

11-158
1987
5

БУЛЕТИНУЛ

АКАДЕМИЕЙ ДЕ ШТИИНЦЕ А РСС МОЛДОВЕНЕШТЬ

ИЗВЕСТИЯ

АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

5 1987

ISSN 0568-5192



Серия
биологических
и химических наук

БУЛЕТИНУЛ АКАДЕМИИ ДЕ ШТИИНЦЕ А РСС МОЛДОВЕНЕШТЬ ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

5 1987



РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

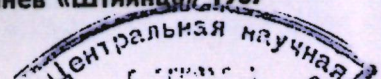
Член-корреспондент АН СССР,
академик ВАСХНИЛ А. А. Жученко,
член-корреспондент АН МССР
А. Ф. Урсу (главный редактор),
академик АН МССР, академик ВАСХНИЛ М. Ф. Лупашку,
академики АН МССР А. А. Спасский, С. И. Тома,
члены-корреспонденты АН МССР В. В. Арасимович,
Т. С. Гейдеман (зам. главного редактора),
Б. Т. Матиенко (зам. главного редактора),
Т. С. Чалык, А. А. Чеботарь,
доктора химических наук Д. Г. Батыр (зам. главного
редактора), П. Ф. Влад,
доктора биологических наук М. Д. Кушниренко,
Г. А. Успенский,
доктор сельскохозяйственных наук В. Н. Лысков,
доктор геолого-минералогических наук
К. Н. Негадаев-Никонов,
кандидаты биологических наук Ф. И. Фурдуй,
В. Г. Холмецкая (ответственный секретарь)

Журнал основан в 1951. Выходит 6 раз в год



Серия
биологических
и химических наук

Кишинев «Штиинца» 1987



Физиология и биохимия растений

- М. Д. Кушниренко. О механизме и значении устьичных движений 3
С. И. Тома, С. Г. Велисар. Изменения в азотно-углеводном обмене виноградной лозы под влиянием припосадочного внесения микроудобрений 9
М. Ф. Лупашку, М. Ф. Лала, Н. И. Болокан, С. Н. Кушнир, Д. П. Забриян. Проблемы конструирования агрофитоценозов и программирование урожаев кормовых культур 13

Микология и вирусология

- Н. Н. Балашова. Применение концепций общей биологии в исследованиях по иммунитету растений 20

Генетика и селекция

- А. В. Мурин, В. Н. Лысков. Генетические особенности нового исходного материала для селекции гладнолуца 24

Микробиология

- Г. В. Меренюк, С. П. Ильинская, Н. Ф. Иценко, Д. А. Волкова, Л. М. Пресман. Микробиологические показатели оценки биогенности почв 28

Зоология

- А. И. Мунтяну, А. В. Андреев, И. М. Ганя, В. Г. Остафичук. Некоторые подходы к регулированию фауны в агроценозах 31

Паразитология

- А. А. Спасский. Новый род линистовид (Cestoda: Cyclophyllidae) 35
М. С. Данышина, Л. Н. Чебан, Э. Н. Абрамян. Серологическая диагностика саркоцистоза 37

Физиология и биохимия человека и животных

- С. Х. Хайдарлиу. Особенности пластического обеспечения систем нейрон—глия при действии стрессовых факторов 43
В. А. Наук. Структурно-биохимические и функциональные особенности гамет самцов сельскохозяйственных животных при криоконсервации 49

Палеонтология

- А. И. Давид, К. Н. Негадаев-Никонов. Фауна и биоценозы позднего кайнозоя Молдавии 55

География

- Т. С. Константинова. К оценке агроклиматических ресурсов территории Молдавии 61

Химия

- Н. В. Гэрбэлэу, А. В. Вережан, О. А. Болога, А. И. Шкурпело. Координационные соединения родия(III) с тиосемикарбазами бензилмуравьиной и глиоксальной кислот 68
Д. Г. Батыр, В. Г. Исак, Г. И. Берсукер, Л. Ф. Чиботару, С. В. Кильминингов, А. И. Шамес. Комплексообразование марганца(II) с аминокислотами 71
С. С. Будников, М. Ю. Горбачев, И. Б. Берсукер. Квантово-химическое исследование структуры транс-дигибратных комплексов хрома(III) и скандия(III) с тетраазамакроциклическим лигандом — [14]анН₄ 75

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

М. Д. КУШНИРЕНКО

О МЕХАНИЗМЕ И ЗНАЧЕНИИ УСТЬИЧНЫХ ДВИЖЕНИЙ

В эпидермисе листьев, особенно на нижней (абаксальной) их стороне, расположено большое число специализированных клеток, называемых замыкающими клетками (ЗК), которые, изменяя свою форму, регулируют движение устьичной щели (УЩ). Газообмен листа зависит от ширины раскрытия УЩ. От интенсивной потери воды надземные растения защищают себя изменением размера УЩ, иногда до такой степени, что эпидермис становится практически непроницаемым для паров воды. Механизм устьичных движений (УД) привлекает внимание физиологов растений еще с тех пор, как более века назад [31,36] высказано априорное предположение о структуре устьичного аппарата (УА) и движении ЗК. Только в течение последних 20 лет начали понимать, каким образом изменяется тургор в ЗК, который ответственен за аперттуру УА [29]. Большая часть вопросов этой проблемы еще неясна, широко дискутируется, по целому ряду из них имеются противоположные суждения. Механизм УД, влияние на него внешних факторов, его значение в адаптационных процессах обсуждаются во многих трудах и обзорах [1, 11, 15, 25, 27—29, 34, 35, 38—40 и др.].

В ряде разделов издания по водному дефициту и росту растений [23] рассматриваются вопросы о структуре и функциях УК, околоустьичных клеток, устьичной проводимости и сопротивляемости в контролируемой среде под влиянием внутренних и внешних факторов (влажности воздуха и почвы, температуры, света, в том числе различного спектрального состава и др.). Некоторые авторы считают, что физиология УА фундаментально отличается от физиологии других кле-

ток и тканей растения, однако имеется и много общего [29]. В последнее 10-летие стали признавать, что характерным свойством ЗК является их необычайно широкий диапазон физиологической активности. УА имеет сходство с миниатюрными сенсорными органами, реагирующими на широкий круг факторов. ЗК обеспечивают связь с окружающими и внутренними условиями, часть из которых составляет метаболизм растений; но они также способны регулировать эту связь, без чего невозможно существование наземных растений.

Отсутствие принципиальных физиологических отличий от других клеток и тканей определяет неослабевающий интерес физиологов растений к устьичным и околоустьичным клеткам, так как они доступны для исследований в лабораторных условиях. Изменения в них происходят сравнительно быстро, что позволяет использовать УА в качестве модельного объекта при изучении широкого круга физиологических и биохимических процессов [29]. Устьица, реагируя на изменяющиеся условия внешней и внутренней среды, поддерживают гомеостаз последней [39].

Число, размеры и подвижность УА—это видовые признаки, в пределах которых они могут изменяться в зависимости от местообитания и индивидуального развития [4, 12, 32]. Число У на поверхности листьев велико. Так, по данным [24], у пшеницы на 1 см² число их колеблется от 6 до 8 тыс., у сорго—от 8 до 15 тыс., у клевера—около 15 тыс. У овса, пшеницы, кукурузы У расположены на абаксальной и адоксальной поверхностях листа, у томатов, фасоли, капусты, картофеля большая часть их

расположена на нижней стороне, у дуба — только на нижней [24], так же, как и у плодовых культур — яблони, груши, персика, сливы, черешни [6, 7, 19]. Эпидермис листьев груши отличается меньшим числом U на единицу поверхности листа, чем у персика и яблони [6]. Известно, что положение листа на побеге определяет число и размеры УК, которые мельче, а число их больше на поверхности эпидермиса листа в верхней части побега и растения [4]. Однако, как следует из наших данных, бывают и нарушения этой зависимости, если вышерасположенные листья развиваются при иной влажности почвы и воздуха, чем нижерасположенные [7, 8].

В пределах эпидермиса листа индивидуальные клетки «конкурируют» за поддержание тургора. Было показано [37], что УД определяются рядом условий. УЩ может замыкаться и размыкаться пассивно под влиянием тургорного давления соседних эпидермальных клеток. При полном насыщении водой УЩ пассивно закрываются. Небольшая ее потеря пассивно размыкает U , дальнейшее же обезвоживание приводит к замыканию УЩ. У листьев с ксероморфной структурой U расположены ближе друг к другу. Скорость диффузии через U больше, чем можно было предположить, исходя из суммы площадей их отверстий к общей поверхности листа. ЗК образуются при неэквивалентном делении клеток. После обычного нормального (неэквивалентного) деления клетки меньшая доля остается эмбриональной. Блокирующий эффект заключается в том, что клетка не допускает в ее ближайшем окружении другой клетки такого же рода. Когда при росте листа инициальные клетки U вместе с их полями торможения отделяются друг от друга, между ними возникают новые инициальные клетки. Блокирующие эффекты возникают, возможно, благодаря тормозящим веществам неизвестной природы. Испарение с малых поверхностей U происходит пропорционально их диаметру, а не площади [11].

Устьичные движения — это единственная форма движения, при котором изменения тургора возникают как

следствие изменения потенциального осмотического давления. Следовательно, закрывание УЩ при водном дефиците не является следствием пассивной потери воды, так как это затрагивало бы и соседние клетки эпидермиса и не было бы в этом случае разности в тургоре, от которой зависит степень раскрытия U . При пассивной потере воды должно было бы возрасти потенциальное осмотическое давление, а оно снижается. Как мы увидим ниже, водный дефицит вызывает в ЗК химические и транспортные изменения.

При увеличении тургора в ЗК по сравнению с соседними клетками U открываются, так как их более тонкие наружные стенки растягиваются сильнее, а слабо растягиваемые — внутренние, обращенные к щели, принимают полукруглую форму, что приводит к раскрытию УЩ. Меньший тургор УК в сравнении с соседними приводит к закрытию УЩ. Гидроактивное движение U обусловлено потоком растворов в и из ЗК, проявляется как реакция на свет и CO_2 и связано с метаболизмом. Гидропассивное движение происходит без потока раствора, как реакция на влажность воздуха, совершается быстрее, чем зависящее от метаболизма. Изучение гидропассивных движений УК [29] обеспечивает прогресс в понимании ответа U на атмосферную влагу. Некоторые авторы [25, 27] называют U «датчиками стресса». Наблюдалось утоньшение стенок ЗК листа ореха [15]. Через них при стрессе легко теряется вода. При смене водного статуса листа может изменяться положение ЗК по отношению к плоскости эпидермиса, таким образом обнаруживается подобие вращения. Это альтернативный механизм тургора, не зависящий от потока воды. В [1] высказана гипотеза о роли поглощения паров воды из межклеточного пространства. При ингибировании или снижении интенсивности поглощения паров воды U всегда начинают открываться, поглощение же паров воды приводит к закрыванию УЩ. Повидимому, закрывание U в первые часы после орошения дождеванием является следствием гидропассивного закрывания U , что приводит к сниже-

нию транспирации, своеобразному физиологическому «шоку», который мы наблюдали в опытах с яблоней [9].

