестод.

В организме промежуточного хозяина онкосфера претерпевает превращение, причем полное. Отсюда следует далеко идущий вывод о том, что церкомер (хвостовой придаток) цистицеркоида или процеркоида настоящих цестод не гомологичен какой-либо части тела трематод, аспидогастерид, моногеней, гирокотилид или амфилинид. Тем не менее, по закону приоритета, название суперклас-

са Cercomeromorphae Burchowsky, 1937 (syn.: Cercomeridea Brooks, O'Grady et Glen, 1985) остается валидным и может быть использовано в таксономии плоских червей.

Мы восстанавливаем в правах класс Cestoidea Rudolphi, 1808, из его состава исключаем амфилинид и помещаем в ранге подкласса в состав класса цестодарий, который подразделяем на два подкласса: Gyrocotylipei Burchowsky, 1937, и Amphilinoinei Roche, 1926. Класс Cestoidea также подразделяется на два подкласса: Cestoda Rudolphi, 1808, и Archigeta Spassky, 1988.

Нуждается в пересмотре и номенклатура многих таксонов группы семейства. Что же касается подтипа Cercomeria Brooks, 1982, то его таксономический статус может быть определен лишь при решении вопроса о подразделении на подтипы типа плоских червей в целом, если это будет признано целесообразным.

ЛИТЕРАТУРА

1. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М., 1981.
2. Дубинина М. Н. Паразитические черви класса Amphilinida (Plathelminthes). Л., 1982.
3. Павловский Е. Н. // Руководство по зоологии. М.; Л., 1937. Т. 1. Беспозвоночные. С. 502—555.
4. Спасский А. А. Краткий анализ системы

- цестод. Ceskoslovenska parasitologie. 1958. T. V. N 2. P. 163—171.
5. Спасский А. А. // Тр. гельминтологической лаборатории АН СССР. 1962. Т. XII. С. 166—171.
 6. Спасский А. А. // Материалы науч. конф. Всесоюз. об-ва гельминтологов. М., 1963. С. 83—85.
 7. Спасский А. А. // Материалы науч. конф. Всесоюз. об-ва гельминтологов. Вып. 31. Цестоды и цестодозы. М., 1979. С. 128—132.
 8. Спасский А. А. // Fourth International Congress of Parasitology 19—26 August, 1978. Section B. Poland. Warszawa, 1978. P. 42—43.
 9. Спасский А. А. // Изв. АН МССР. Сер. Биол. и хим. наук. 1988. № 2. С. 3—6.
 10. Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Т. 1. М., 1970.
 11. Brooks D. R., O'Grady R. T., Glen D. R. // Proceedings of the Helminthological Society of Washington. V. 52. N 1. 1985. P. 1—20.
 12. Euzet L. // Proceed. III Internat. Congress Parasitol. 1974. V. 1. Sect. B3. P. 379—379.
 13. Freze V. J. // Third International Congress of parasitology. Munich, 1974. Proceedings.
 14. Joyeux Ch. et Baer J. G. // Traite de zoologie. (In P. P. Grasse, ed.) Masson et Sie. Paris, 1961. V. 4. P. 327—560.
 15. Schmidt G. D. Handbook of Tapeworm Identification. CRC Press Inc. Boca Ration. Florida, 1986. P. 1—478.
 16. Ubelaker J. E. // Biology of the Eucestoda (C. Arme, P. W. Pappas—ed.). London, New York—Paris, 1983. V. 1. P. 235—296.
 17. Wardle R. A., McLeod J. A. et Radnousky S. Advances in the zoology of tapeworms 1950—1970. Univ. of Minnesota Press, Minneapolis, 1974. P. 1—274.
- Прочие цитированные литературные источники приведены в перечисленных выше монографических и обзорных работах.

Институт зоологии
и физиологии АН МССР

Поступила 03.12.87

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «ШТИНЦА» ГОТОВИТСЯ К ВЫПУСКУ В 1989 ГОДУ

ВОПРОСЫ ХИМИИ И ХИМИЧЕСКОЙ ТЕХНОЛОГИИ (Синтез, модификация и исследование полимерных и координационных соединений): Межвуз. сб./Под ред. Н. А. Барба. 8 л. Рус. яз. 1 р. 70 к.

Изложены результаты исследований механизма полимеризации аминоквинолидаренов в кислой среде. Показаны пути использования химически активных полимеров в качестве ионитов, лигандов, полупроводников, стабилизаторов. Обсуждены комплексные соединения переходных металлов с органическими лигандами, комплексы с переносом заряда и методы их исследования.

Сборник представит интерес для научных работников, преподавателей, аспирантов, студентов химических специальностей, работающих в области химии полимерных и координационных соединений.

Оформление заказа см. на с. 27.

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Н. И. ГУСКА

ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ ЩЕЛОЧНОЙ ФОСФАТАЗЫ И α -АМИЛАЗЫ В СЫВОРОТКЕ КРОВИ ПРИ МОДУЛЯЦИИ СОСТОЯНИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В УСЛОВИЯХ СТРЕССА

Материалы и методики

В развитии стрессовых реакций организма определенное место занимают изменения активности его ферментных систем. Функция пищеварительных ферментов в условиях стресса рассматривается в качестве важного звена в системе адаптивной саморегуляции. Согласно данным [6], до некоторой степени активность всех ферментов находится в зависимости от изменения концентрации субстрата. Однако в расстройствах функции желудочно-кишечного тракта при стрессе значительную роль могут играть нарушения регуляторной функции ЦНС, осуществляемой через симпатический и парасимпатический отделы нервной системы. Под влиянием нервных факторов выявляются различные вариации изменения то одних, то других ферментов, которые, по мнению Шлыгина [9], свидетельствуют о существовании тонкой нервной регуляции ферментосинтезирующих процессов. Все это является основанием для предположения о том, что профилактика стрессовых нарушений ферментных систем желудочно-кишечного тракта должна включать средства модуляции состояния регуляторных систем. В то же время вопрос еще остается дискуссионным и выявление присущих нервной системе особенностей, их регуляции при стрессе требует экспериментального доказательства. Целью настоящей работы было изучение влияния модуляции адрено- и холинергических структур на активность α -амилазы и щелочной фосфатазы в сыворотке крови при стрессовых воздействиях.

Эксперименты выполнены на 152 крысах-самцах (в т. ч. 35 контрольных) линии Вистар массой 180—200 г. Стресс у животных вызывали двумя способами: жесткой иммобилизацией в течение 24 ч и острым охлаждением, помещая животных в камеру с пониженной температурой до -2°C , где они находились до появления значительной дрожи и принятия позы, максимально приближающей форму тела к шару. О развитии стресса судили по деструктивным явлениям слизистой оболочки желудка. С целью выяснения вклада м- и н-холинореактивных структур в проявление активности названных процессов группам опытных животных вводили атропин (0,2 мг/кг) и бензогексоний (10 мг/кг) — препараты с известными медиаторными свойствами. Для выявления роли адренергических структур использовали пропранолол из расчета 1,0—1,5 мг/кг. Применяемые вещества вводили сразу же после начала стрессирования животных, пробы для определения активности ферментов брали спустя час после их действия на организм.

Общую активность щелочной фосфатазы (ЩФ) в сыворотке крови определяли по гидролизу β -глицерофосфата методом Bodansky (1933), кишечный изофермент — методом Burstone (1962) в модификации Лойда [5], активность α -амилазы — по методу Каравея, коэффициент сравнения — по Стюденту.

Результаты и их обсуждение

Анализ полученных данных показал, что действие стрессоров разной природы вызывает неодинаковые по

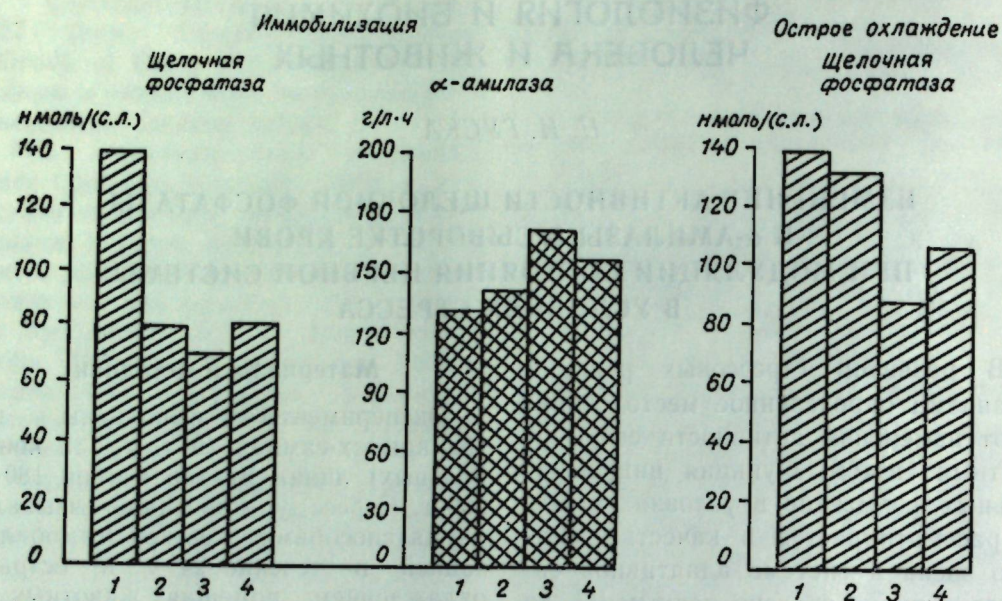


Рис. 1. Изменение активности ЩФ и α-амилазы в сыворотке крови у крыс при стрессе и блокаде м- и н-холинорецепторов: 1 — контроль, 2 — стресс, 3 — блокада м-холинорецепторов введением атропина, 4 — блокада н-холинорецепторов введением бензогексония

интенсивности изменения активности ЩФ в сыворотке крови у крыс. При жесткой иммобилизации, связанной с инактивацией мышечной деятельности, активность фермента снижается почти в 2 раза по сравнению с контролем (с $140,02 \pm 3,33$ до $82,34 \pm 5,50$ нмоль/(с.л.), $P < 0,001$). При остром охлаждении, связанном с изменением терморегуляции организма, активность ЩФ снижалась незначительно ($135,02 \pm 4,33$ нмоль/(с.л.), $P < 0,2$) по сравнению с контролем — $140,02 \pm 3,33$ нмоль/(с.л.), и оказалась индивидуально различной (рис. 1).

Сопоставление результатов биохимического определения общей ЩФ в сыворотке крови и гистохимического исследования* активности кишечного изоэнзима ЩФ, как одного из основных компонентов этой группы энзимов, выявило однонаправленную тенденцию изменения активности фермента. Иммобилизация приводит к подавлению активности ЩФ, локализованной преимущественно в щеточной кайме и аппарате Гольджи энтероцитов 12-перстной, тощей и подвздошной отделов кишечника. Актив-

ность α-амилазы в сыворотке крови при иммобилизации увеличивается с 122,0 до 138,0 г/л·ч.