Прямое влияние на ЗК оказывает осмотическое давление или темновая фиксация CO_2 , вызывающая накопление в них органических кислот. pH при закрытых U ниже, чем при открытых. В повышении осмотического давления в ЗК определенная роль отводится сахарам, образующимся при разложении на свету крахмала УК и поступающим в их вакуоли [35]. Однако экспериментально это не подтверждено, так как основано лишь на фактах исчезновения (или уменьшения) количества крахмала в хлоропластах (ХЛ) ЗК у многих растений на свету [2]. В результате наблюдений с использованием окрашивающих средств замечены изменения ЗК при УД, что подтверждено ультраструктурными исследованиями. Подчеркнуто наличие особых связей между ЗК и соседними, а также явлений цитоплазматической нестабильности внутри ЗК. Прежде механизм УД объясняли с осмотических позиций. Однако было обнаружено накопление K^+ в ЗК при открытой щели.

Показано, что, когда открыта УЩ, в ЗК крахмала больше. При переходе последнего в сахар при стрессе U закрываются, так как в УК тургор больше, чем в смежных [34]. Научное открытие роли K^+ не сразу признали [29], лишь 70 лет спустя было найдено звено между этими процессами. Когда УЩ полностью открыта, K^+ в ЗК содержится много. Ночью концентрация растворенных веществ в вакуолях низкая, соответственно осмотический потенциал Ψ высок, УЩ закрыта. На рассвете из соседних клеток в ЗК начинает поступать K^+ , накапливается малат. В результате Ψ снижается и УЩ открывается. Околоустьичные клетки — резервуар для сохранения K^+ . Электронейтральность клетки сохраняется, так как либо отрицательные ионы перемещаются в одном направлении с K^+ , например, Cl^- , либо H^+ движется в обратном направлении.

Диффузия протекает не только осмотическим путем, но и благодаря электрохимическому потенциалу (ЭХП), возникающему между внут-

ренней и наружной мембранами. Движение K^+ обусловлено градиентом ЭХП. Если разделить мембраной растворы с разной концентрацией ионов, то между двумя ее сторонами возникает напряжение — трансмембранный потенциал (ТМП). Активный транспорт (прокачивание ионов через мембрану) является важным регулятором ТМП. H^+ — один из главных ионов — создателей ТМП. При откачивании H^+ из клетки внутри нее возникает отрицательный потенциал, влияющий на движение ионов. Положительно заряженный поток K^+ поступает в клетку, а Cl^- (или другие отрицательные ионы) будет подавлен. Ионы перемещаются через определенные зоны мембраны — насосы, действующие с затратой энергии, запасенной обычно в форме АТФ. Перенос в этом случае идет против градиента ЭХП. Открытие УЩ сопровождается повышением pH, источником которого являются органические кислоты. Было показано [26], что при наличии других анионов не обязательно поступление Cl^- . При открытии УЩ их много в вакуолярном соке ЗК. Органические анионы генерируют внутренний баланс K^+ . Если лимитируется проведение Cl^- , малата накапливается больше, K^+ нейтрализуется малатом. Крахмал — источник углеводного остова для синтеза малата. В этом некоторые авторы видят связь между двумя гипотезами [26, 29, 38], ролью в УД K^+ и крахмала. У лука в ЗК нет крахмала и малата, здесь K^+ компенсируется Cl^- .

В настоящее время неясно, можно ли все изменения тургора ЗК и соседних объяснить движением K^+ . Считают, что течение K^+ мало для осмотических изменений. В этом плане более понятна роль крахмала [29]. Была сделана критическая оценка роли K^+ и осмотического давления в открытии U [29], на основании проведенных экспериментов заключено, что K^+ не является главным механизмом в устьичной регуляции. Большое количество солей в вакуолярном соке может дегидратировать цитоплазму и привести к изменениям в метаболизме ЗК. В последних накапливаются также пролин, глицин, бетаин, растворимые сахара, крахмал, выполняющие

роль осмотиков. Были установлены значительно большие изменения неорганических ионов в цитоплазме, чем в вакуоли ЗК. Последняя противостоит высокой концентрации солей. Этот вопрос до конца неясен так же, как и то, что происходит с тонопластом. В настоящее время работают с изолированными УА и его протопластом, это позволяет углублять исследования.

Влияние света на УА зависит от концентрации CO_2 . Открытие У на свету связано с уменьшением CO_2 в листе в результате фотосинтеза. Синий свет активнее красного. Синий свет стимулирует открытие УЩ в отсутствие фотосинтеза. Предполагают, что пигмент, поглощающий синий свет — флавопротенд, который активизирует поток ионов. Однако как объяснить данные некоторых авторов, в том числе и тех, которые показали, что УД могут, хотя и слабо, осуществляться без наличия ХЛ в УК, а следовательно, и при отсутствии фотосинтеза [21]? Было сделано предположение о том, что может быть и другой источник энергии. Главным процессом, регулирующим тургор ЗК, является метаболически зависимый транспорт ионов, объясняемый с помощью хемиосмотической гипотезы [39]. Электронно-транспортная система, включая фотосистему II ХЛ ЗК, — основная система открывания У [20]. Свет активизирует НАДФ-малатдегидрогеназу ЗК и является регулятором синтеза малата [17].

Закрывание У в послеполуденное время объясняют высокой концентрацией CO_2 внутри листа. Уменьшение ее стимулирует открытие УЩ. Однако и без CO_2 возможно ее открывание. До настоящего времени причина действия CO_2 на ЗК неясна. Метаболический эффект [38] фиксируется в фосфоэнолпирувате посредством ФЕП-карбоксилазы, которая присутствует в ЗК. Трудно предположить, что недостаток энергии может лимитировать УД. Сейчас обращают внимание на орхидеи, у которых отсутствуют нормальные ХЛ. Однако ЗК отвечают на свет, водный дефицит и АБК. Последняя является фитогормоном, участвующим в адаптивной реакции, защи-

щающей высшие растения от избыточного обезвоживания в период водных стрессов. После стресса уровень АБК в растительных тканях повышается, что приводит к оттоку K^+ из У и замыканию УЩ. Как показано в [18], АБК вызывает закрывание У при всех испытанных концентрациях при pH 5—8. АБК локализована на внешней поверхности плазмалеммы. Анионная форма АБК — является более эффективной формой, чем недиссоциированная.

Мевалоновая кислота — источник образования АБК и гиббереллина при фотосинтезе, что может свидетельствовать, по-видимому, о синтезе АБК в ХЛ [13]. Возможно, фернизол — вещество, определяющее выход АБК из ХЛ мезофилла [13]. Последнее происходит при снижении водного потенциала при засухе, что блокирует переход фернизолпирофосфата в геранил-геранилпирофосфат и способствует образованию фернизола, который изменяет проницаемость мембран ХЛ и облегчает выход АБК в цитоплазму [5].

Авторы обсуждают различные предположения о транспорте АБК в ЗК, о накоплении ее и влиянии на тургор. Таким образом, предполагается, что падение водного потенциала приводит к значительному повышению проницаемости мембраны ХЛ для АБК. Она синтезируется в ХЛ, затем диффундирует в цитоплазму мезофилла и перемещается по плазмодесмам от клетки к клетке и к ЗК, индуцируя закрывание УЩ. Освобождение АБК из ХЛ мезофилла прекращается, когда уровень потенциала нормализуется и снижается синтез АБК. В пользу этого предположения, как показано в [3], говорит следующее: 1) при экзогенном введении в листья низких концентраций АБК (например, 1 мМ) У закрываются в течение 3—9 мин; 2) концентрация АБК при водном стрессе в листьях возрастает; 3) ХЛ мезофилла способны синтезировать АБК, а ХЛ ЗК не могут осуществлять этот процесс; 4) при водном стрессе АБК быстро экспортируется из ХЛ [29, 30].

Ванильная, галловая, салициловая, коричная, п-кумаровая и хлорогеновая кислоты, рутин и морин являются

антагонистами действия АБК на У и предотвращают их закрывание, что было показано в опытах с полосками эпидермиса орхидеи. Реакция У зависела от вида фенольных соединений и от их концентрации. В отсутствие АБК одни соединения стимулировали открывание У, особенно валин, другие — ингибировали, например, кумарин [33].

Изучены движение и компартментация АБК в ЗК *Valeriana locusta*. [16]. Показано, что при внешнем pH 5,8 цитоплазма содержала 1,28 мк моль·дм⁻³ АБК, а вакуоли — 0,57 мк моль·дм⁻³. Поток АБК в плазмалемме был в несколько раз интенсивнее, чем у тонопласта. Умеренный водный стресс вызывал усиление движения АБК из цитоплазмы в вакуоль и апопласт и ослабление — в обратном направлении. В результате содержание АБК в цитоплазме снижалось на 20%. Авторы считают, что увеличение АБК в ЗК зависит от синтеза ее в мезофилле, так как ЗК не способны синтезировать и метаболизировать АБК. Снижение снабжения водой индуцирует переход АБК в апопласт и стимулирует закрытие У, а обработка фузикокином активизирует открывание У и увеличивает концентрацию АБК в цитоплазме. В настоящее время некоторые авторы [29] высказывают предположение, что АБК синтезируется в цитоплазме, а затем поступает в ХЛ, так как у последних высокая стромальная pH.

Рассматриваются различные аспекты действия АБК на состояние У и обсуждаются данные экспериментов, полученные в последнее время. Нельзя игнорировать влияние и других фитогормонов (НУК, гиббереллинов, цитокининов) на УД [14]. Например, цитокинины, как было показано выше, открывают У. Полоски эпидермиса и кусочки листьев орхидеи и кукурузы выдерживали на растворах природных и синтетических цитокининов и (или) АБК. Один цитокинин не вызывал открывания У, но зеатин и кинетин в совокупности способствовали открыванию предварительно обработанных АБК У; чем больше у кукурузы была концентрация цитокинина, тем шире открывались У. На закрывание У орхидеи под действием АБК

цитокинины не оказывали заметного действия [17].

Морфологические данные показывают, что ХЛ каким-то образом связаны с раскрыванием У; У лепестков и этилированных растений, ЗК которых лишены ХЛ, всегда закрыты. Тем не менее, как считают [2], из этих данных неясно, необходим ли фотосинтез в ЗК и, в первую очередь, для образования осмотически активных веществ или АТФ на свету или для этих двух процессов. ХЛ ЗК имеют весьма слаборазвитую ламеллярную структуру, неправильную форму гран, содержат крахмал в виде очень крупных зерен. В наших работах [9, 10] показана неодинаковая реакция на водный стресс ХЛ листа и У. У растений при водном стрессе и воздействии АБК в листьях несколько снижается число зон легкорастворимых белков при разделении их методом электрофореза в ПААГ, мало изменяется тургор листьев, водный потенциал, УЩ закрывается, транспирация снижается.

У растений, предпосевно закаленных к засухе, в таких же условиях повышается число белковых зон, возможно, более гидрофильных, что приводит к возрастанию водоудерживающей способности листьев. Высказана гипотеза о возможной роли ХЛ У в регуляции их апертуры.

Еще один аспект, который широко обсуждается в литературе — поведение УА у САМ-растений, которые открыты ночью и закрыты днем. Они фиксируют CO_2 с образованием 4-углеродных соединений. Рассматривается суммарный механизм УД и влияние факторов среды [29].

Открытие того факта, что гормональная регуляция УД причастна к адаптации растений к водному стрессу, привело к возникновению многих теорий, возросла заинтересованность в возможном использовании в сельском хозяйстве веществ, которые могли бы модифицировать устьичные реакции в условиях посева.

В кратком изложении мы предприняли попытку осветить современные сведения о механизме УД, играющих существенную роль в водном режиме, фотосинтезе, адаптации к внешним условиям. Из данных литературы сле-

дует, что многие вопросы этой проблемы еще не решены, по ряду из них имеются гипотезы, а многие пересматриваются. Было показано, что УК — удобный объект для проведения экспериментов, современная техника позволяет работать с отдельными органами УА, включая мембраны, глубже познать физиологию УК, а следовательно, других клеток, например, механизм транспортных процессов, роль гормональной регуляции в движении У.

В будущих исследованиях необходимо глубже раскрыть влияние отдельных факторов внешней среды (водный дефицит, CO_2 , свет и др.) на деятельность УА. В настоящее время имеются новые данные о роли света и его спектрального состава в апертуре У, некоторые положения в этом аспекте рассмотрены в новом свете. В частности, установлено, что изменения в фотосинтезе далеко не всегда связаны с апертурой У. По мнению [29], трудно утверждать, что дефицит энергии в УК лимитирует открывание У. Раскрытие биоэнергетики ЗК — это вопрос особых исследований, весьма сложный, так как зависит от других факторов — активности ХЛ, митохондрий, клеточных мембран. Несмотря на то, что многие исследователи изучали ответную реакцию У на CO_2 , пока достигнут небольшой успех в раскрытии механизма его действия.

Определено значение АБК при водном дефиците, индуцирующей закрытие УЩ и ингибирующей накопление K^+ в ЗК. До конца не решен вопрос о месте синтеза АБК, и некоторые исследователи предполагают, что АБК синтезируется в ХЛ мезофилла [3], возможно, в цитоплазме, а затем поступает в ХЛ, так как у них относительно высокая стромальная рН. «Запас» АБК найден в ХЛ хорошо оводненных растений [29], и он может использоваться при наступлении водного стресса. Показано, что АБК синтезируется в ХЛ мезофилла, а также в эпидермисе [3, 22, 29]. Установлено, что другие фитогормоны, а также вещества фенольной природы влияют на движение УЩ, однако неясно, какой механизм их действия.

Из изложенного следует, что еще далеко не полностью решены все ас-

пекты механизма устьичных движений. Познавание механизмов деятельности устьичного аппарата важно не только для теории, но и в селекции, разработке приемов экзогенной регуляции УД.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бабушкин Л. Н. Механизм и физиол. роль устьичных движений. Кишинев, 1975.
2. Васильев А. Е., Васильева Г. В. // Ботан. журн. 1976. Т. 61. № 41. С. 449—464.
3. Гудин Г., Мерсер Э. Введение в биохимию. М., 1986.
4. Заленский В. Р. // Изв. Киев. политехн. ин-та. 1904. Т. 4. № 1. С. 1—112.
5. Кулаева О. Н., Чайлахян М. Х. // Успехи совр. биол. 1980. Т. 90. № 2 (5). С. 305.
6. Кушниренко М. Д. Физиол. водообмена и засухоустойчивости плодовых раст. Кишинев, 1975.
7. Кушниренко М. Д. // Физиол. основы адаптации многолетних культур к неблагоприятным факторам среды. Кишинев, 1984. С. 3—82.
8. Кушниренко М. Д., Штефырц А. А., Курчатова Г. П., Жулаевская М. Н. // Водный режим раст. при орошении и засухе. Кишинев, 1978. С. 4—13.
9. Кушниренко М. Д., Печерская С. Н., Баштова С. И. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1982. № 6. С. 28—32.
10. Кушниренко М. Д., Печерская С. Н., Баштова С. И. // Физиол. водообмена, засухи и зимостойкости с.-х. раст. Кишинев, 1985. С. 3—12.
11. Либберт Э. Физиол. раст. М., 1986.
12. Максимов Н. А. // Работы по засухоустойчивости и зимостойкости раст. М., 1952.
13. Мокроносков А. Т. Физиол. функция и целостность организма. М., 1983.
14. Уэйрс Б., Хиллман Дж. Р. // Физиол. и биохим. культ. раст. 1982. Т. 14. № 1. С. 3—16.
15. Appleby R. F., Davies F. S. // Oecologia, 1983. V. 56. N 16. P. 30.
16. Behl R., Hartung W. // Planta. 1986. V. 168. N 3. P. 360—368.
17. Golow L., Kiyoshi L. G., Tanaka K., Kon-do N. // Plant Physiol. 1985. V. 79. N 3. P. 829—832.
18. Hartung W. // Plant, Cell and Environm. 1983. V. 6. N 5. P. 427—428.
19. Heller R. Biologie végétale. Nason et cie. V. 11. Paris, 1969. P. 301—306.
20. Hiroshi I., Noguchi M., Kubo R. // Plant Physiol. 1985. V. 79. N 2. P. 389—393.
21. Humbolt C., Guyot M. // Physiologie végétale. 1982. V. 2. P. 236—246.
22. Jamieson A. P., Willmer C. M. // J. Exp. Botany. 1984. V. 3. N 156. P. 1053—1059.
23. Kozlowski T. T. (ed.) Water deficit and plant growth. V. 1—7. New York, London et al. 1968—1983.
24. Kramer P. J. Water relations of Plants. New York; London, 1983.
25. Lange O. L., Lösch R., Sultze E. D. et al. // Planta, 1977. V. 100. P. 76—86.

26. Lloyd F. E. The Physiology of stomata. Carnegie Inst., Washington publ., 1982.
27. Lösch R. // Oecologia, 1977. V. 29. P. 85.
28. Maiz-Maercker U. // J. Exp. Bot. 1983. V. 34. N 144. P. 811—824.
29. Mansfield T. A. Sci. Progr. Oxf. 1983. P. 519—542.
30. Millbrow B. V. // Ann. Rev. Plant Physiol. 1974. V. 25. P. 259—307.
31. Mohl H. // Bot. Ztg. 1846. V. 5. P. 321—324.
32. Pospisilova J., Salarova J. // Biol. Plant. 1984. V. 26. N 1. P. 49—55.
33. Rai V. K., Sharma S. S., Sharma Shashi. // J. Exp. Bot. 1986. V. 37. N 134. P. 129—134.

34. Raschke K. // Ann. Rev. Plant Physiol. 1975. V. 26. P. 309—340.
35. Raschke K. // Enc. Plant Physiol. New ser. V. 7. N 19. P. 383—441.
36. Schwendener S. // Monatber. Preussisch. Acad. Wiss. 1882. S. 833—867.
37. Stalfelt M. G. // Enc. Plant. Physiol. 1956. V. 3. P. 351—246.
38. Turner N. C. // Plant Soil. 1981. V. 58. P. 339—366.
39. Zeilich I. // Ann. Rev. Plant Physiol. 1969. V. 20. P. 329—350.
40. Zieger E. // Ibid. 1983. V. 34. P. 441—475.

Поступила 01.04.87

С. И. ТОМА, С. Г. ВЕЛИКСАР

ИЗМЕНЕНИЯ В АЗОТНО-УГЛЕВОДНОМ ОБМЕНЕ ВИНОГРАДНОЙ ЛОЗЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПРИПОСАДОЧНОГО ВНЕСЕНИЯ МИКРОУДОБРЕНИЙ

Значительный недобор урожая винограда происходит из-за изреженности насаждений, которая возникает в основном в первые годы жизни лозы вследствие ряда причин: качества посадочного материала, условий питания, недостаточной устойчивости к воздействию неблагоприятных факторов (чаще всего температурного).

Для выращивания высокопродуктивных долговечных насаждений важно обеспечить оптимальный питательный режим с момента посадки саженцев. В связи с тем, что в почвах Молдавии подвижных форм микроэлементов недостаточно, виноград как монокультура особенно нуждается в дополнительном внесении бора, марганца, цинка и молибдена.

Целью данной работы было изучение действия бора, марганца и цинка, а также их сочетаний на приживаемость и обмен веществ молодых растений винограда до вступления в плодоношение.

Материал и методы

Микроэлементы вместе с основным удобрением вносили в почву одновременно с посадкой саженцев на Научно-экспериментальной базе АН МССР. Сорта винограда — Ркацители и Бастардо Магарачский. Обеспе-

ченность почвы элементами питания средняя. Все агроприемы на опытном участке соответствовали общепринятой технологии. Схема опыта включала контрольный вариант (НРК) и варианты с отдельным внесением бора, марганца и цинка, их двойного и тройного сочетания (аналогично схеме Жоржа Вилля). По такой же схеме был проведен опыт на вегетационной площадке.

Проведен учет степени приживаемости саженцев, роста и вызревания побегов, сохранности кустов в течение первых трех лет жизни. В побегах, отобранных (при подрезке) весной второго, третьего и четвертого года после посадки, определяли содержание общего, небелкового и белкового азота [3], свободных аминокислот [1], сахаров и гемицеллюлоз — по Бертрану, крахмала — по Починку [4]. Количественное определение аминокислот проводили на ААА-881.