Данные экспериментов с введением атропина и бензогексония свидетельствуют об однонаправленном их действии, но неодинаково интенсивном влиянии холинореактивных структур на активность ЩФ и α-амилазы при стрессе. Введение атропина животным, поставленным на иммобилизацию, вызывало дальнейшее незначительное снижение активности ЩФ. Активность α-амилазы при этом возрастала с 138,8 до 168,8 г/л·ч. Через час после одновременного действия стрессора и атропина активность ЩФ составляла $75,34 \pm 3,16$ нмоль/(с.л.) по сравнению с контролем — $82,34 \pm 5,50$ нмоль/(с.л.), $P < 0,2$. Из рис. 1 также видно, что выключение активности м-холинорецепторов при остром охлаждении приводит к достоверному снижению активности ЩФ с $135,02 \pm 4,33$ до $88,35 \pm 4,83$ нмоль/(с.л.), $P < 0,001$. Обнаруженные сдвиги изменения общей активности ЩФ в сыворотке крови показали, что влияние блокады м-холинореактивных структур определяется исходным содержанием ферментной активности и функциональ-

* Опыты проводились совместно с А. И. Сырбу.

ным состоянием организма животных.

При блокаде н-холинорецепторов введением бензогексония (10 мг/кг) (препарат вводился сразу же после начала стрессирования крыс) обнаружено, что изменение общей активности ЩФ в сыворотке крови при обоих типах стресса имеет такой же характер. В условиях иммобилизации при низкой исходной активности фермента вследствие действия стрессора введение бензогексония вызывает незначительное повышение активности фермента (с $82,34 \pm 5,50$ до $83,18 \pm 0,50$ нмоль/(с.л.), $P < 0,2$). Активность α-амилазы увеличивается с 138,8 до 157,4 г/л·ч. В опытах с острым охлаждением животных активность ЩФ под влиянием бензогексония достоверно снижается с $135,02 \pm 4,33$ до $109,85 \pm 4,33$ нмоль/(с.л.), $P < 0,001$.

Введение атропина предохраняет слизистую оболочку желудка от органических повреждений. Только в отдельных случаях встречались эрозийные повреждения, преимущественно точечные и небольшие продолговатые кровоизлияния, локализованные на верхушках складок слизистой оболочки желудка и его пилорической части. Бензогексоний надежнее предохраняет слизистую оболочку желудка от повреждений, особенно от обширных кровоизлияний.

Влияние блокады β-адренорецепторов на ферментную активность сыворотки крови показано на рис. 2. Введение животным пропранолола из расчета 1,0 мг/кг сопровождается снижением активности ЩФ с $104,85 \pm 10,33$ до $90,68 \pm 7,50$ нмоль/(с.л.), $P < 0,01$. Увеличение дозы введенного препарата (1,5 мг/кг) вызывает более сильное угнетение активности фермента — с $104,85 \pm 10,33$ до $88,01 \pm 15,50$ нмоль/(с.л.). Изменение активности α-амилазы при этих условиях имеет такую же направленность и дозозависимый характер. При введении пропранолола в меньшей дозе (1,0 мг/кг) активность α-амилазы снижается с $88,52 \pm 3,94$ до $75,4 \pm 57,0$ г/л·ч, $P < 0,05$. Увеличение дозы введенного препарата (1,5 мг/кг) приводит к снижению активности α-амилазы в сыво-

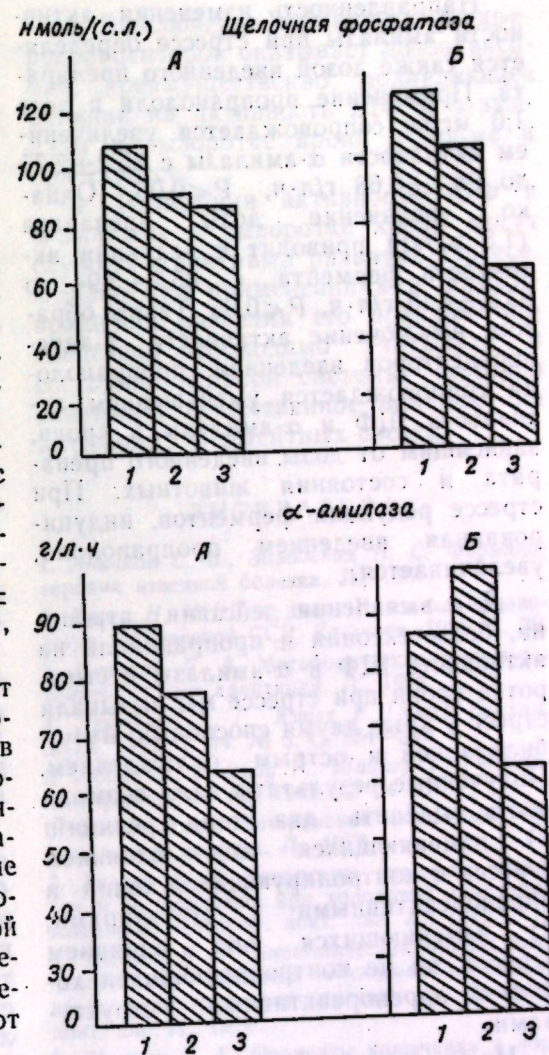


Рис. 2. Изменение активности ЩФ и α-амилазы при стрессе и выключении β-адренорецепторов:

1 — контроль, 2 — введение пропранолола в дозе 1,0 мг/кг, 3 — введение пропранолола в дозе 1,5 мг/кг; А — до иммобилизации; Б — при иммобилизации

ротке крови с $88,52 \pm 3,94$ до $63,8 \pm 6,01$ г/л·ч, $P < 0,01$.

При стрессе, вызванном иммобилизацией животных, влияние блокады β-адренореактивной системы усиливает редукцию активности ЩФ. Введение препарата в дозе 1 мг/кг приводит к снижению активности фермента с $122,69 \pm 8,83$ до $101,35 \pm 10,16$ нмоль/(с.л.), $P < 0,05$, а при введении пропранолола в дозе 1,5 мг/кг уменьшает активность ЩФ более значительно — с $122,69 \pm 8,83$ до $65,67 \pm 26,33$ нмоль/(с.л.), $P < 0,05$.

Направленность изменения активности амилазы при стрессе определяется также дозой введенного препарата. Применение пропранолола в дозе 1,0 мг/кг сопровождается увеличением активности α -амилазы с $85,2 \pm 2,75$ до $98,1 \pm 6,68$ г/л·ч, $P < 0,05$. Однако увеличение дозы препарата (1,5 мг/кг) приводит к редукции активности фермента с $85,2 \pm 3,94$ до $63,2 \pm 4,45$ г/л·ч, $P < 0,05$. Таким образом, исключение активности β -адренорецепторов введением пропранолола сопровождается уменьшением активности ЩФ и α -амилазы в крови, зависящим от дозы введенного препарата и состояния животных. При стрессе редукция ферментов, индуцированная введением пропранолола, увеличивается.

Для выявления действия атропина, бензогексония и пропранолола на активность ЩФ и α -амилазы в сыворотке крови при стрессе мы вызывали стресс у крыс двумя способами: иммобилизацией и острым охлаждением. Полученные результаты дали возможность выделить два типа реакций: 1) изменяющихся под влиянием стресса и контролирующихся холин- и адренореактивными структурами; 2) изменяющихся под влиянием стресса, но не контролирующихся холин- и адренореактивными структурами.

Из приведенных данных видно, что уровень ферментной активности при стрессе определяется природой стрессора и механизмом развития стресса, а также модуляцией функционального состояния регуляторных систем парасимпатического и симпатического отделов нервной системы. Иммобилизация животных сопровождается усилением активности α -амилазы и более интенсивным снижением активности ЩФ, чем при остром охлаждении. Возникающие различия могут быть обусловлены изменением субстратного регулирования [6], участием эндогенных факторов (секреты, гормоны, пептиды), нарушением нейрогуморальной регуляции, а также модуляцией метаболическими запросами, что и нашло отражение в сдвигах ферментных активностей.

Некоторые авторы [8, 10] показали, что инактивация мышечной деятельности, вызванная иммобилизацией, сопровождается снижением расхода АТФ и изменением баланса фосфатных макроэргов. Согласно данным [4, 8], это происходит вследствие декомпенсации субстрата и реакции синтеза тех ферментов, которые не лимитируют оптимальное протекание метаболических процессов. При остром охлаждении метаболические процессы направлены на увеличение возможности несократительного термогенеза, при этом коэффициент фосфорилирования усиливается, обеспечивая энергетические потребности компенсаторных синтезов [3, 7].

По существу, лишь реакции второго типа могут быть рассмотрены как результат нервного регулирования активности инкреторной функции пищеварительных желез. Сопоставление данных действия атропина и бензогексония выявило однонаправленные, но вместе с тем отчетливые различия в изменении уровня активности ЩФ.

Блокада м-холинорецепторов при обоих типах стресса сопровождалась более интенсивным снижением активности ЩФ при жесткой иммобилизации и надежнее предохраняла слизистую оболочку желудка от органических повреждений. Исключение н-холинорецепторов не оказывало статистически достоверного влияния на активность ЩФ при иммобилизации, однако снижало активность фермента при остром охлаждении и прочнее защищало слизистую от кровоизлияний. Полученные эффекты действия атропина и бензогексония при эмоциональных и других стрессорных повреждениях слизистой оболочки подтверждаются данными [1, 2, 11].

Из наших данных следует, что введение атропина и бензогексония при стрессе оказывает усиливающее действие на амилалитическую активность сыворотки крови. Следовательно, факторы, осуществляющие регуляцию ферментных активностей, значительно различаются. Причина этого различия определяется, по-видимому, важностью роли пре- и постганглионарных холинореактивных структур в механизме развития стресса и регуля-

ции синтеза и выделения ферментов. Блокада β -адренорецепторов оказывает дозозависимое, преимущественно тормозное влияние на активность исследуемых ферментов. Однако в рамках известных и особенно приведенных нами сведений вполне логично представить картину регуляции и через метаболические процессы, обеспечивающие энергетические потребности организма при стрессе.

Выводы

1. Стрессовые влияния на активность ЩФ и α -амилазы в сыворотке крови определяются их природой и физиологическим механизмом развития стресса. Иммобилизация вызывает увеличение активности α -амилазы и редукцию активности ЩФ в сыворотке крови и ее кишечного изофермента, локализованного на уровне щеточной каймы, рибосом и других субклеточных структур кишечника. При остром охлаждении происходит менее выраженное изменение активности фермента.

2. Блокада м- и н-холинорецепторных структур приводит к угнетению активности ЩФ, которая зависит от исходной активности фермента и характера стрессовой реакции. При низкой активности фермента в результате иммобилизации животных блокада холинореактивных структур сопровождается незначительным изменением активности фермента, в то же время активность α -амилазы увеличивается. В условиях острого охлаждения блокада холинорецепторов вызывает сильное подавление активности ЩФ.