Результаты и их обсуждение

Добавление микроэлементов к основному удобрению, в том числе их двойных сочетаний, повышает приживаемость саженцев, улучшает их рост и развитие в течение первых трех лет жизни. Одновременное внесение в почву трех микроэлементов (НРК+

Таблица 1. Влияние микроэлементов на содержание азотистых соединений в побегах винограда, %

Вариант	Общий $X \pm m$	Белковый $X \pm m$	Небелковый $X \pm m$	Белковый/ небелковый
<i>Ркацителли</i>				
Контроль	$0,84 \pm 0,02$	$0,41 \pm 0,02$	$0,43 \pm 0,01$	0,95
НРК + В	$0,86 \pm 0,02$	$0,43 \pm 0,02$	$0,44 \pm 0,01$	0,98
НРК + Mn	$0,97 \pm 0,04$	$0,48 \pm 0,04$	$0,49 \pm 0,02$	0,98
НРК + Zn	$0,94 \pm 0,01$	$0,45 \pm 0,03$	$0,49 \pm 0,03$	0,92
НРК + BMn	$1,04 \pm 0,02$	$0,53 \pm 0,02$	$0,51 \pm 0,01$	1,04
НРК + BZn	$1,0 \pm 0,05$	$0,52 \pm 0,05$	$0,48 \pm 0,01$	1,08
НРК + MnZn	$1,0 \pm 0,02$	$0,52 \pm 0,01$	$0,48 \pm 0,02$	1,08
НРК + BMnZn	$0,90 \pm 0,01$	$0,42 \pm 0,01$	$0,48 \pm 0,02$	0,87

<i>Бастардо Магарачский</i>				
Контроль	$0,87 \pm 0,01$	$0,39 \pm 0,01$	$0,48 \pm 0,02$	0,81
НРК + В	$1,03 \pm 0,01$	$0,55 \pm 0,01$	$0,49 \pm 0,01$	1,12
НРК + Mn	$0,86 \pm 0,02$	$0,51 \pm 0,02$	$0,35 \pm 0,01$	1,46
НРК + Zn	$0,96 \pm 0,02$	$0,51 \pm 0,03$	$0,45 \pm 0,03$	1,13
НРК + BMn	$1,01 \pm 0,06$	$0,48 \pm 0,02$	$0,54 \pm 0,04$	0,89
НРК + BZn	$0,99 \pm 0,01$	$0,49 \pm 0,02$	$0,50 \pm 0,02$	0,98
НРК + MnZn	$0,99 \pm 0,02$	$0,46 \pm 0,03$	$0,54 \pm 0,02$	0,85
НРК + BMnZn	$0,99 \pm 0,02$	$0,46 \pm 0,02$	$0,53 \pm 0,03$	0,87

+BMnZn) как в вегетационном, так и в полевом опытах снижало приживаемость кустов. При этом нами отмечено повышение содержания железа, марганца, цинка, меди в корнях однолетних кустов в снижение — в надземных органах. Это одна из причин пониженной жизнеспособности молодых растений в данном варианте.

В однолетних побегах винограда сорта Ркацителли, отобранных весной второго года при обрезке, содержание общего азота было выше при внесении в почву двойных сочетаний микроэлементов. По данным табл. 1, в побегах сорта Бастардо Магарачский также достаточно четко видна тенденция к увеличению содержания общего азота под влиянием внесенных при посадке микроудобрений. При этом в случае применения каждого элемента отдельно в большей степени повышается количество белкового азота, а двух и трех микроэлементов — небелкового. Статистически достоверное увеличение содержания белкового азота в побегах вариантов с микроудобрениями указывает на положительное влияние последних на процессы биосинтеза.

Изменяется по вариантам опыта и отношение белкового азота к небелковому. Для сорта Ркацителли оно за-

метно выше при внесении в почву одновременно двух микроэлементов, а для сорта Бастардо Магарачский — одного. Исследователи, изучающие морозоустойчивость винограда, придают этому отношению немаловажное значение. Согласно данным Марутян [2], повышенная морозоустойчивость виноградных растений совпадает с более высоким содержанием белкового азота, его отношением к небелковой фракции и меньшим процентом разрушения белков от действия морозов по сравнению с неустойчивыми растениями.

На третий год после посадки и внесения удобрений разница в содержании общего азота в побегах по вариантам опыта значительно менее выражена и статистически не достоверна, кроме варианта НРК + BMn для сорта Ркацителли. Различия в реакции обоих сортов на состав внесенных при посадке удобрений в основном схожи с теми, которые были отмечены выше для двулетних кустов. Отношение белкового азота к небелковому в большей степени изменяется в зависимости от условий питания в побегах сорта Бастардо Магарачский, однако оно заметно выше при раздельном внесении микроэлементов.

Таблица 2. Содержание углеводов в побегах винограда сорта Бастардо Магарачский весной второго года после посадки, %

Вариант	Моносахариды	Дисахариды	Сумма сахаров	Гемипеллюлоза	Крахмал
<i>Однолетний прирост</i>					
НРК — контроль	$2,94 \pm 0,05$	$0,90 \pm 0,02$	3,84	$9,64 \pm 0,21$	$5,65 \pm 0,02$
НРК + В	$2,58 \pm 0,03$	$1,14 \pm 0,02$	3,72	$9,57 \pm 0,16$	$5,81 \pm 0,04$
НРК + Mn	$2,37 \pm 0,04$	$1,07 \pm 0,03$	3,44	$10,10 \pm 0,07$	$5,94 \pm 0,08$
НРК + Zn	$2,28 \pm 0,06$	$1,05 \pm 0,01$	3,33	$10,36 \pm 0,06$	$6,10 \pm 0,13$
НРК + BMn	$2,57 \pm 0,08$	$1,09 \pm 0,01$	3,66	$9,57 \pm 0,09$	$5,78 \pm 0,03$
НРК + BZn	$2,08 \pm 0,07$	$1,15 \pm 0,03$	3,23	$9,12 \pm 0,09$	$6,50 \pm 0,06$
НРК + MnZn	$2,16 \pm 0,09$	$1,28 \pm 0,05$	3,44	$9,28 \pm 0,11$	$6,14 \pm 0,04$
НРК + BMnZn	$3,22 \pm 0,06$	$1,29 \pm 0,05$	4,51	$10,66 \pm 0,07$	$5,40 \pm 0,04$
<i>Подвой</i>					
НРК — контроль	$2,68 \pm 0,04$	$0,33 \pm 0,01$	3,01	$14,50 \pm 0,26$	$6,42 \pm 0,07$
НРК + В	$1,61 \pm 0,05$	$1,72 \pm 0,02$	3,33	$12,96 \pm 0,20$	$7,28 \pm 0,09$
НРК + Mn	$2,28 \pm 0,04$	$1,46 \pm 0,02$	3,74	$13,57 \pm 0,26$	$6,79 \pm 0,12$
НРК + Zn	$2,01 \pm 0,04$	$1,87 \pm 0,07$	3,88	$11,69 \pm 0,33$	$6,55 \pm 0,07$
НРК + BMn	$2,24 \pm 0,07$	$1,26 \pm 0,02$	3,50	$13,64 \pm 0,23$	$6,77 \pm 0,13$
НРК + BZn	$2,65 \pm 0,02$	$1,48 \pm 0,02$	3,83	$12,33 \pm 0,25$	$6,68 \pm 0,07$
НРК + MnZn	$2,33 \pm 0,06$	$2,05 \pm 0,08$	4,38	$12,33 \pm 0,09$	$6,80 \pm 0,09$
НРК + BMnZn	$2,45 \pm 0,04$	$1,42 \pm 0,03$	3,87	$13,15 \pm 0,30$	$6,12 \pm 0,05$

Определение содержания свободных аминокислот в однолетних побегах винограда показало, что сумма их в этих органах выше при добавлении микроэлемента к основному удобрению. При этом повышается содержание лизина, гистидина, аргинина, глутаминна.

Микроудобрения, внесенные в почву при посадке винограда, оказывают заметное влияние на углеводный обмен растения. Весной второго года после посадки в однолетнем приросте сорта Бастардо Магарачский во всех вариантах с микроудобрениями статистически достоверно снижается по сравнению с контролем содержание моносахаридов (кроме последнего — НРК + BMnZn) и повышается содержание дисахаридов (табл. 2). Сумма растворимых сахаров в побегах оказалась наиболее высокой при добавлении к основному удобрению одновременно трех микроэлементов, во всех остальных вариантах она была ниже, чем в контроле.

Добавление одного или двух микроэлементов к основному удобрению повышает количество крахмала в побегах, в то время как в последнем варианте (3 микроэлемента) оно снижается по сравнению с контрольным вариантом. Изменения в содержании гемипеллюлозы статистически менее достоверны. Аналогичные результаты

были получены как в полевом, так и в вегетационном опытах.

В подвойной части кустов в это же время мало дисахаридов (0,33%), но под действием внесенных в почву микроэлементов их количество возрастает, соответственно увеличивается и сумма сахаров.

Исследования, проведенные с помощью ^{14}C , показали, что примерно за один месяц до сокодвижения (с начала марта) начинается расщепление крахмала в корнях винограда и переход в надземные органы [6]. С. Добрева [5] нашла, что интенсивное снижение растворимых сахаров и увеличение крахмала в побегах наблюдается с начала февраля до конца марта. Как показывают данные табл. 2, внесенные в почву при посадке саженцев микроудобрения сокращают этот естественный процесс. Микроэлементы ускоряют расщепление крахмала в корнях и усиливают транспорт сахаров в надземные органы, что подтверждается более высоким содержанием дисахаридов в подвойной части кустов. В побегах усиливается синтез крахмала. Добавление к основному удобрению сразу трех микроэлементов оказывает отрицательное влияние на обмен углеводов соединений в органах двулетних кустов.

Весной третьего года после посадки

Таблица 3. Содержание углеводов в побегах винограда весной третьего года после посадки, полевой опыт, %

Вариант	Моносахариды	Дисахариды	Сумма сахаров	Гемиделюлоза	Крахмал
<i>Ркацителли</i>					
НРК—контроль	1,69±0,07	0,74±0,15	2,43	9,29±0,19	5,71±0,04
НРК+В	1,79±0,06	0,76±0,09	2,55	10,35±0,21	5,54±0,04
НРК+Mn	2,03±0,02	0,66±0,01	2,69	8,71±0,16	5,42±0,02
НРК+Zn	2,15±0,03	0,66±0,06	2,81	8,98±0,22	5,27±0,04
НРК+BMn	2,22±0,03	0,65±0,06	2,87	9,31±0,17	5,11±0,02
НРК+BZn	1,89±0,03	0,56±0,08	2,45	10,35±0,21	5,72±0,06
НРК+MnZn	1,62±0,07	0,44±0,05	2,06	9,99±0,20	6,01±0,04
НРК+BMnZn	2,61±0,04	0,67±0,02	3,28	10,34±0	5,03±0,03
<i>Бастардо Магарачский</i>					
НРК—контроль	3,01±0,02	0,67±0,09	3,68	11,42±0,53	5,94±0,07
НРК+В	2,57±0,04	0,77±0,08	3,34	11,07±0,18	6,31±0,01
НРК+Mn	2,36±0,06	1,08±0,22	3,44	12,03±0,50	6,39±0,10
НРК+Zn	2,94±0,10	0,95±0,15	3,89	9,91±0,16	6,52±0,12
НРК+BMn	1,42±0,17	2,33±0,12	3,75	12,72±0,24	7,11±0,10
НРК+BZn	1,44±0,19	1,72±0,05	3,16	12,86±0,33	7,94±0,08
НРК+MnZn	1,82±0,27	1,81±0,06	3,63	12,39±0,37	7,47±0,08
НРК+BMnZn	2,85±1,07	1,41±0,43	4,26	13,36±1,75	6,72±0,04

кустов (полевой опыт) количество моно- и дисахаридов в вызревших побегах обоих сортов по вариантам опыта различается, хотя статистическая достоверность этих изменений меньше, чем у двулетних кустов; при этом у сорта Ркацителли она значительно ниже, чем у сорта Бастардо Магарачский (табл.3). Последнее, возможно, связано с более консервативной наследственностью сорта Ркацителли. В побегах трехлетних кустов обоих сортов отмечается тенденция к повышению содержания гемиделюлозы, однако эти изменения статистически не достоверны.

Действие микроэлементов на содержание крахмала в побегах трехлетних кустов в целом носит такой же характер, как и двулетних. Наиболее существенное увеличение крахмала в побегах сорта Бастардо Магарачский весной третьего года происходит под влиянием совместного действия двух микроэлементов (BMn, BZn или MnZn). Для сорта Ркацителли в этот же срок определения характерно снижение крахмала в большинстве вариантов с микроэлементами. Возможно, эти различия связаны с сортовыми особенностями — одновременным наступлением процессов ресинтеза крахмала в побегах ранней весной.

Анализ содержания углеводов в побегах на четвертый год после посадки и внесения удобрений не выявил каких-либо достоверных изменений по вариантам опыта. Действие микроэлементов, внесенных при посадке саженцев, уже не сказывается.

Заключение

Создание благоприятных условий питания с момента посадки саженцев обеспечивает не только более высокую их приживаемость и рост растений в год посадки, но и способствует улучшению обмена веществ, повышению морозоустойчивости молодых виноградных растений. Внесенные при посадке удобрения оказывают влияние на азотно-углеводный обмен растений в течение трех лет. Сорта Ркацителли и Бастардо Магарачский, представляющие различные эколого-географические группы, неоднозначно реагируют на условия питания в первые годы жизни. Судя по приживаемости и росту кустов, содержанию и соотношению азотных и углеводных соединений, для сорта Бастардо Магарачский при посадке саженцев целесообразно к основному удобрению добавлять один из микроэлементов — В, Mn или Zn (с учетом их содержа-

ния в почве) или же BZn. Для сорта Ркацителли предпочтительнее сочетание двух микроэлементов — MnZn, BMn, MZn. При добавлении к основному удобрению сразу трех микроэлементов снижается приживаемость саженцев, ухудшаются процессы обмена веществ, задерживается ресинтез крахмала в побегах весной. Это может быть связано с высокой концентрацией ионов в питательном растворе, которая угнетает еще слабо развитую корневую систему растений.

Неодинаковая реакция двух сортов винограда на условия питания указывает на необходимость учета сортовых особенностей при физиологичес-

ких и агрохимических исследованиях, дифференцированного подхода при удобрении вновь закладываемых виноградников.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева Г. Ф. // Биохим. методы в физиол. раст. М., 1971. С. 103—112.
2. Марутян С. А. Биохим. аспекты формирования и диагностики морозоустойчивости виногр. раст. Ереван, 1978.
3. Плешков Б. П. Биохимия с.-х. раст. М., 1965.
4. Починок Х. Н. Методы биохим. анализа раст. Киев, 1977.
5. Добрева С. Градинарска и лозарска наука. Год XX. № 6. София, 1983. С. 94—102.
6. Stoev K., Ivantchev V. // Vitis. 1977, V. 16. P. 253—262.

Поступила 25.03.87

М. Ф. ЛУПАШКУ, М. Ф. ЛАЛА, Н. И. БОЛОКАН,
С. Н. КУШНИР, Д. П. ЗАБРИЯН

ПРОБЛЕМЫ КОНСТРУИРОВАНИЯ АГРОФИТОЦЕНОЗОВ И ПРОГРАММИРОВАНИЕ УРОЖАЕВ КОРМОВЫХ КУЛЬТУР

В Молдавской ССР, где естественные кормовые угодья практически отсутствуют, полевое кормопроизводство является основным источником грубых, сочных и концентрированных кормов. Претворение в жизнь аграрной политики партии позволило за годы XI пятилетки достичь значительной интенсификации отрасли, вследствие чего продуктивность кормового клина республики возросла по сравнению с X пятилеткой на 20% и составила в среднем за 1981—1985 гг. 44,8 ц к. ед. и 5,0 ц переваримого протеина с гектара. Однако достигнутые успехи далеко еще не удовлетворяют потребности общественного животноводства в достаточном количестве разнообразных кормов. Крайне низка и неустойчива продуктивность отрасли, ограничен ассортимент производимых кормов, недостаточен уровень производства растительного белка.

К 1990 г. в Молдавской ССР предстоит довести производство кормов до 6,5—7,0 млн т к. ед., из которых за счет полевого кормопроизводства — 3,5—3,7 млн т. В ближайшие годы продуктивность кормовых культур в республике должна быть доведена до 55—60 ц к. ед. с каждого гектара.

Реализация этих задач требует дальнейшей интенсификации полевого кормопроизводства.

Исходя из вышеизложенного, в лаборатории конструирования агрофитоценозов кормовых культур и программирования их урожаев Отдела микробиологии АН МССР проводятся фундаментальные и прикладные исследования с целью поиска и интродукции новых видов и сортов кормовых культур, обладающих высоким потенциалом продуктивности, конструирования на их основе новых агрофитоценозов, разработки новых схем получения двух-трех урожаев в год, моделирования их продукционного процесса для обеспечения программированного сбора кормовой продукции на уровне аккумуляции 2,5—3,0% фотосинтетически активной радиации (ФАР) с параметрами продуктивности 180—220 ц к. ед. и 25—28 ц переваримого протеина с каждого гектара кормового клина.

К настоящему времени нами интродуцированы, исследованы с позиций интенсивного земледелия и внедрены в производство две новые кормовые культуры — перко и райграс итальянский.

Обобщая результаты по перко, следует отметить высокую эффективность его как важнейшей промежуточной культуры. Абсолютная урожайность посевов на интенсивных фонах достигает 600—700 ц зеленого корма. Укосная масса поступает на фермы в самый ранний и в самый поздний периоды зеленого конвейера, продлевая его на две—три недели.

Преимущества культуры таковы: не требует дополнительных площадей; за короткий период (60 дней) формирует высокие урожаи; дает высокий выход белка; отличается несложным семеноводством, является сорноочищающей культурой, а следовательно, и хорошим предшественником в севообороте. Перко считается неотъемлемым компонентом в системе выращивания двух—трех урожаев корма с единицы площади в год.

Растения перко имеют довольно высокую питательность и хорошую реакцию на регулируемые факторы питания. Под влиянием усиленного минерального питания в сочетании с орошением они могут накапливать до 18—20% сырого протеина, что превышает контроль (возделывание в обычных условиях) в 2,0—2,5 раза. По нашим данным, в среднем вегетативная масса перко содержит 8—10% золь, 2,5—4,5% жира, 20—22% азотистых веществ, 25—27% клетчатки, 39—45% безазотистых экстрактивных веществ в абсолютно сухом веществе и до 60 мг каротина в 1 кг натурально-го корма.

Райграс итальянский на регулируемых агрофонах превосходит по продуктивности все однолетние травы, возделываемые в республике (800—1000 ц/га зеленой массы). Эта культура обеспечивает и высокий сбор сырого протеина — до 15—18 ц/га, достигая уровня бобовых, или в 1,5—2,0 раза превышая тритикале и кукурузу, возделываемую на зеленый корм и силос. Процентное содержание протеина в фазе колошения растений составляет 15—18% абсолютно сухого вещества.

По качеству биомасса райграса и полученное из нее сено близки к вико-овсяной смеси. Райграс является ценным компонентом для конструирования высокопродуктивных агрофито-

ценозов с люцерной и другими бобовыми травами. Совместные их посевы не только повышают продуктивность кормового поля, но и способствуют улучшению физико-химических свойств почвы, предотвращают эрозионные нарушения.

Однако интродуцируемые кормовые культуры перко и райграс итальянский при высоких дозах азотных удобрений способны накапливать предельно допустимые концентрации нитратов, что может вызвать снижение коэффициента полезного действия корма и оказывать отрицательное влияние на организм животных. Поэтому при возделывании этих кормовых культур на интенсивных фонах питания необходимо строго следить за дозами удобрений, особенно азотных, во избежание усиленного накопления в растениях нитратов и других нежелательных соединений.

В число элементов программирования высокого выхода кормовой продукции и белка входят разработки по конструированию таких высокопродуктивных агрофитоценозов, сочетание которых во времени позволяет выращивать два—три урожая с единицы площади в год. Известно, что на практике зачастую однолетние кормовые культуры высеваются одноразово, так что коэффициент использования ими энергии ФАР не превышает одного процента, а возможный период вегетации — не более 50—60%. Между тем Молдавия характеризуется обилием тепла и света, длительным периодом вегетации, плодородными землями. Путем конструирования высокопродуктивных агрофитоценозов, разработки схем получения двух-трех урожаев в год удалось на регулируемых агрофонах довести утилизацию солнечной энергии растениями до 2—3 и более процентов ФАР. Из изучаемых нами схем получения двух урожаев в год наиболее удачными в республике оказались: перко, озимый рапс или вико-овсяная смесь — кукуруза на силос — и трех — озимые злаки в чистом виде (рожь, тритикале) или в смеси с озимой викой (I урожай), кукуруза с соей (II урожай) и перко или озимый рапс (III урожай).

Схема размещения культур в экспериментальных севооборотах (НЭБ АН МССР)

Год	Севооборот			
	I	II	III	IV
1980	Три урожая: озимая рожь + озимая вика; кукуруза + соя; перко	Два урожая: озимая пшеница на зерно; кукуруза на зеленый корм	Два урожая: озимый ячмень на зерно; кукуруза на зеленый корм	Люцерна 1-го года
1981	Три урожая: вика + овес; кукуруза + соя; перко	Люцерна 1-го года	Два урожая: перко; соя на зерно	Люцерна 2-го года
1982	Три урожая: вика + овес; кукуруза + соя; перко	Люцерна 2-го года	Кукуруза на зерно	Люцерна 3-го года (1 укос), кукуруза на силос; перко
1983	Люцерна 1-го года	Люцерна 3-го года (3 укоса); кукуруза на з/к	Два урожая: вика + овес; кукуруза на силос	Кормовая свекла
1984	Люцерна 2-го года	Два урожая: тритикале на зерно; кукуруза на з/к	Два урожая: тритикале на зерно; кукуруза на з/к	Кукуруза на зерно
1985	Люцерна 3-го года + райграс (2 укоса); кукуруза на з/к*	Кукуруза на зерно	Кормовая свекла	Два урожая: вика + овес, кукуруза на силос
Соотношение культур в севообороте, %				
Зерновые из них озимые	—	50,0	66,8	16,7
Кормовые в том числе люцерна	100	33,4 50,0	33,4 33,2	— 83,3
	50,0	50,0	—	50,0

* Зеленый корм.