3. Выключение активности β -адренорецепторов оказывает дозозависимое, преимущественно подавляющее влияние на активность ЩФ и α -амилазы в сыворотке крови в норме и при стрессе.

4. Изменения активности ЩФ и α -амилазы в сыворотке крови могут служить маркерами развития стресса. Однако при применении мер предотвращения развития его вредных последствий необходимо учитывать и состояние нервной системы, которая оказывает существенное влияние на активность ферментных систем.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аничков С. В., Заводская И. С. Фармакотерапия язвенной болезни. Л., 1965.
2. Гуска Н. И. // Тез. докл. III съезда физиологов Молдавской ССР. Кишинев, 1985. С. 39.
3. Исаакян Л. А. Метаболические структуры температурных адаптаций. Л., 1972.
4. Лешкевич Л. Г., Клатт Р. // Укр. биохим. журн. 1972. Т. 44. № 5. С. 524—530.
5. Лойда З., Госсрау Р., Шиблер Т. Гистохимия ферментов. М., 1982. С. 64—67.
6. Уголев А. М. Энтеринная (кишечная гормональная) система. Л., 1978.
7. Хаскин В. В. Энергетика тканевого дыхания и ее изменения при голодовой адаптации животных: Автореф. докт. дис. Л., 1972.
8. Чаговец Н. Р. Биохимический анализ компенсаторных процессов в скелетных мышцах после функциональной активности: Автореф. докт. дис. Л., 1974.
9. Шлыгин Г. К. Ферменты кишечника в норме и патологии. Л., 1967.
10. Яковлев Н. Н., Яковлева Е. С. // Успехи совр. биологии. 1953. Т. 35. № 1. С. 134—151.
11. Takagi K., Okabe S. // J. Pharmacol. 1978. V. 10. N 3. P. 378—387.

Институт зоологии
и физиологии АН МССР

Поступила 17.03.88

ХИМИЯ

В. Я. ГАМУРАРЬ, Б. С. ЦУКЕРБЛАТ,
Р. К. КАЛИСТРУ

СТРУКТУРНЫЕ ЯН-ТЕЛЛЕРОВСКИЕ ИСКАЖЕНИЯ
БИОКТАЭДРИЧЕСКОГО d^1-d^2 -КЛАСТЕРА
СМЕШАННОЙ ВАЛЕНТНОСТИ В КРИСТАЛЛЕ

Рассмотрены структурные искажения биоктаэдрического кластера с общим атомом переходных металлов d^1-d^2 . Предполагается, что кластер составляет структурную единицу твердофазного координационного соединения, и его колебания обладают зоной дисперсии. Учтено корреляционное взаимодействие электронов незаполненных оболочек посредством колебательных мод. Вычисленные значения ян-теллеровских (ЯТ) энергий составляют $\sim 1200 \text{ см}^{-1}$. Оценка корреляционных членов дает величину $\sim 230 \text{ см}^{-1}$. Значения ЯТ энергий превышают типичные значения колебательных энергий, и найденные искаженные конфигурации могут оказаться достаточно стабильными.

Введение

Как известно [2], адиабатические потенциалы ЯТ систем обладают несколькими минимумами, отвечающими искаженным по сравнению с максимально симметричными конфигурациями многоатомной системы. Если соответствующие минимумы достаточно устойчивы, искаженные конфигурации могут непосредственно проявлять себя в спектроскопических эффектах. В настоящем сообщении решена задача ЯТ искажений биоктаэдрического кластера. Предполагается, что кластер образован двумя ионами переходного металла типа d^1 и d^2 (в дальнейшем — a и b), причем каждый ион октаэдрически координирован [1]. Такие кластеры относятся к системам смешанной валентности, так как «лишний» электрон может мигрировать между ионами металла. Поскольку миграция электрона сопро-

вождается новой самосогласованной конфигурацией атомного окружения, вычисление таких самосогласованных конфигураций необходимо для изучения динамики «лишнего» электрона. Предполагается, что ионы металла замещают диамагнитные атомы кристалла, так что электронные оболочки ионов взаимодействуют с непрерывным спектром кристаллических колебаний. Впервые молекулярная $T_2(d^1)-T_2(d^1)$ — задача решена в [4].

Модель электрон-фононного взаимодействия

Будем считать наиболее сильным взаимодействием d -электронов с окружающими диамагнитными лигандами. Оператор электронно-колебательного взаимодействия запишем в виде

$$H_{eL} = \sum_{\alpha i} \frac{\partial W(r, \dots, R)}{\partial R_{\alpha i}} \Big|_{R_{\alpha} = R_{\alpha}^0} \Delta R_{\alpha i}, \quad (1)$$

где $W(\dots)$ — потенциальная энергия взаимодействия электронов (r — совокупность координат) с ядрами (координаты R_{α}), $i = x, y, z$, R_{α}^0 — равновесные координаты α -го ядра в отсутствие электронов незаполненных оболочек с атомными остатками. В дальнейшем мы ограничимся суммированием по лигандам ближайшего окружения каждого парамагнитного центра. Смещения ΔR_{α} могут быть разложены в ряд по нормальным модам невозмущенного кристалла. В дебаевской модели получаем:

$$\Delta R_{\alpha} = \sum_{\nu} \left(\frac{\hbar}{M\omega_{\nu}} \right)^{1/2} e(x, \nu) \exp(-ixR_{\alpha}^0) q_{\nu}, \quad (2)$$

где q_{ν} — комплексная нормальная координата моды ν -й ветви с волновым

вектором x , M — масса кристалла, e — вектор поляризации.

Переходя от декартовых смещений ΔR_{α} к симметризованным смещениям $Q_{\Gamma\bar{\Gamma}}$ (Γ — неприводимое колебательное представление, $\bar{\Gamma}$ — его строка), получаем:

$$H_{eL} = \sum_{\nu} v_{\nu}(r) q_{\nu}, \quad (3)$$

$$v_{\nu}(r) = \left(\frac{\hbar}{M\omega_{\nu}} \right)^{1/2} \sum_{\Gamma\bar{\Gamma}} V_{\Gamma\bar{\Gamma}}^a(r) a_{\nu}^a(\Gamma\bar{\Gamma}) + V_{\Gamma\bar{\Gamma}}^b(r) a_{\nu}^b(\Gamma\bar{\Gamma}), \quad (4)$$

где $V_{\Gamma\bar{\Gamma}}^a(r) = \frac{\partial W(r, R)}{\partial Q_{\Gamma\bar{\Gamma}}} \Big|_{Q_{\Gamma\bar{\Gamma}} = 0}$, $a_{\nu}^{a(b)}$ — коэффициенты Ван Флека [6] (см. также [3]). Для орбитальных триплетов кубических групп активны полностью симметричные A_1 -моды, а также три ЯТ E - и T_2 -колебания. Взаимодействие с тригональными (T_2) модами обычно значительно слабее, чем с A_1 и E -колебаниями; поэтому в дальнейших расчетах оно будет опущено. В модели точечных ионов операторы $V_{A_1}(r)$ и $V_{E\Gamma}(r)$ ($\Gamma = u, v$, $u \sim 3z^2 - r^2$, $v \sim \sqrt{3} \times (x^2 - y^2)$) впервые вычислены Ван Флеком [6]. Выбирая стандартный [5] базис T_2 — представления $\xi \sim yz$, $\eta \sim xz$, $\zeta \sim xy$ для центра a и $T_1(\alpha, \beta, \gamma)$ для двухэлектронного центра b (основное состояние ${}^3T_1(t_2^2)$), можно получить матричное представление оператора H_{eL}

$$H_{eL} = \sum_{\nu} \left(\frac{\hbar}{M\omega_{\nu}} \right)^{1/2} \sum_{i=a,b} \{ V_{A_1}^i a_{\nu}^i(A_1) + V_{E\Gamma}^i [O_{E\alpha} a_{\nu}^i(Eu) + O_{E\nu} a_{\nu}^i(Ev)] \}, \quad (5)$$

где

$$V_{A_1}({}^2T_2) \equiv \frac{1}{\sqrt{3}} \langle t_2 \| V_{A_1} \| t_2 \rangle \equiv V_{A_1}^a,$$

$$V_E({}^2T_2) \equiv \frac{1}{\sqrt{3}} \langle t_2 \| V_E \| t_2 \rangle \equiv V_E^a, \quad (6)$$

$$V_{A_1}({}^3T_1) \equiv \frac{1}{\sqrt{3}} \langle {}^3T_1(t_2^2) \| V_{A_1} \| {}^3T_1(t_2^2) \rangle \equiv V_{A_1}^b,$$

$$V_E({}^3T_1) \equiv \frac{1}{\sqrt{3}} \langle {}^3T_1(t_2^2) \| V_E \| {}^3T_1(t_2^2) \rangle \equiv V_E^b,$$

параметры взаимодействия с A_1 - и E -модами соответственно (редуцированные матричные элементы). Коэффициенты Ван Флека $a_{\nu}^{a(b)}$ ($\Gamma\bar{\Gamma}$) для октаэдрически координированного иона и матрицы $O_{\Gamma\bar{\Gamma}}({}^2T_2) = O_{\Gamma\bar{\Gamma}}({}^3T_1) = O_{\Gamma\bar{\Gamma}}$ приведены в [3].

Электронно-колебательные состояния

В адиабатическом приближении следует найти собственные функции электронного гамильтониана и составить матрицу адиабатического потенциала. Взаимодействием между центрами, приводящим к обменному расщеплению уровня и туннелированию «лишнего» электрона, будем пренебрегать. Предполагая спин-орбитальное взаимодействие малым и учитывая диагональность матриц $Q_{\Gamma\bar{\Gamma}}$ в выбранном базисе, запишем поправки к энергии в виде

$$e({}^2T_2\gamma_a; {}^3T_1\gamma_b) \equiv e(\gamma_a\gamma_b | \dots q_{\nu} \dots) = \langle {}^2T_2\gamma_a, {}^3T_1\gamma_b | H_{eL} | {}^2T_2\gamma_a, {}^3T_1\gamma_b \rangle. \quad (7)$$

Адиабатический потенциал системы $d_a^1({}^2T_2) - d_b^2({}^3T_1)$ имеет вид

$$U(\gamma_a\gamma_b | \dots q_{\nu} \dots) = \sum_{\nu} \frac{\hbar\omega_{\nu}}{2} q_{\nu}^2 + e(\gamma_a\gamma_b | \dots q_{\nu} \dots), \quad (8)$$

где ω_{ν} — колебательные частоты, q_{ν} — нормальные координаты. Их равновесные значения находятся из условия минимума адиабатического потенциала:

$$q_{\nu}(\gamma_a\gamma_b) = -(\hbar M\omega_{\nu}^3)^{-1/2} \sum_{i=a,b} \{ (V_{A_1}^i a_{\nu}^i(A_1) + V_E[(O_{E\alpha})_{\Gamma\bar{\Gamma}}] a_{\nu}^i(Eu) + (O_{E\nu})_{\Gamma\bar{\Gamma}}] a_{\nu}^i(Ev)) \}. \quad (9)$$