Успешное решение проблемы дальнейшей интенсификации полевого кормопроизводства возможно путем внедрения на орошаемых землях интенсивных кормовых и зерно-кормовых севооборотов короткой ротации, где на основе регулирования основных факторов и рационального размещения культур во времени и пространстве достигается использование практически всего безморозного периода. Нами завершено исследование одной ротации нескольких типов названных севооборотов, предназначенных для хозяйств с крупными фермами и животноводческими комплексами. В этих севооборотах люцерна занимала 50% площади, один из них был без люцерны (схема). Степень насыщения их зерновыми культурами была различной. В севооборот I зерновые не включали, в остальных они составляли соответственно 50,0, 66,8 и 16,7%.

Исследования проведены на территории Научно-экспериментальной ба-

зы Академии наук Молдавской ССР в 1980—1985 гг., на шести агрофонах увлажнения и удобрения; 1 — контроль (без орошения и удобрений); 2 — рекомендуемый фон удобрений без орошения; 3 — расчетные нормы удобрений без орошения; 4 — орошение; 5 — рекомендуемый фон удобрений при орошении; 6 — расчетные нормы удобрений при орошении. Количество туков рассчитывали по выносу питательных веществ с урожаем, с учетом сохранения и повышения плодородия почвы. При этом планировали два уровня урожайности в условиях богары и два — при орошении (продуктивность, достигнутая в ранее проведенных опытах и возможная: на богаре — при естественной влагообеспеченности, на орошаемых землях — по ФАР). За расчетный уровень урожайности при орошении принята продуктивность кормовых культур и агрофитоценозов, соответствующая накоплению 2,5—3,0% ФАР в среднем за ротацию севооборотов.

Таблица 1. Показатели продуктивности, использования природных ресурсов и невосполнимой энергии в кормовых севооборотах

Показатель	Агрофоны					
	1	2	3	4	5	6
I	2	3	4	5	6	7
Севооборот I						
Продуктивность абсолютно сухой биомассы, т/га	8,75	10,60	12,59	13,05	19,97	21,45
Продуктивность к. ед., т/га	8,05	10,18	11,86	11,38	18,87	20,94
Выход переваримого протеина, т/га	1,27	1,63	1,88	1,81	2,91	3,21
Накопленная энергия ФАР, млн кДж/га	164,20	197,87	234,10	245,40	371,05	403,28
КПД ФАР, %	1,01	1,22	1,45	1,51	2,29	2,49
Суммарное водопотребление, м³/га	4526	—	4787	6708	—	7049
Коэффициент водопотребления, м³/т сухой биомассы	517	—	380	514	—	324
Среднегодовое количество внесенных минеральных удобрений, кг д.в.	—	N ₁₂₂ P ₉₇ K ₉₇	N ₁₈₅ P ₁₄₃ K ₁₄₃	—	N ₁₈₅ P ₁₄₃ K ₁₄₃	N ₂₄₇ P ₁₉₀ K ₁₉₀
Эффективность внесенных удобрений (прибавка абсолютно сухой массы, кг/1 кг NPK)	—	6,8	10,7	—	16,5	15,6
Чистый доход, руб/га	329	420	508	537	900	1025
Себестоимость 1 т к. ед., руб.	40	39	37	39	31	29
Севооборот II						
Продуктивность абсолютно сухой биомассы, т/га	9,96	11,37	13,37	15,49	20,71	22,32
Продуктивность к. ед., т/га	7,91	9,08	10,57	11,93	16,10	17,65
Выход переваримого протеина, т/га	0,95	1,11	1,28	1,61	2,06	2,22
Накопленная энергия ФАР, млн кДж/га	183,82	215,42	255,87	293,44	386,18	432,60
КПД ФАР, %	1,13	1,28	1,49	1,72	2,21	2,49
Суммарное водопотребление, м³/га	4824	—	5348	7010	—	7175
Коэффициент водопотребления, м³/т сухой биомассы	478	—	391	445	—	315
Среднегодовое количество внесенных минеральных удобрений, кг д.в.	—	N ₈₅ P ₇₀ K ₇₀	N ₁₃₀ P ₁₀₀ K ₁₀₀	—	N ₁₃₀ P ₁₀₀ K ₁₀₀	N ₁₈₅ P ₁₄₃ K ₁₄₃
Эффективность внесенных удобрений (прибавка абсолютно сухой массы, кг/1 кг NPK)	—	6,6	11,0	—	16,1	15,9
Чистый доход, руб/га	197	225	468	405	578	616
Себестоимость 1 т к. ед., руб.	37	39	36	36	32	32
Севооборот III						
Продуктивность абсолютно сухой биомассы, т/га	10,87	13,76	15,76	12,69	19,33	23,00
Продуктивность к. ед., т/га	8,36	11,39	12,61	10,37	16,19	18,72
Выход переваримого протеина, т/га	0,75	1,09	1,23	1,03	1,69	1,96
Накопленная энергия ФАР, млн кДж/га	196,07	245,36	280,72	234,60	350,15	417,08
КПД ФАР, %	1,23	1,55	1,78	1,44	2,15	2,57
Суммарное водопотребление, м³/га	4831	—	5122	6538	—	6899
Коэффициент водопотребления, м³/т сухой биомассы	440	—	332	509	—	295
Среднегодовое количество внесенных минеральных удобрений, кг д.в.	—	N ₁₀₀ P ₇₅ K ₇₅	N ₁₅₅ P ₁₂₀ K ₁₂₀	—	N ₁₅₅ P ₁₂₀ K ₁₂₀	N ₂₁₅ P ₁₆₅ K ₁₆₅
Эффективность внесенных удобрений (прибавка абсолютно сухой массы, кг/1 кг NPK)	—	11,1	9,8	—	15,0	16,9
Чистый доход, руб/га	432	685	815	398	947	1213
Себестоимость 1 т к. ед., руб.	34	32	31	37	30	29

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
Севооборот IV						
Продуктивность абсолютно сухой биомассы, т/га	13,07	15,49	16,76	18,40	22,47	24,56
Продуктивность к. ед., т/га	9,73	11,58	12,56	14,01	17,85	19,53
Выход переваримого протеина, т/га	1,16	1,40	1,52	1,77	2,31	2,52
Накопленная энергия ФАР, млн кДж/га	236,23	278,47	300,92	328,60	402,61	439,73
КПД ФАР, %	1,63	1,92	2,07	2,18	2,69	2,93
Суммарное водопотребление, м³/га	4556	—	4768	6258	—	6521
Коэффициент водопотребления, м³/т сухой биомассы	349	—	284	340	—	265
Среднегодовое количество внесенных минеральных удобрений, кг д.в.	—	N ₉₃ P ₇₈ K ₇₈	N ₁₄₀ P ₁₂₃ K ₁₂₃	—	N ₁₄₀ P ₁₂₃ K ₁₂₃	P ₁₆₅ P ₁₆₅ K ₁₆₅
Эффективность внесенных удобрений (прибавка абсолютно сухой массы, кг/1 кг NPK)	—	9,9	10,0	—	14,3	15,7
Чистый доход, руб/га	467	416	717	876	1139	1354
Себестоимость 1 т к. ед., руб.	40	39	39	36	34	33

Неотъемлемой составной частью интенсивных севооборотов было насыщение их промежуточными культурами, что позволило в регулируемых условиях за счет наиболее полного использования потенциального периода вегетации (периода со среднесуточной температурой воздуха выше +5°C) получить за ротацию (6 лет), в зависимости от типа севооборота, от 10 до 21 полноценных урожаев. Показатели продуктивности, некоторые энергетические и экономические параметры изученных севооборотов приведены в табл. 1. Потенциальная продуктивность кормовых единиц в среднем за ротацию севооборотов составила 17,65—20,94 т/га, переваримого протеина — 1,96—3,21. Полученные при этом параметры максимального аккумулирования урожая ФАР в среднем за ротацию севооборотов колебались в пределах 2,5—2,9%, что

близко к расчетным (2,5—3,0%). В результате исследований нами установлен эквивалент продуктивности для условий региона, соответствующий одному проценту ФАР: 9—10 т к. ед. и 1,0—1,2 т переваримого протеина, или 146—167 млн кДж/га энергетического содержания этой продукции. Уровень фотосинтетического потенциала посевов в севооборотах определялся преимущественно наличием таких культур, как люцерна, кукуруза и кормовая свекла, поглощение которыми энергии ФАР шло в прямой зависимости от величины листовой поверхности, а последний зависел от агрофона (табл. 2).

Анализ данных показал, что нарастание листовой поверхности у кукурузы протекало особенно интенсивно у растений, получивших расчетные дозы удобрений на фоне орошения. Максимальная величина площади

Таблица 2. Влияние минерального питания и орошения на показатели фотосинтетической деятельности кормовых культур (1983—1985 гг.)

Вариант	Кукуруза на силос		Кормовая свекла		Люцерна 1-го года	
	максимальная площадь листьев, тыс. м²/га	ФП* млн м²/сут/га	максимальная площадь листьев, тыс. м²/га	ФП млн м²/сут/га	максимальная площадь листьев, тыс. м²/га	ФП, млн м²/сут/га
Контроль (без удобрений, без орошения)	31,70	1,57	30,90	2,26	20,79	1,54
Расчетные дозы удобрений на богаре	35,66	1,89	59,16	4,46	26,01	1,94
Орошение без удобрений	34,08	1,74	33,19	2,10	36,52	3,09
Расчетные дозы удобрений и орошение	41,26	2,13	82,20	5,54	43,00	3,61

* Фотосинтетический потенциал.

листьев кукурузы в этом варианте составила 41,3 тыс. м²/га. Удобрение растений на богаре в меньшей степени способствовало росту площади листьев кукурузы по сравнению с вариантом опыта, где применение удобрений сочеталось с поливом. Отмечался также меньший рост листовой поверхности у орошаемых растений без дополнительного внесения удобрений (вариант орошение без удобрений).