Адиабатический потенциал (8) принимает диагональную форму

$$U(\gamma_a\gamma_b | \dots q_{\nu} \dots) = \sum_{\nu} \left(\frac{\hbar\omega_{\nu}}{2} \right) |q_{\nu} - q_{\nu}(\gamma_a\gamma_b)|^2 - E_{J\Gamma}(\gamma_a\gamma_b), \quad (10)$$

где величина

$$E_{J\Gamma}(\gamma_a\gamma_b) = \sum_{\nu} \frac{\hbar\omega_{\nu}}{2} |q_{\nu}(\gamma_a\gamma_b)|^2 \quad (11)$$

играет роль полярионной энергии кристалла (включающей ЯТ компоненту) в электронном состоянии $|\gamma_a\gamma_b\rangle$. Девять величин (11) не являются независимыми. Для выяснения соотношений между ними суммирование по κ выполним в два этапа. Сначала проинтегрируем по направлениям вектора κ (предполагая частоты $\omega_{\kappa\nu}$ изотропными) и усредним по направлениям вектора поляризации ϵ [3] (полученные таким образом величины в дальнейшем обозначаются угловыми скобками $\langle \dots \rangle$). Величины типа $\langle a_x^2(\Gamma\bar{\gamma}) \rangle$, относящиеся к одному центру, не зависят от строчного индекса γ , поэтому в дальнейшем он будет опущен. Можно показать, что

$$\langle a_x(E\nu)a_x(A_1)\cos\kappa_z R_0 \rangle_\nu = \langle a_x(E\nu)a_x(Eu)\cos\kappa_z R_0 \rangle_\nu = 0.$$

Для остальных величин типа $\langle \dots \rangle$ удобно ввести обозначения

$$\begin{aligned} \langle a_x^2(\bar{\Gamma}) \rangle_\nu &= b_{\kappa\nu}(\bar{\Gamma}), \\ \langle a_x^2(A_1)\cos\kappa_z R_0 \rangle_\nu &= d_{\kappa\nu}(A)\bar{\Gamma}, \\ \langle a_x(A_1)a_x(Eu)\cos\kappa_z R_0 \rangle_\nu &= d_{\kappa\nu}(u), \\ \langle a_x^2(E\gamma)\cos\kappa_z R_0 \rangle_\nu &= d_{\kappa\nu}(E\gamma). \end{aligned} \quad (12)$$

Подставив (9) в (11), получаем следующие пять независимых значений для полярионной энергии

$$\begin{aligned} E_{JT}(\xi\alpha) &= E_{JT}(\eta\beta) = E_0 + E' + \\ &+ \frac{1}{2M} \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} \left[-V_A V_E d_{\kappa\nu}(u) - \right. \\ &\left. - \frac{1}{2} V_E^2 d_{\kappa\nu}(Eu) - \frac{3}{2} V_E^2 d_{\kappa\nu}(E\nu) \right], \\ E_{JT}(\xi\beta) &= E_{JT}(\eta\alpha) = E_0 + E' + \\ &+ \frac{1}{2M} \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} \left[-V_A V_E d_{\kappa\nu}(u) - \right. \\ &\left. - \frac{1}{2} V_E^2 d_{\kappa\nu}(Eu) + \frac{3}{2} V_E^2 d_{\kappa\nu}(E\nu) \right], \\ E_{JT}(\xi\gamma) &= F_{JT}(\eta\gamma) = E_0 + E' + \\ &+ \frac{1}{2M} \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} \left[-4V_A V_E d_{\kappa\nu}(u) + \right. \\ &\left. + V_E^2 d_{\kappa\nu}(Eu) \right], \\ E_{JT}(\xi\alpha) &= E_{JT}(\xi\beta) = E_0 + E' + \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} &+ \frac{1}{2M} \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} [5V_E V_A d_{\kappa\nu}(u) + \\ &+ V_E^2 d_{\kappa\nu}(Eu)], \end{aligned} \quad (13)$$

$$E_{JT}(\xi\gamma) = E_0 + E' +$$

$$+ \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} [-2V_A V_E d_{\kappa\nu}(u) + V_E^2 d_{\kappa\nu}(Eu)],$$

где через E_0 обозначена не зависящая от расстояния между центрами часть полярионной энергии

$$\begin{aligned} E_0 &= \frac{1}{2M} \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} [5V_A^2 b_{\kappa\nu}(A_1) + \\ &+ 2V_E^2 b_{\kappa\nu}(E)]. \end{aligned} \quad (14)$$

Величина E_0 представляет собой суммарную ЯТ энергию не взаимодействующих центров. В формулах (13), (14) величины b_x и d_x зависят от поляризации фонона ν ($\nu=l$ и $\nu=t$ — продольные и поперечные колебания соответственно). Наконец,

$$E' = \frac{2V_A^2}{M} \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} d_{\kappa\nu}(A). \quad (15)$$

При выводе формул (13) — (15) было использовано приближение сильного кристаллического поля, для которого нетрудно установить следующее соотношение между редуцированными матричными элементами $V_A^b = 2V_A^a \equiv \equiv 2V_A$, $V_E^b = -V_E^a \equiv -V_E$.

Величины b_x и d_x в силу их громоздкости не приводятся. Наличие пяти независимых величин $E_{JT}(\gamma_a\gamma_b)$ связано с симметрией распределения электронной плотности в биоктаэдрическом центре с электронной конфигурацией $d^1(2T_2) - d^2(3T_1)$. На рис. 2 в [1] изображено взаимное расположение трех T_2 -орбит ξ , η , ζ и трех T_1 -состояний α , β , γ , которым сопоставлены три P -функции типа x , y , z .

Равновесные конфигурации решетки

Равновесные значения нормальных координат $q_{\kappa\nu}(\gamma_a\gamma_b)$ в формуле (9) соответствуют некоторым смещениям атомов кристалла. Чтобы найти смещения ближайших к иону металла одиннадцати атомов биоктаэдра, подставим выражение (9) в разложение (2). Так как в операторе элект-

рон-фононного взаимодействия учтено взаимодействие ионов металла только с полносимметричными и тетрагональными колебаниями октаэдров, электронная оболочка каждого иона деформирует свое локальное окружение по полносимметричной координате Q_A , и вдоль одной из трех осей C_4 [2]. Поэтому в дальнейшем мы будем вычислять изменение длин диагоналей октаэдров ΔX^a , ΔY^a , ΔX^b , ΔY^b , ΔZ^a , ΔZ^b . Смещения каждого из атомов аддитивны как по отношению к вкладам кристаллических колебаний с различными волновыми векторами, так и по отношению к вкладам мод различной симметрии. Поэтому во всех девяти электронных состояниях смещения атомов по полносимметричной (A_1) координате принимают одинаковые значения. Из формул (2) находим

$$\begin{aligned} \Delta X_{\gamma_a\gamma_b}^a &= \frac{1}{\sqrt{3}} \sum_{\kappa\nu} \left(\frac{\hbar}{M\omega_{\kappa\nu}} \right)^{1/2} [\sqrt{2} a_{\kappa\nu}^a(A_1) - \\ &- a_{\kappa\nu}^a(u) + \sqrt{3} a_{\kappa\nu}^a(E\nu)] q_{\kappa\nu}(\gamma_a\gamma_b), \\ \Delta Y_{\gamma_a\gamma_b}^a &= \frac{1}{\sqrt{3}} \sum_{\kappa\nu} \left(\frac{\hbar}{M\omega_{\kappa\nu}} \right)^{1/2} [\sqrt{2} a_{\kappa\nu}^a(A_1) - \\ &- a_{\kappa\nu}^a(u) - \sqrt{3} a_{\kappa\nu}^a(E\nu)] q_{\kappa\nu}(\gamma_a\gamma_b), \quad (16) \\ \Delta Z_{\gamma_a\gamma_b}^a &= \frac{1}{\sqrt{3}} \sum_{\kappa\nu} \left(\frac{\hbar}{M\omega_{\kappa\nu}} \right)^{1/2} [\sqrt{2} a_{\kappa\nu}^a(A_1) + \\ &+ 2a_{\kappa\nu}^a(Eu)] q_{\kappa\nu}(\gamma_a\gamma_b), \end{aligned}$$

где $j=a, b$.

Подставляя в формулы (16) значения $q_{\kappa\nu}(\gamma_a\gamma_b)$ из формул (9) и выполняя суммирование по направлению векторов κ , получаем смещения атомов, отвечающие минимумам адиабатического потенциала ($\gamma_a\gamma_b$). Для полносимметричных локальных смещений окружения ионов a и b получаем:

$$\begin{aligned} \Delta R^a &= \frac{\sqrt{6}}{3M} V_A \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} [b_{\kappa\nu}(A_1) + 2d_{\kappa\nu}(A)], \\ \Delta R^b &= \frac{\sqrt{6}}{3M} V_A \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} [2b_{\kappa\nu}(A_1) + \\ &+ d_{\kappa\nu}(A)]. \end{aligned} \quad (17)$$

Величины $2\Delta R^a$ и $2\Delta R^b$ равны соответственно изменениям длин диагоналей ΔX^a , ΔY^a и ΔX^b , ΔY^b ; общий атом биоктаэдра смещается на величину

$\Delta R^a - \Delta R^b$. Направление смещений атомов определяется знаком редуцированного матричного элемента V_A . В дальнейшем для численных оценок будет использовано его выражение в точечной ионной модели кристаллического поля, когда V_A положителен. При этом ΔR^a и $\Delta R^b > 0$ (октаэдры увеличиваются). В пренебрежении корреляционным взаимодействием $d_{\kappa\nu}$ растяжение октаэдра b вдвое превышает таковое для a .