У кормовой свеклы под влиянием регулируемых агрофонов формируется значительно более мощный ассимиляционный аппарат по сравнению с посевами кукурузы. Максимальная площадь листовой поверхности наблюдалась у растений свеклы, как и у кукурузы, в вариантах с применением расчетных доз минеральных удобрений на фоне орошения. Процесс нарастания площади листьев у таких растений был активным на протяжении всего периода вегетации. Кроме этого, у растений в таких условиях наблюдался быстрый рост листовой поверхности и увеличение продолжительности жизнедеятельности листьев всех ярусов. Вместе с тем усиленное питание и орошение приводили к чрезмерному развитию листовой поверхности у растений и снижению чистой продуктивности фотосинтеза, особенно в середине вегетации. Но, несмотря на это, самый высокий урожай корнеплодов был все же в данном варианте опыта.

Удобрённые растения кормовой свеклы на богаре формировали значительно менее мощный листовой аппарат, максимальная его величина составила 59,16 тыс. м²/га. Малоэффективным для свеклы оказалось применение орошения без внесения удобрений. Здесь площадь листовой поверхности почти не отличалась от таковой контрольных растений. Люцерна 1-го года произрастания в отличие от вышеописанных кормовых культур была более отзывчива на орошение. В среднем за все укусы площадь листьев у поливной люцерны повысилась на 75%, а в варианте с удобрением без полива — на 25% против контроля (без орошения и без удобрений).

Значительное увеличение площади листьев во всех укусах было достигну-

то в результате совместного применения орошения и удобрений. Так, у растений, произрастающих на фоне расчетных доз удобрений и орошения, на одном гектаре посева образовалось листьев с общей площадью в два раза большей, чем в варианте без орошения и без удобрений.

О мощности листового аппарата посевов в целом за вегетацию можно судить по величине фотосинтетического потенциала. Хорошими посевами, как известно, считаются те, у которых фотосинтетические потенциалы составляют не менее 2 млн м²/сут/га в расчете на каждые 100 дней фактической вегетации. Из данных табл. 2 видно, что при внесении расчетных доз минеральных удобрений при орошении фотосинтетический потенциал посевов кукурузы возрос на 35% по сравнению с контролем и составил 2,13 млн м²/сут/га. Применение расчетных доз минеральных удобрений на богаре повышало фотосинтетический потенциал посевов на 19% по сравнению с контролем. Поливы оказали незначительное влияние на рост площади листьев кукурузы, особенно в первую половину вегетации, в связи с этим фотосинтетический потенциал у растений при орошении возрос всего на 10% (1,7 млн м²/сут/га). Самый низкий фотосинтетический потенциал посевов кукурузы был у контрольных растений (1,6 млн м²/сут/га).

Высокий фотосинтетический потенциал на посевах кормовой свеклы был в 2,0—2,5 раза больше, чем кукурузы. Это связано с большей площадью ее ассимиляционного аппарата и длительностью его работы. У кормовой свеклы, произрастающей в условиях орошения без внесения под растения удобрений, фотосинтетический потенциал был меньше, чем в остальных вариантах опыта, из-за преждевременного отмирания листьев нижних ярусов. Последнее может быть объяснено недостаточностью обеспечения растений минеральным питанием.

Орошение люцерны способствовало увеличению фотосинтетического потенциала посева, так как у таких растений наблюдались более интенсивный прирост листовой поверхности и удлинение периода биологической их активности. В орошаемых условиях ве-

личина этого показателя колебалась у растений различных вариантов от 3,09 до 3,61 млн м²/сут/га. Орошение и расчетные дозы удобрения повышали фотосинтетический потенциал люцерны в 2,3 раза по сравнению с контрольными растениями.

Таким образом, совместное применение орошения и удобрений значительно усиливало влияние каждого из этих агротехнических приемов, применяемых в отдельности, и приводило к повышению мощности фотосинтетического потенциала посевов, а следовательно, и к увеличению сбора сухой биомассы с единицы площади.

Высокая степень интенсификации севооборотов способствовала не только увеличению поглощения солнечной энергии, но также и экономному использованию влаги, минеральных удобрений и других ресурсов. Так, наименьший коэффициент водопотребления получен в севообороте IV (на программном фоне он составил 265 м³/т сухой биомассы). Несколько уступали ему по этому показателю севообороты III, II и I (соответственно: 295, 315 и 324 м³/т сухой биомассы). Эффективность использования удобрений была достаточно высокой (15,6—16,9 кг сухой биомассы на 1 кг NPK) и существенно не отличалась по севооборотам. Целесообразность применения расчетных норм удобрений на программный урожай подтверждается и экономическими параметрами. На этом фоне получены за ротацию севооборота наивысшие показатели чистого дохода и наименьшие — себестоимости продукции.

Насыщение севооборотов промежуточными культурами позволило довести степень использования потенциального периода вегетации до 90% и более. Повышение уровня интенсификации кормового поля обеспечивает не только рост урожая кормовых культур, но и некоторое качественное улучшение состава биомассы. Так, валовой сбор сухой биомассы люцерны и кукурузы — основных культур

интенсивных кормовых севооборотов — под влиянием программированных доз NPK в условиях орошения соответственно по культурам достигал 140,4 и 167 ц/га, прирост по отношению к абсолютному контролю без орошения и без удобрений составил 94,0 и 117,2 ц/га.

В этих же условиях в биомассе люцерны накапливалось до 27,9, а кукурузы до 15,7 ц/га сырого, или соответственно 20,8 и 8,76 ц/га переваримого протеина, то есть в сравнении с обычными условиями возделывания выход протеина по люцерне увеличился в 3, а по кукурузе — в 3,8 раза. Интенсивное возделывание названных культур мало отразилось на накоплении ими минеральных солей (кальция и фосфора), однако повысило содержание калия, что вызывает необходимость дополнительного включения в рацион солей натрия (с целью предотвращения нарушения оптимального соотношения между натрием и калием), и практически не превышало уровень клетчатки, высокое содержание которой, как известно, приводит к снижению питательной ценности корма.

Результаты исследований по интродукции, конструированию агрофитоценозов кормовых культур, а также по интенсификации кормовых севооборотов вошли в соответствующие рекомендации и переданы Госагропрому МССР для внедрения в отрасль.

Приоритетными направлениями дальнейших исследований лаборатории станут разработки теоретических основ и практических приемов конструирования новых схем высокопродуктивных агрофитоценозов в системе выращивания двух-трех урожаев зерна с единицы площади в год, новых типов кормовых и зерновых севооборотов с основами программирования урожаев, а также работы по моделированию продукционного процесса кормовых культур.

Поступила 16.03.87

МИКОЛОГИЯ И ВИРУСОЛОГИЯ

Н. Н. БАЛАШОВА

ПРИМЕНЕНИЕ КОНЦЕПЦИИ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ПО ИММУНИТЕТУ РАСТЕНИЙ

Проблема иммунитета — невосприимчивости, защищенности, иммунности, неприступности, непоражаемости, неприкосновенности — издавна занимала умы человечества и рассматривалась как проблема общей биологии. Понятие об иммунитете вошло в биологию из обихода социальных отношений, где этим термином обозначают освобождение определенных лиц от каких-либо повинностей, обязательных для других граждан. Известно, что статус дипломатической неприкосновенности существует в кодексе международных отношений и предусматривает иммунитет государств, международных организаций, консульский, парламентский и т. п.

Биологи первоначально использовали термин «иммунитет» только для обозначения защиты организма от микробов. Основатель учения об иммунитете И. И. Мечников термином «иммунитет» обозначал общую систему защитных реакций, благодаря которым организм может выдержать нападение болезнетворных микробов. Он же впервые провел систематические исследования проявлений антимикробного иммунитета у бактерий, простейших, грибов, растений, а также у многих беспозвоночных и позвоночных животных. В основополагающих трудах Н. И. Вавилова [10, 11] по изучению иммунитета у растений мечниковское определение полностью сохранено, оно дополнено колоссальным материалом о феномене иммунитета и общих закономерностях его биогенеза, об иммуногенетике растений. Наряду с конституциональным иммунитетом авторы начинают широко рассматривать приобретенный. Классические работы Л. Пастера и др. показали значение так называемых гуморальных факторов иммунитета в защите чело-

века и позвоночных животных от вредных микроорганизмов [8]. Крупным иммунологом в нашей стране был и Л. А. Зильберг. Детализируя мечниковскую формулировку, он определил антимикробный иммунитет как совокупность всех наследственно полученных и индивидуально приобретенных организмом свойств, препятствующих проникновению и размножению микробов, вирусов и других патогенных агентов, а также защищающих организм от действия токсических веществ, продуцируемых патогенами [18].

Позднее явление иммунитета получает более широкое толкование. Иммунитет рассматривается не только как система защиты от микробов, но и от насекомых-вредителей, а также от заболеваний, вызванных членистоногими и другими организмами [29]. А в отдельных прикладных разделах физиологии растений и животных наряду с устойчивостью к микробам и другим паразитам рассматривается устойчивость и к химическим веществам, радиорезистентность [15]. Большое значение в практике медицины и сельского хозяйства приобрела резистентность микробов к химическим ядам, обуславливающая выживаемость и высокую агрессивность определенных видов микроорганизмов (привыкание к антибиотикам).

В медицине в связи с проблемой трансплантации органов собственно иммунитет как антимикробную защиту стали рассматривать как частный случай защиты от чужеродной генетической информации [8, 9, 24].

Тщательные исследования иммунитета человека привели к возможности математического моделирования работы системы иммунитета применитель-

но к каждому типу воздействия и индивидууму [22].

Значение иммунитета как основной системы жизнеобеспечения хорошо просматривается и в связи с новой болезнью, которую последнее время образно именуют чумой XX в. — это синдром приобретенного иммунодефицита (СПИД). В последние годы убедительно показано, что назначение иммунной системы — оставить в организме человека клетки только одной, неповторимой, присущей только ему генной «фамилии». Это обеспечивает необходимое для жизни постоянство внутренней среды организма, его гомеостаз. Существуют первичные и вторичные иммунодефициты. Если первые — это результат генетических причин, то вторые могут быть следствием ослабления организма после стресса, перенесенной операции и т. д. Для «ремонта» иммунной системы в мире создан целый арсенал средств, которые избирательно действуют на повышение активности отдельных ее элементов [25].

Но самым опасным является приобретенный иммунодефицит. Так, вирус СПИД поселяется в Т-лимфоцитах и как бы выключает их, тем самым блокируя иммунную систему. Организм с «выключенной» иммунной системой погибает от любой, казалось бы, самой безобидной инфекции. В настоящее время выявлены и другие паразитические микроорганизмы, повреждающие иммунную систему [26].

Но основная функция лимфоидной системы — обеспечение физиологического гомеостаза, т. е. поддержание структурной и функциональной целостности организма позвоночных. Лимфоидная система характерна только для последних и предполагает, что она явилась результатом какого-то единичного события в эволюции [27]. В общем плане иммунитет рассматривается Н. В. Васильевым [21] как совокупность исторически сложившихся адаптационных механизмов, предотвращающих нарушение гомеостаза биогенными макромолекулярными факторами как экзо-, так и эндогенной природы.