Рассмотрим теперь также вклад деформации ЯТ типа. Для нижайшего по энергии минимума ($\xi\alpha$) получаем:

$$\begin{aligned} \Delta X_{\xi\alpha}^a &= \Delta R^a + \frac{\sqrt{3}}{6M} V_E \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} \left[\left(\sqrt{2} - \right. \right. \\ &\left. \left. - 4 \frac{V_A}{V_E} \right) d_{\kappa\nu}(u) + 4b_{\kappa\nu}(E) - \right. \\ &\left. - d_{\kappa\nu}(Eu) - 3d_{\kappa\nu}(E\nu) \right], \\ \Delta Y_{\xi\alpha}^a &= \Delta R^a + \frac{\sqrt{3}}{6M} V_E \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} \left[\left(\sqrt{2} - \right. \right. \\ &\left. \left. - 4 \frac{V_A}{V_E} \right) d_{\kappa\nu}(u) - 2b_{\kappa\nu}(E) - \right. \\ &\left. - d_{\kappa\nu}(Eu) + 3d_{\kappa\nu}(E\nu) \right], \\ \Delta Z_{\xi\alpha}^a &= \Delta R^a + \frac{\sqrt{3}}{6M} V_E \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} \left[\left(\sqrt{2} + \right. \right. \\ &\left. \left. + 8 \frac{V_A}{V_E} \right) d_{\kappa\nu}(u) - 2b_{\kappa\nu}(E) + 2d_{\kappa\nu}(Eu) \right], \\ \Delta X_{\xi\alpha}^b &= \Delta R^b - \frac{\sqrt{3}}{6M} V_E \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} \left[\left(\frac{2}{\sqrt{2}} + \right. \right. \\ &\left. \left. + 2 \frac{V_A}{V_E} \right) d_{\kappa\nu}(u) - d_{\kappa\nu}(Eu) + \right. \\ &\left. + 4b_{\kappa\nu}(E) - 3d_{\kappa\nu}(E\nu) \right], \quad (18) \\ \Delta Y_{\xi\alpha}^b &= \Delta R^b - \frac{\sqrt{3}}{6M} V_E \sum_{\kappa\nu} \omega_{\kappa\nu}^{-2} \left[2 \left(\frac{1}{\sqrt{2}} + \right. \right. \\ &\left. \left. + \frac{V_A}{V_E} \right) d_{\kappa\nu}(u) - d_{\kappa\nu}(Eu) - 2b_{\kappa\nu}(E) + \right. \\ &\left. + 3d_{\kappa\nu}(E\nu) \right], \end{aligned}$$

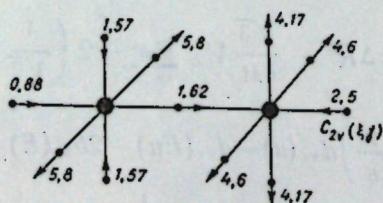
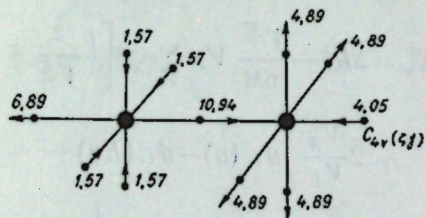
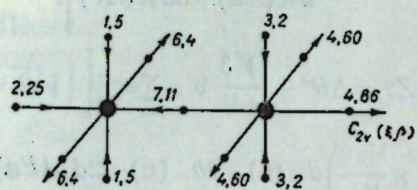
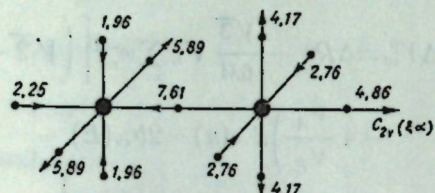
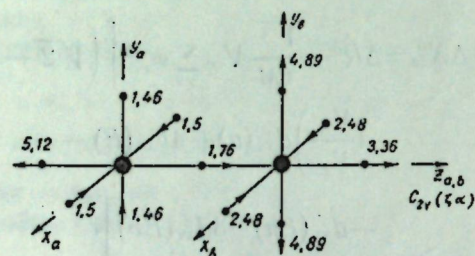
$$\Delta Z_{\xi\alpha}^b = \Delta R^b - \frac{V\sqrt{3}}{6M} V_E \sum_{xy} \omega_{xy}^{-2} \left[\left(\sqrt{2} - 4 \frac{V_A}{V_E} \right) d_{xy}(u) + 2d_{xy}(Eu) - 2b_{xy}(E) \right] = \frac{2V\sqrt{3}}{3M} V_E \sum_{xy} \omega_{xy}^{-2} b_{xy}(E), \quad (19)$$

$$\Delta X_{\xi\alpha}^b = -2\Delta Y_{\xi\alpha}^b = -2\Delta Z_{\xi\alpha}^b = -\frac{2V\sqrt{3}}{3M} V_E \sum_{xy} \omega_{xy}^{-2} b_{xy}(E). \quad (20)$$

Для четырех других минимумов получаем аналогичные выражения, которые здесь не приводятся.

Результаты становятся наглядными в пренебрежении корреляционными взаимодействиями. При этом для ЯТ вкладов в искажения диагоналей получаем

$$\Delta X_{\xi\alpha}^a = -2\Delta Y_{\xi\alpha}^a = -2\Delta Z_{\xi\alpha}^a =$$



Смещение атомов биктаэдра из полносимметричных конфигураций D_{4h}

При $V_E > 0$ октаэдр a (одноэлектронный центр) растягивается вдоль оси x на величину (19) и сжимается вдоль диагоналей y и z на величину вдвое меньшую. Искажения октаэдра b (двуэлектронный центр) имеют ту же абсолютную величину и противоположный знак.

Суммирование по фононному спектру в формулах (18) можно выполнить в конечном виде, задавшись конкретным законом дисперсии акустических колебаний кристалла $\omega_{xy} = V_v \cdot k$. Результаты представляются в виде громоздких выражений, поэтому приведем только численные оценки. Результаты интегрирования в k -пространстве выражаются через параметры $\lambda_D = \kappa_D R$, κ_D -дебаевское значение волнового вектора. Для численных оценок примем значения параметров иона Cr^{3+} в рубине [3]:

$$\lambda_D = 3.5; V_l = 1.2 \cdot 10^6 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1};$$

$$V_t = 6.70 \cdot 10^5 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1};$$

$$\rho = 4 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}; R = 2 \text{ \AA}; Dq = 1800 \text{ см}^{-2};$$

$$R^2 \langle r^2 \rangle / \langle r^4 \rangle = 2.35.$$

Для поляронных энергий получаем:

$$E_{JT}(\xi\alpha) = E_{JT}(\eta\beta) = 1160 \text{ см}^{-1};$$

$$E_{JT}(\xi\beta) = E_{JT}(\eta\alpha) = 1082 \text{ см}^{-1};$$

$$E_{JT}(\xi\gamma) = E_{JT}(\eta\gamma) = 1006 \text{ см}^{-1};$$

$$E_{JT}(\zeta\alpha) = E_{JT}(\zeta\beta) = 1234 \text{ см}^{-1};$$

$$E_{JT}(\zeta\gamma) = 1023 \text{ см}^{-1}.$$

Таким образом, ЯТ энергия составляет величину $\sim 1200 \text{ см}^{-1}$, что на порядок превышает значение обменных параметров для ионов переходных металлов. Оценка корреляционных расщеплений дает величину $\sim 230 \text{ см}^{-1}$. Учет корреляционных энергий, связанных с дисперсией колебаний, оказывается существенным при описании спектра ЯТ пары.

На рис. показаны смещения атомов биктаэдра из полносимметрич-

ЛИТЕРАТУРА

ных конфигураций D_{4h} (величины смещений указаны в единицах 10^{-2} \AA). Всем двукратно вырожденным ЯТ минимумам соответствует, как это видно из рисунка, равновесная конфигурация симметрии C_{2v} . Конфигурация, соответствующая эквивалентному по энергии минимуму, получается поворотом на $\pi/2$ вокруг оси z . Единственному невырожденному ЯТ состоянию типа $\xi\gamma$ соответствует ядерная конфигурация C_{4v} .

Значения ЯТ энергий превышают типичные значения колебательных энергий и, следовательно, найденные искажения конфигурации могут оказаться достаточно стабильными.

1. Белинский М. И., Гамурарь В. Я., Цукерблат Б. С. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1986. № 1. С. 55—59.
2. Берсукер И. Б., Полингер В. З. Вибронные взаимодействия в молекулах и кристаллах. М., 1982.
3. Перлин Ю. Е., Цукерблат Б. С. Эффекты электронно-колебательного взаимодействия в оптических спектрах примесных парамагнитных ионов. Кишинев, 1974.
4. Bersuker I. B., Vekhter V. G., Rafalovich M. L. // Crys. Lat. Def. 1975. V. 6. P. 1—6.
5. Sugana S., Tanabe Y., Kamimura H. Multiplets of transitions metal ions in cristall. Acad. Press. NY—London, 1970.
6. J. H. Van Vleck // Phys. Rev. 1940. T. 57. P. 426.

Кишиневский государственный университет им. В. И. Ленина, Институт химии АН МССР

Поступила 20.07.88

РЕФЕРАТ ДЕПОНИРОВАННОЙ СТАТЬИ

УДК 546.733:541.49

Изучение термической устойчивости и особенности поведения полибромидов и полииодидов аммиачных координационных соединений кобальта(III). Коноваленко О. С., Димогло А. С. 8 с., 1 л. ил., 1 табл., библиогр. 4. — Рукопись депонирована в ВИНТИ 1 декабря 1988 г., № 8525 В—88.

Дериватографическим, химическим и рентгенофазовым методами проведено систематическое изучение термической деструкции комплексных полигалонидов состава: $1,6\text{-[Co(NH}_3)_4\text{X}_2]\Gamma \cdot \Gamma_2$ (1) ($\text{X} = \text{Cl, Br, I, NO}_2$, $1/2 \text{ NO}_2\text{Cl, } 1/2 \text{ NO}_2\text{Br, } 1/2 \text{ NO}_2\text{I; } \Gamma = \text{Br, I}$), $[\text{Co(NH}_3)_5\text{I}] \cdot 1/2 \text{ I}_2$, $[\text{Co(NH}_3)_6]\text{I}_3 \cdot 3\text{I}_2$. Расшифрованы энергетические процессы и определен механизм разложения комплексов. Отмечен своеобразный характер разложения полигалонидов, оценено влияние внутри- и внешнесферного положения полигалонидов, оценено влияние внутри- и внешнесферного положения полигалонидов на устойчивость полианиона. Установлен закономерный ряд повышения стабильности полианиона при переходе от гекса- и тетра-полигалонидов к полибромиду и полииодиду тетра-соединений, содержащих нитрогруппу. В случае (1) ($\text{X} = \text{Cl, Br, I}$) наблюдается обращенный ряд прочности I_3^- иона при сравнении с аналогичными соединениями, содержащими бидентатный лигандэтилендиамин. Термическая устойчивость Br_3^- , I_3^- ионов уменьшается по ряду аксиальных лигандов $\text{Cl} > \text{Br} > \text{I}$ и $\text{Br}_3^- > \text{I}_3^-$. Проведено квантовохимическое изучение стабильности внешнесферных полиионов. Анализ природы химической связи в системах и зарядов на связях и атомах позволил объяснить обращение ряда термической устойчивости тригалонид-иона.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

И. С. ПОПУШОН, Л. А. МАРЖИНА,
Э. Д. КОГАН, Э. Ф. ХРИПУНОВА

ТУБЕРКУЛЯРИЕВЫЕ ГРИБЫ НА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЯХ МОЛДАВИИ

В результате многолетних исследований микофлоры культурных растений Молдавии зарегистрировано 47 видов из семейства Tuberculariaceae (табл.), в том числе: на плодовых культурах — 20, на виноградной лозе — 27, на овощных — 23, на эфирномасличных — 14, на озимой пшенице — 20. Установлены сезонность их появления, динамика развития, частота встречаемости.

Доминирующее положение среди выявленных видов занимают представители рода *Fusarium* — 27 видов и форм, из них на плодовых — 12 видов, на винограде — 14, на озимой пшенице — 19, на эфирномасличных — 7, на овощных — 13.

Виды *F. oxysporum*, *F. oxysporum* var. *orthoceras*, *F. lateritium*, *F. gibbosum*, *F. gibbosum* var. *acuminatum*, *F. gibbosum* var. *bullatum*, *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. moniliforme*, *F. moniliforme* var. *lactis*, *F. sambucinum* — возбудители заболеваний растений, вызывают гнили плодов, увядание, корневые гнили и поражение колоса озимой пшеницы. К наиболее широко распространенным и часто встречающимся видам относятся *F. avenaceum* var. *herbarum*, *F. oxysporum* var. *orthoceras*, *F. gibbosum*. Редко встречались *F. heterosporum* Nees, *F. javanicum*, *F. microcera* var. *orthoconium* и *F. mycophilum*. Строгой специализации видов рода нами не отмечено, хотя *F. culmorum* и *F. graminearum* выявлены только на озимой пшенице. Не наблюдалась также приуроченность к отдельным органам растений.

К числу обычных относятся грибы *Tubercularia vulgaris*, развивающийся на всех дре-

весных и кустарниковых породах, и *Episocium purpurascens*, зарегистрированный на всех культурах. Как известно, первый из них обладает слабыми вирулентными свойствами и может поселяться только на усохших или ослабленных органах. Но в условиях Молдавии мы неоднократно наблюдали развитие его несовершенной стадии, а также сумчатой — *Nectria cinnabarina* на живых побегах виноградной лозы. Проявил явно паразитические свойства и *E. purpurascens*, который, в 1987 г. был выделен из естественно пораженных плодов яблони, выращенных в условиях Центральной и Южной зон Молдавии. О патогенной способности этого гриба имеются сведения и в литературе. Он отмечен как возбудитель пятнистости и некроза коры виноградной лозы [1], пятнистости листьев цитрусовых [2], ожога колосковых чешуй пшеницы [6], поражения плодов яблони при хранении [5, 7].

Большинство видов семейства широко распространены по территории республики и встречаются довольно часто, но имеются виды редкие, ранее не отмеченные в Молдавии, и новые для флоры СССР. Так, *Chaetospermum tubercularioides* и *Endoconidium ampelophilum* впервые выявлены в СССР на древесине винограда, *Litularia stigmatea* — на побегах винограда, розы [3, 4].

Установленный видовой состав туберкуляриевых грибов на территории МССР представляет не только теоретический, но и большой практический интерес ввиду наличия в этой группе значительного числа патогенных представителей.

Видовой состав семейства Tuberculariaceae

Грибы	Питающие растения	Субстрат
1	2	3
c <i>Chaetospermum tubercularioides</i> Sacc.	Виноград	Древесина, ветви
*** <i>Cryptocoryneum lignicola</i> Proslacova et Marzina	Яблоня, груша, абрикос, айва, алыча	Древесина, сухие ветви
*** <i>Cylindrocarpon didymum</i> (Hart.) Wollenw.	Виноград	Корни
* <i>C. radicola</i> Wr.	Яблоня, груша, черешня, вишня	Корневая гниль сеянцев, саженцев
c <i>Dendrodochium toxicum</i> Pidopl. et Bilai	Виноград	Корни
	Капуста, лук	На остатках

Продолжение табл.

1	2	3
c <i>Endoconidium ampelophilum</i> Fal.	Виноград	Ветви
*** <i>Episocium purpurascens</i> Ehrenb. ex Schlecht.	Яблоня, груша, айва, персик, вишня, томат, баклажан, перец, капуста, лук, роза, мята, шалфей, лаванда, виноград	Листья, ветви, плоды, ягоды, стебли
* <i>Fusarium avenaceum</i> (Fr.) Sacc.	Яблоня, абрикос, груша, айва, персик, черешня, слива	Зерно
** <i>F. avenaceum</i> (Fr.) Sacc. c var. <i>herbarum</i> (Corda) Sacc.	Пшеница Томат, баклажан, капуста	Цветочные почки, кора, ветви, плоды Корни, зерно На гниющих плодах, на отмерших стеблях
*** <i>Fusarium aquaeductuum</i> (Radlk. et Rabenh.) Lagh. var. <i>dimerum</i> Penz.	Виноград Роза, мята, шалфей, лаванда	Корни, ягоды Веточки, стебли, гниющие корни, корневища, Гниль корней, зерно
* <i>F. culmorum</i> (W. G. Sm.) Sacc.	Пшеница Виноград	Корни
* <i>F. gibbosum</i> App. et Wr. emend. Bilai	Яблоня, персик, вишня, виноград, томат, баклажан Мята, шалфей, роза	Корни, зерно Листья, ветви, ягоды, плоды На гниющих стеблях Гниющие корни, корневища, стебли Зерно Ветви, плоды
*** <i>F. gibbosum</i> App. et Wr. emend. Bilai var. <i>bullatum</i> (Scherb.) Bilai	Пшеница Яблоня, персик, вишня, черешня Томат, капуста, лук	Гниющие плоды, листья, луковицы, сухие стебли Корни, зерно Ветви, плоды, На гниющих листьях, луковицах
** <i>F. gibbosum</i> App. et Wr. c emend. Bilai var. <i>acuminatum</i> (Ell. et Ev.) Bilai	Пшеница Яблоня, персик	Корни Гниющие корни, зерно
* <i>F. graminearum</i> Schwabe	Пшеница Пшеница	Листья
*** <i>F. heterosporum</i> Nees	Виноград Баклажан Пшеница Виноград	На остатках Корни, зерно Древесина, корни
*** <i>F. javanicum</i> Koord. var. <i>radicola</i> Wr.	Яблоня, абрикос, груша, айва, персик, вишня, черешня, слива, роза, мята, шалфей, лаванда	Древесина, ветви, плоды, стебли, соцветия, гниющие корни, корневища
** <i>F. lateritium</i> Nees	Пшеница Пшеница	Зерно Зерно
** <i>F. lateritium</i> var. <i>stilboides</i> (Wr.) Bilai	Яблоня	Кора
*** <i>F. microcera</i> Bilai	Яблоня	Ветви
*** <i>Fusarium microcera</i> Bilai var. <i>cerasi</i> (Roll. et Ferry) Bilai	Пшеница	Зерно
*** <i>F. microcera</i> Bilai var. <i>orthoconium</i> (Wr.) Bilai	Яблоня, черешня, слива, персик, виноград, баклажан	Плоды, ягоды, в период созревания и хранения Гниющие плоды На гниющих луковицах
* <i>F. moniliforme</i> Sheld.	Яблоня, груша, айва	Гниющие корни
* <i>F. moniliforme</i> Sheld. var. <i>lactis</i> (Pir. et Rib.) Bilai	Лук	Пикниды <i>Diplodia</i> , <i>Sphaeropsis</i>
c <i>F. mycophilum</i> Sacc.	Виноград	Ветви, листья, увядающие стебли, плоды, ягоды, корни, корневища
* <i>F. oxysporum</i> (Schlecht.) Snyd. et Hansen.	Яблоня, груша, персик, виноград, роза, мята, шалфей, лаванда	Зерно Гниющие луковицы
* <i>F. oxysporum</i> (Schlecht.)	Пшеница Лук Яблоня, абрикос	Точечная болезнь корневой шейки, плоды

Продолжение табл.

1	2	3
c Shyd. et Hans. var. <i>orthoceras</i> (App. et Wr.) Bilai	Роза, шалфей, лаванда, мята	Увядающие стебли, корни, корневища
* <i>F. sambucinum</i> Fuck.	Томат, капуста Яблоня, виноград, роза, слива, персик Мята, шалфей, лаванда	Остатки Ветви, стебли, корни, корневища, плоды
* <i>F. sambucinum</i> Fuck. var. <i>minus</i> Wr.	Пшеница Яблоня, персик, вишня, черешня, баклажан	Зерно Ветви, плоды
** <i>F. sambucinum</i> Fuck. var. <i>sublunatum</i> (Rg.) Bilai	Пшеница	Корни, зерно Корни
c <i>F. semitectum</i> Berk. et Rav.	Виноград Капуста	Ветви, листья, ягоды Отмершие стебли
*** <i>F. solani</i> (Mart.) App. et Wr.	Виноград Томат, пшеница	Ягоды Гниющие плоды, корни
*** <i>F. solani</i> (Mart.) App. et Wr. var. <i>coeruleum</i> (Lib.) Bilai	Виноград Пшеница	Древесина Зерно
*** <i>F. sporotrichiella</i> Bilai	Виноград	Листья
** <i>F. sporotrichiella</i> Bilai var. <i>roae</i> (Peck.) Wr. emend. Bilai	Яблоня, персик Виноград	Плоды Ягоды, листья
*** <i>F. sporotrichiella</i> Bilai var. <i>tricinctum</i> (Corda) Bilai	Пшеница Капуста	Зерно Гниющие листья
c <i>Hymenula affinis</i> (Fautr. et Lamb.) Wr.	Роза, мята, шалфей, лаванда	Гниющие корни, корневища, стебли
c <i>H. brevicaulis</i> Moroczsk.	Капуста	Гниющие листья
c <i>H. rosea</i> Lamb.	Виноград Томат	Ветви Сухие стебли
c <i>H. vulgaris</i> Fr.	Роза, шалфей, лаванда Томат, баклажан, перец, капуста, лук	Засыхающие веточки, стебли Гниющие плоды
c <i>Lituria stigmataea</i> Riess	Роза, мята, шалфей, лаванда, томат, баклажан, виноград, капуста	Засохшие ветки, стебли
*** <i>Myrothecium roridum</i> Tode ex Fr.	Виноград, роза	Побеги, веточки, пикниды <i>Dendrophoma</i> , <i>Diplodia</i> , <i>Sphaeropsis</i>
c <i>M. parasilicium</i> Tropova et Zerova	Томат, баклажан, лук Виноград, мята, шалфей	Сухие остатки Древесина, увядающие стебли, корневища, из почвы
*** <i>Periola furfuracea</i> Fr. c <i>P. tomentosa</i> Fr.	Капуста	Сухие листья
** <i>Tubercularia vulgaris</i> Tode	Яблоня, груша Яблоня, персик, томат, капуста	Гниющие плоды Плоды, опавшие плоды, гниющие листья
c <i>Volutella ciliata</i> (Alb. et Schw.) Fr.	Яблоня, абрикос, груша, айва, персик, черешня, слива, алыча, виноград, роза	Ветви, штаб (редко), корни засохшие
c <i>V. gilva</i> (Pers.) Sacc.	Груша, виноград	Опавшие плоды, черешки листьев
c <i>V. lanuginosa</i> Pat.	Томат, капуста, виноград, мята шалфей Алыча	Ветви, гниющие стебли, листья корневища Ветви

Условные обозначения: виды грибов — * — патогенные; ** — со слабовыраженной патогенностью; *** — потенциально опасные; с — виды грибов сапротрофные.

ЛИТЕРАТУРА

1. Костюк П. Н. Вредная флора виноградной лозы в Украинской ССР. Одесса, 1949.
2. Таберидзе Н. Г. // Субтропические культуры. 1979. № 4. С. 101—104.
3. Простакова Ж. Г., Маржина Л. А., Хрипунова Э. Ф. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1974. № 5. С. 84—86.
4. Хрипунова Э. Ф. и др. // Новости систематики высших и низших растений. 1976. Киев, 1977. С. 213—215.
5. Combrink G. C., Kotze G. M., Wehner F. C., Grobbelaar C. // *Phytophylactica*. 1985. V. 17. N 7. P. 81—83.
6. Goel R. K., Gupta A. K. // *Plant Dis. Rept.* 1979. V. 63. N 7. P. 620.
7. Tandon R. N., Verma A. // *Curr. Sci.* 1964. V. 33. P. 625—627.

Институт физиологии
и биохимии растений АН МССР

Поступила 09.06.88

М. З. ВЛАДИМИРОВ, И. К. ТОДЕРАШ,
Ф. П. ЧОРИК

ВОСТОЧНАЯ РЕЧНАЯ КРЕВЕТКА
(*MACROBRACHIUM NIPPONENSE* DE HAAN) —
НОВЫЙ ЭЛЕМЕНТ ГИДРОФАУНЫ
КУЧУРГАНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Восточная речная креветка, случайно попавшая в водоем-охладитель ГРЭС Подмоскелья в 1960 г. [2], в последнее время привлекает внимание гидробиологов как новый перспективный объект тепловодной аквакультуры и акклиматизации в целях повышения биологической продуктивности водоемов-охладителей тепловых электростанций, в которых популяции местных видов высших и низших ракообразных под влиянием возросшей тепловой нагрузки находятся в угнетенном состоянии.

Впервые в СССР целенаправленные работы по акклиматизации тепловодной креветки с получением положительного эффекта были проведены в 1982 г. на водоеме-охладителе ТЭС Белорусского Полесья [1, 3]. В 1986 г. (25—26.04) совместными усилиями гидробиологов Института зоологии и физиологии АН МССР и Института зоологии АН БССР впервые для юго-западного региона СССР была осуществлена интродукция восточной речной креветки в Кучурганское водохранилище-охладитель Молдавской ГРЭС площадью 2730 га со средней глубиной 3 м. Следует отметить, что это первая попытка проведения подобных работ в водоеме, который интенсивно используется в интересах энергетики, для орошения сельскохозяйственных угодий и в рыбохозяйственных целях. Посадочный материал креветки с подобранной размерной, возрастной и половой структурой (2250 экз) был заготовлен в водоеме-охладителе Березовской ГРЭС (площадь 490 га) и доставлен в Молдавию самолетом из Бреста в Кишинев, а затем автомашиной в Днестровск.

* Авторы выражают благодарность д-ру биол. наук Н. Н. Хмелевой, канд. биол. наук А. В. Алехнович, Ю. Г. Гигиняк, В. Ф. Кулеш за методическую помощь и непосредственное участие в акклиматизационных работах.

Рачки в пути находились в полиэтиленовых пакетах (температура воды 17°C), длительность транспортировки — 14 ч. Вселенные креветки возрастом до полутора лет имели среднюю навеску 1,5 г. Выпуск креветок (2000 шт) осуществлен небольшими партиями в прибрежные зоны устьевых участков двух сбросных каналов ГРЭС с богатой водной растительностью. Часть маточного поголовья рачков (120 пар) содержали в экспериментальном капроновом делевом садке (площадью 12 м²), установленном на понтонной садовой линии по товарному выращиванию карпа, с целью осуществления контроля за ходом процесса их размножения.

Температурный и кислородный режимы, минерализация воды, обеспеченность пищей, наличие естественных убежищ и другие экологические факторы в Кучурганском водохранилище оказались благоприятными для обитания нового вселенца. Численность популяции нового вселенца. Молодь креветки стала постепенно расти. Молодь местной генерации двухмесячного возраста (длина рачков 2,5—3,5 см, масса 0,18—0,42 г) была выловлена уже осенью 1986 г., а к концу 1987 г. численность популяции достигла почти 600 тыс. особей.

Рачки локализируются в сбросных каналах ГРЭС на всем их протяжении (плотность 10—50 экз/м², иногда в отдельных местах — до 100 и более экз/м²), в устьевых участках каналов и на удалении 500—1500 м от них в самом водохранилище-охладителе среди подводной растительности (плотность 1—2 экз/м²), где они попадают в обычный мидный салазочный трал. За одно траление на площади 8 м² вылавливалось от 2 до 17 креветок. Наблюдения, проведенные за поповозрелыми креветками в контрольном экспериментальном садке, показали, что в период с мая по октябрь при среднесуточной температуре 20—28°C самки 8 раз дали потомство с интервалом между кладками яиц в 18—22 дня.

Теплолюбивая креветка как новый элемент гидрофауны Молдавии в условиях Кучурган-

Структура популяции восточной креветки Кучурганского водохранилища-охладителя
МГРЭС*

Сезон	Ювенильные			Впервые созревающие			Половозрелые повторно размножающиеся		
	длина, см	масса, г	% в популяции	длина, см	масса, г	% в популяции	длина, см	масса, г	% в популяции
Весна	2,80—	0,22—	6,00	3,10—	0,42—	46,00	4,40	1,10	48,00
	3,20 (3,00)	0,37 (0,32)		4,20 (3,85)	1,00 (0,62)		и более (6,22)	и более (2,94)	
Лето	1,00—	0,01—	43,33	3,40—	0,42—	34,44	4,30	1,01	22,23
	3,50 (2,63)	0,39 (0,23)		4,60 (3,78)	0,96 (0,62)		и более (6,21)	и более (3,18)	
Осень	2,20—	0,12—	35,79	3,30—	0,42—	45,26	4,50	1,04	18,95
	3,40 (2,98)	0,41 (0,29)		4,70 (3,85)	0,98 (0,62)		и более (5,36)	и более (1,75)	

* В скобках указаны средние величины.

ского водохранилища характеризуется интенсивным темпом роста: definitivoная масса самцов — 15 г (длина тела 10,5 см), самок — 8 г (длина тела 8,8 см). В частности, максимальная масса рачков выше, чем в материнских водоемах Юго-Восточной Азии и водоеме-охладителе ТЭС Белорусского Полесья. О благоприятном состоянии популяции акклиматизируемой восточной креветки в водохранилище свидетельствуют приведенные в табл. данные о ее размерно-весовом и возрастном составе по наблюдениям за май-ноябрь 1987 г. Как видно (табл.), половозрелая часть популяции креветки в водохранилище составляла примерно 94% весной, 57% — летом и 64% — осенью. Среди половозрелых повторно размножающихся креветок в популяции на долю самцов приходилось 57,4%, а самок — 42,6, из которых 34,5% составляли яйценосные плодовитостью от 1450 до 5630 яиц (в среднем 3406).

Таким образом, первые результаты работ по акклиматизации в Кучурганском водохранилище восточной речной креветки свидетельствуют об адаптации ее к новым условиям обитания и о том, что ощутимый эффект может быть получен в водохранилищах-охладителях ТЭС площадью 2—3 тыс. га уже спустя 1,5—2 года после интродукции при исходной разовой посадке всего лишь одной пары

половозрелых рачков на 1 га водной площади.

Акклиматизация в Кучурганском водохранилище субтропической теплолюбивой креветки позволит повысить биологическую продуктивность экосистемы за счет включения в биотический круговорот огромных запасов детрита, растительных и животных кормов, увеличить в конечном счете рыбопродуктивность в результате утилизации личиночных, ювенильных и взрослых форм рачка промыслово-ценными видами рыб.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алехнович А. В., Гигиняк Ю. Г., Кулеш В. Ф. // Биол. ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря. Материалы 22-й науч. конф. по изучению водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1987. С. 8—9.
2. Иванов Б. Г., Старобогатов Я. И. // Экология. 1974. № 6. С. 83—85.
3. Хмелева Н. Н., Гигиняк Ю. Г. // Тез. докл. Всесоюз. конф. «Создание естеств. кормовой базы для повышения продуктивности в рыбководстве». М., 1984. С. 112—113.

Институт зоологии
и физиологии АН МССР

Поступила 11.07.88

РЕФЕРАТЫ

УДК 612.014.32+613.863—06

Стресс и здоровье. Фурдуй Ф. И. // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 3—16.

Обсуждаются данные литературы о клинической картине и механизмах развития стресса. Обобщаются современные представления о роли стресса в сохранении и нарушении здоровья, пересматривается концепция Селье о стрессе и обосновывается новое представление о его развитии. Доказывается необходимость выделения в составе каждой нозологической единицы заболеваний отдельной стрессовой группы болезней, лечение которых должно вестись дифференцированно. Библиогр. 103.

УДК 561:551.782.13(478)

Раннесарматская флора Бурсука, степень ее изученности и характерные особенности (по результатам исследования отпечатков листьев). Штефурца А. Г. // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 17—19.

Обобщены результаты изучения 1380 отпечатков листьев из раннесарматской флоры Бурсука. Установлена систематическая принадлежность их к 60 видам. Рассматриваются характерные особенности флоры и указывается на связи ископаемых с современными видами. Библиогр. 13.

УДК 581.8

Анатомические особенности околоплодника некоторых местных сортов яблони. Ротару Г. И., Матиенко Б. Т., Турова А. В. // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 20—27.

Проведены анатомические исследования некоторых местных сортов яблони народной селекции. Выявлены сортовые структурные особенности и индикаторы, определяющие хозяйственно ценные качества плодов и их потенциальную лежкоспособность. Библиогр. 8. Ил. 10.

УДК 631.527:577.1:635:655

Содержание ингибиторов трипсина в семенах сои. Телеуца А. С., Корсаков Н. И., Гаврилюк Н. П., Зайцева Л. Н. // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 28—32.

В результате изучения 369 образцов сои *Glycine max* (L.) Merrill, выращенных в условиях Молдавии, установлено, что содержание ингибиторов трипсина сильно варьирует — от 5,6 до 9,9%. Выявлена связь между содержанием ингибиторов трипсина и устойчивостью растений сои к бактериальным и вирусным болезням. Полученные результаты свидетельствуют о перспективности внутрисортного отбора сои на пониженное содержание ингибиторов трипсина в семенах. Выделены 16 сортообразцов сои, накапливающих в условиях Молдавии на 12—34% меньше ингибиторов трипсина по сравнению со стандартом. Установлено, что селекция на улучшение питательной ценности белка семян сои возможна путем отбора сортов и линий сои с усиленным синтезом глицинина (11 S белок) и пониженным накоплением ингибиторов трипсина с одновременным учетом содержания наиболее ценных аминокислот (для выявления их оптимального в питательном отношении уровня накопления в белке) и устойчивости выделенных форм к распространенным болезням в условиях данной зоны. Табл. 5. Библиогр. 14.

УДК 581.19:577.15:634.11

Влияние обработок хлористым кальцием, гидрелом и дилудином на электрофоретический спектр белков паренхимы плодов яблони. Балмуш И. Л., Салькова Е. Г. // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 32—34.

Показано, что электрофоретический спектр растворимых белков хранящихся плодов яблони сорта Антоновка при послеуборочной обработке урожаем хлористым кальцием, гидрелом и дилудином изменяется по-разному. Воздействуя на мембраны, хлористый кальций стабилизирует метаболизм белков. Применение гидрела повышает концентрацию компонента, соответствующего НАДФ-малик-ферменту. Библиогр. 8. Ил. 2.

УДК 634.11.631.8

Регулирование качества плодов яблони опылением и прорезиванием цветков кальцинированной содой. Мантоптин А. И., Куренной Н. М. // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 34—38.

Приводятся четырехлетние данные о доминирующей роли медоносных пчел в опылении цветков яблони в интенсивных садах, приви-

тых на М9. Показана лётно-опылительная деятельность пчел в различные дни фенотипа цветения. Описывается новый для садоводства агроприем, позволяющий с небольшими затратами труда и средств оптимизировать нагрузку деревьев плодами и семенами и на этой основе значительно повысить качество продукции в урожайные годы. Выход первого сорта плодов повышается с 46% в контроле до 60—94% после прорезывания цветков кальцинированной содой. Табл. 4. Библиогр. 6.

УДК 575.116.12:222.78

Взаимосвязь гетерозиса и частоты кроссинговера у томата. *Жученко А. А. (мл.), Ущановский И. В.* // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 39—42.

Изучалось влияние внешней среды (два срока высадки рассады в открытый грунт) на связь между истинным гетерозисом (ИГ) — по раннему урожаю и частотой кроссинговера (Г) в двух зонах *ful-e* и *hl-a* (4-й и 11-й хромосомы соответственно) у одиннадцати гибридов F_1 томата. Установлено изменение вектора корреляционной связи между Г и ИГ в зависимости от условий среды, а также генотипическая и сегментоспецифичность данного явления. Результаты эксперимента рассматриваются с точки зрения использования гетерозиса в качестве критерия отбора комбинаций скрещивания на этапе F_1 для увеличения спектра генотипической изменчивости в последующих поколениях. Табл. 3. Библиогр. 5.

УДК 638.19

Экологические особенности пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) — опылителей плодовых и условия их существования в антропогенном ландшафте. *Андреев А. В., Стратан В. С.* // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 43—47.

Наиболее важная причина невысокой численности диких пчелиных в садах — пространственно-временная прерывистость кормовых ресурсов. Отмечены различия видового состава пчел на разных плодовых. Пчелиные проникают в глубь сада с прилегающих участков на 150—190 м, но в основном — на расстоянии около 100 м. Табл. 1. Библиогр. 4. Ил. 1.

УДК 595.768.23

Фауна дендрофильных долгоносиков (Coleoptera: Aitelabidae, Apionidae, Curculionidae) Молдавии. *Пойрас А. А.* // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 47—53.

В результате проведенных исследований и на основании данных литературы охарактеризована дендрофильная фауна долгоносиков Молдавии. На современном этапе изучения она представлена 148 видами из 44 родов. 29 видов приводятся впервые для этого региона, 2 — впервые для фауны СССР. Выделены широко распространенные поли- и олигофаги, а также вредные виды дендрофильных долгоносиков. Табл. 1. Библиогр. 20.

УДК 576.895.121

Обзор зоологической системы ленточных гельминтов. *Спасский А. А.* // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 54—62.

Дается обзор печатных работ по систематике ленточных гельминтов и оценка степени пригодности и таксономического ранга ныне известных наиболее крупных таксономических единиц и их иерархии. Особое внимание уделено новейшим схемам классификации, изложенным в работах *Wardle et al.*, 1974; *Uebelaker*, 1983, и *Brooks et al.*, 1985, *Schmidt*, 1986. В итоге проведенного анализа почти все новые крупные таксоны этих авторов попадают в списки младших синонимов ранее известных классов и отрядов. Библиогр. 17.

УДК 612.8.015.3.591.132

Изменение активности щелочной фосфатазы и α -амилазы в сыворотке крови при модуляции состояния нервной системы в условиях стресса. *Гуска И. И.* // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 63—67.

Исследовалось влияние модуляции состояния нервной системы на активность щелочной фосфатазы (ЩФ) и α -амилазы в сыворотке крови у крыс при стрессе. Установлена зависимость изменения активности пищеварительных ферментов (ЩФ и α -амилазы) в сыворотке крови от природы стрессора и механизма развития стресса. Имобилизация вызывает достоверное снижение активности ЩФ, положительно коррелирующей с изменением кишечного изофермента, локализованного на уровне щеточной каймы и других субклеточных структур 12-перстного, тощего и подвздошного отделов кишечника. Активность α -амилазы при 12-часовой имобилизации возрастает. Острое охлаждение животных до появления значительной дрожи и принятия позы, приближающей форму тела к шару, сопровождалось лишь незначительной редукцией активности ЩФ. Введение атропина (0,2 мг/кг) и бензогексония (10 мг/кг), используемых как блокаторы пре- и постганглионарных холинореактивных систем, приводит к достоверному подавлению активности ферментов в сыворотке крови только в контрольных опытах и при стрессе, вызванном острым охлаждением, т. е. в опытах с относительно высокой исходной активностью ЩФ. Действие препаратов на фоне имобилизации менее значительно. Блокада β -адренорецепторов введением пропранолола (1,0—1,5 мг/кг) оказывает дозозависимое подавляющее влияние на активность ЩФ и α -амилазы в сыворотке крови. При имобилизации действие пропранолола в дозе 1 мг/кг сопровождается повышением активности амилазы. ЩФ и α -амилаза могут служить маркерами развития стресса. При этом важное значение имеет установленный нами неодинаковый характер нервных влияний на ферментные активности и его зависимость от природы стрессора и механизма развития стрессовой реакции. Библиогр. 11. Ил. 2.

УДК 535.343.2.535.37:548.736

Структурные *яп-теллеровские* искажения биоктаэдрического d^1-d^2 -кластера смешанной валентности в кристалле. *Гамурарь В. Я., Цукерблат Б. С., Калистру Р. К.* // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 68—73.

Рассмотрены структурные искажения биоктаэдрического кластера с общим атомом переходных металлов d^1-d^2 . Предполагается, что кластер составляет структурную единицу твердофазного координационного соединения и его колебания обладают зоной дисперсии. Учтено корреляционное взаимодействие электронов незаполненных оболочек посредством колебательных мод. Вычисленные значения *яп-теллеровских* (ЯТ) энергий составляют $\sim 1200 \text{ см}^{-1}$. Оценка корреляционных членов дает величину $\sim 230 \text{ см}^{-1}$. Значения ЯТ энергий превышают типичные значения колебательных энергий и найденные искаженные конфигурации могут оказаться достаточно стабильными. Библиогр. 5. Ил. 1.

УДК 632.4:634.11

Туберкулярные грибы на культурных растениях Молдавии. *Попушой И. С., Маржина Л. А., Коган Э. Д., Хрипунова Э. Ф.* // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 74—77.

Приведены обобщенные сведения о выявленных в МССР на ряде культурных растений грибов семейства Tuberculariaceae. Дается анализ их распространности, частоты встречаемости. Среди найденных грибов имеются редкие виды для микрофлоры МССР и СССР. Отмечены виды грибов, вызывающие заболевания. Библиогр. 7.

УДК 595.3:591.121

Восточная речная креветка (*Macrobrachium nipponense* de Naan) — новый элемент гидрофауны Кучурганского водохранилища. *Владимиров М. З., Тодераш И. К., Чорик Ф. П.* // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук. 1989. № 1. С. 77—88.

Анализируются данные по интродукции восточной креветки в Кучурганское водохранилище-охладитель Молдавской ГРЭС. Первые результаты акклиматизации свидетельствуют об успешной адаптации теплолюбивой креветки к новым условиям обитания. Показано, что ошутимый эффект в водоемах-охладителях ТЭС может быть получен уже на втором году после интродукции при исходной разовой посадке всего лишь одной пары половозрелых рачков на 1 га водной площади. Табл. 1. Библиогр. 3.

РЕФЕРАТ ДЕПОНИРОВАННОЙ СТАТЬИ

УДК 546.733:541.49

Твердофазное термическое превращение и электронное строение стереоизомерных диоксиминов кобальта(III). *Проскина И. И., Димоголо А. С.* 8 с., 2 ил., 2 табл., библиогр. 5. — Рукопись депонирована в ВИНТИ 1 декабря 1988 г., № 8524—В—88

Соединения состава $\text{транс-[Co(DH)}_2\text{X}_2\text{]NO}_3 \cdot n\text{H}_2\text{O}$, где X — тиокарбамид или селенокарбамид получены в виде двух кристаллографических стереоизомеров, которым, согласно рентгеноструктурным данным, соответствует симметричное и асимметричное расположение лигандов. Методом термического анализа показана различная термическая устойчивость в зависимости от структурных и электронных факторов. Для комплексов, содержащих тиокарбамид, термически устойчивой является модификация в виде призм (температура разложения комплексного катиона в призмах на 15°C выше, чем у пластинок). Для соединений, содержащих селенокарбамид, более стабильна пластинчатая модификация (температура разложения комплексного катиона пластинок — 175°C , призм — 160°C). С целью изучения природы наблюдаемого эффекта методом МО ЛКАО ССП в форме МВГ был проведен расчет электронного строения исследуемых комплексов с различным расположением лигандов X. Диоксимины кобальта(III) при нагревании в твердом состоянии вступают в реакцию с гидроксиметилсульфинатом натрия с образованием $[\text{Co(DH)}_2\text{X(SO}_3\text{CH}_2\text{OH)}]$.

КИШИНЕВ «ШТИИЦА» 1989

Редактор *Л. Д. Танасевская*
Обложка художника *Н. А. Абрамова*
Художественный редактор *Э. Б. Мухина*
Технический редактор *В. В. Марин*
Корректоры *А. Ф. Оларь, М. М. Рабинович*

Сдано в набор 28.11.88. Подписано к печати 24.02.89. АБ03318. Формат 70×108^{1/16}.
Бумага типогр. № 1. Литературная гарнитура. Печать высокая. Усл. печ. л. 7,0.
Усл. кр.-отт. 7,7. Уч.-изд. л. 7,73. Тираж 727. Заказ 1403. Цена 95 коп.

Издательство «Штиинца». 277028, Кишинев, ул. Академика Я. С. Гросула, 3

Адрес редколлегии: 277028, Кишинев, ул. Академика Я. С. Гросула, 1, тел. 21-77-66.

Типография издательства «Штиинца», 277004. Кишинев, ул. Берзарина, 8.