Следовательно, устойчивость как свойство, характерное для всех орга-

низмов, поддерживается постоянством внутренней среды живых систем и обуславливается двоякого рода механизмами — обратимыми реакциями, возникающими в ответ на изменения окружающей среды, с одной стороны, и эволюционными реакциями, основанными на избирательном выживании и размножении наиболее приспособленных особей, — с другой. Но, как писал Д. Д. Вердеревский [12], вся эволюция как животного, так и растительного мира протекала и протекает в условиях постоянного действия жесткого инфекционного фона, образуемого комплексом гнилостных сапрофитных микроорганизмов, пищевая специализация которых позволяет им использовать органическое вещество тела данного вида животного или растения в качестве пищи; в условиях действия такого инфекционного фона сохранять жизнь и эволюционировать могут только такие организмы, генотип которых включает в себя антимикробный неспецифический иммунитет против комплекса сапрофитов, являющихся «потенциальными патогенами»; все организмы, теряющие этот иммунитет, обречены на гибель. На основе такого неспецифического антимикробного иммунитета формируется в эволюции путем естественного отбора устойчивость и к определенным патогенам, т. е. специфическая реакция резистентности.

В данном случае Д. Д. Вердеревский объяснял своей теорией возникновение природного естественного конституционального иммунитета у растений. Феномен конституционального иммунитета выявляется в результате биологического взаимодействия организмов, в частности возбудителей болезней, вредителей и растений.

В селекции на иммунитет это привело к широкому использованию инфекционных фонов и получению на этой основе устойчивых к болезням сортов сельскохозяйственных растений [1, 2, 7, 13, 14, 16, 17, 28].

Сведения о природе и механизмах конституционального иммунитета постоянно пополняются. Как показывает обобщающая работа С. Н. Румянцева [27], во всех случаях за конституциональный иммунитет ответственно молекулярное устройство ор-

ганизма. Но нельзя рассматривать иммунитет только с позиций взаимодействия биологических молекул и даже организмов. «Клетку, выявляющую реакции иммунитета», — писал Н. И. Вавилов [11, с. 280, 286], — приходится рассматривать не как выхваченную из общего комплекса, а во взаимодействии со средой... Меняя условия среды, можно в той или иной степени изменить и реакции иммунитета».

В этой связи представляет значительный интерес подход к проблеме иммунитета с позиций экологической генетики. Как отмечает А. А. Жученко [19, 20], сопряженная эволюция растений и их специфических паразитов проходила одновременно с формированием общих и специфических приспособительных реакций растения-хозяина и патогена к варьирующим условиям внешней среды. На этом основании автор предполагает, что сформировались коадаптированные генетические системы, обуславливающие устойчивость растений к патогенам и абиотическим факторам среды. Блоки генов адаптации можно рассматривать в качестве основных элементов «памяти» вида, «памяти» об экологических ситуациях прошедших поколений, включающих абиоту и биоту, в том числе и поражение патогенами.

Анализ экспериментальных материалов лаборатории иммуногенетики Института экологической генетики АН МССР показал, что существует тесная эволюционно обусловленная взаимосвязь устойчивости к патогенам и абиотическим факторам среды. Направленность отбора на устойчивость только к одному фактору в силу интегративной реакции растений снижает адаптивный потенциал селективируемой формы. Стратегия в создании болезнеустойчивых сортов должна строиться с учетом повышения адаптивности к условиям внешней среды в конкретной экологической нише [3, 4].

Вопрос приоритета фона отбора должен выделяться в каждом конкретном случае самостоятельно, но очевидно, что сорта и гибриды должны обладать экологической устойчивостью и высокой продуктивностью. Направленность отбора только на один признак — будь это продуктив-

ность, качество или устойчивость, в силу интегрированности реакций растений, нарушения его энергетического баланса, снижает общую приспособленность организма. Последнее отчетливо просматривается именно в интенсивном производстве, когда для поддержания таких сортов на должном уровне требуются большие затраты невосполнимой энергии. Поэтому в практике селекции не следует идти отдельно путем селекции на устойчивость к абиотическим факторам, к патогенам, селекции на продуктивность и качество.

Выбор приоритета позволяет целенаправленно и более экономно вести селекцию на комплекс хозяйственно ценных признаков. Подход к проблеме устойчивости растений к патогенам с позиций экологической генетики позволил по-новому осветить и некоторые пути к познанию природы иммунитета, связать общие реакции на поражение патогенами и абиотическими стрессовыми воздействиями с ускорением, замедлением или относительным постоянством метаболических процессов, с темпами старения [6]. Устойчивые растения в экстремальных условиях стареют медленнее. Это было показано по такому тесту, как сумма стерина, холестерина — индикаторы процессов старения у растений и животных, а также при изучении ультраструктуры клеток растений томата, контрастных по устойчивости к вирусам [5, 23].

Таким образом, иммунитет, невосприимчивость, устойчивость, толерантность с позиций общей биологии обеспечиваются: 1) особенностями молекулярного устройства, структурной и ультраструктурной организации, морфоанатомического строения организмов; 2) механизмами, предотвращающими нарушение гомеостаза у живых систем, генетически обусловленных темпов их старения; 3) высоким адаптивным потенциалом организмов.

Для управления иммунной системой человека, животных и растений в настоящее время применяется целый арсенал биологических и химических методов и средств. Повышение степени управляемости иммунитетом — насущная задача будущих исследований.

ЛИТЕРАТУРА

1. Апруда П. И., Весминыш Г. Э., Божинова И. // Генетика иммунитета и селекция с.-х. раст. на устойчивость в Молдавии. Кишинев, 1984. С. 139—147.
2. Балашова Н. Н. Фитофтороустойчивость рода *Lycopersicon* Tournef и методы исследования ее в селекции томата. Кишинев, 1979. С. 168.
3. Балашова Н. Н. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1985, № 4. С. 1—10.
4. Балашова Н. Н. // Первая национальная конф. по иммуногенетике раст. София, 1986. С. 49—59.
5. Балашова Н. Н., Кинтя П. К., Лазурьевский Г. В., Тимина О. О., Руцук В. С., Балашова И. Т., Мащенко Н. Е., Бобейко В. А., Демидов Е. С. // Генетика иммунитета и селекция с.-х. раст. на устойчивость в Молдавии. Кишинев, 1984. С. 34—52.
6. Балашова Н. Н., Простакова Ж. Г., Юрку А. И., Бронштейн А. И. // Генетич. основы селекции с.-х. культур в Молдавии. Кишинев, 1986. С. 14—26.
7. Бондаренко А. А., Артамонова Э. С. // Генетика иммунитета и селекция с.-х. раст. на устойчивость в Молдавии. Кишинев, 1984. С. 108—120.
8. Бернет Ф. Целостность организма и иммунитет. М., 1964. С. 184.
9. Бернет Ф. Кисточная иммунология. М., 1971. С. 542.
10. Вавилов Н. И. // Изв. Петровской с.-х. акад. 1919, № 1—4. С. 1—174.
11. Вавилов Н. И. // Избр. труды. Т. II. М., 1967.
12. Вердеревский Д. Д. Иммунитет раст. к инфекц. заболеваниям. Кишинев, 1968. С. 1—192.
13. Вердеревская Т. Д., Бивол Т. Ф., Кеглер Х., Кукурузак Е. А. // Генетика иммунитета и селекция с.-х. раст. на устойчивость в Молдавии. Кишинев, 1984. С. 99—107.

14. Войтович К. А., Апруда П. И., Новицкий Э. С., Постолатий Т. А. // Генетика иммунитета и селекция с.-х. раст. на устойчивость в Молдавии. Кишинев, 1984. С. 129—139.
15. Гончаренко Е. Н., Кудряшов Ю. Б. Гипотеза эндогенного фона радиорезистентности. М., 1980. С. 1—176.
16. Гузун Н. И. // Генетика иммунитета и селекция с.-х. раст. на устойчивость в Молдавии. Кишинев, 1984. С. 152—160.
17. Гусева Л. И. // Генетика иммунитета и селекция с.-х. раст. на устойчивость в Молдавии. Кишинев, 1984. С. 166—188.
18. Зильберг Л. А. Основы иммунологии. М., 1958. С. 500.
19. Жученко А. А. Экологич. генетика культ. раст. Кишинев, 1980. С. 1—585.
20. Жученко А. А. // Генетика иммунитета и селекция с.-х. раст. на устойчивость в Молдавии. Кишинев, 1984. С. 10—34.
21. Луцук Н. Б., Васильев Н. В. Витаминный иммунитет. М., 1979. С. 7—21.
22. Марчук Г. И. Математич. моделирование в иммунологии. М., 1981.
23. Палилова А. Н., Балашова Н. Н., Орлов П. А., Балашова И. Т., Кинтя П. К. // Генетич. методы ускорения селекц. процесса. Кишинев, 1986. С. 166—175.
24. Петров Р. В. Иммунология и иммуногенетика. М., 1976. С. 336.
25. Петров Р. В. Иммунология. М., 1982.
26. Петров Р. В. // Наука и жизнь. 1986, № 2. С. 37—42.
27. Румянцев С. Н. Конституциональный иммунитет и его молекулярно-экологич. основы. Л., 1983. С. 210.
28. Стрельникова Т. Р., Маштакова А. Х. // Генетика иммунитета и селекция с.-х. раст. в Молдавии. Кишинев, 1984. С. 161—166.
29. Шапиро И. Д. Иммунитет полевых культур к насекомым и клещам. Л., 1985. С. 321.

Поступила 01.04.87

ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

А. В. МУРИН, В. Н. ЛЫСИКОВ

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
НОВОГО ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ
ГЛАДИОЛУСА

Гладиолус — ведущая цветочная культура, выращиваемая на срез. Его можно отнести к числу объектов, удобных для эксперимента, поскольку он обладает как генеративным, так и вегетативным способами размножения. Это позволяет экспериментатору по желанию легко за счет перехода на вегетативное размножение удерживать и сохранить почти любую изменчивость [1]. Однако в то же время гладиолус и трудный объект, поскольку он тетраплоид $2n=60$, порой со значительной стерильностью, с довольно сложным, как минимум, трехлетним циклом размножения [7, 8, 9].

В течение 1970—1986 гг. перед нами стояла задача, применяя современные методы генетики, в первую очередь экспериментальный мутагенез и рекомбиногенез, получить новый исходный селекционный материал, принципиально отличающийся от ранее известного. В результате использования набора химических мутагенов и действия ионизирующих излучений как на семена, пыльцу и другие генеративные органы, так и на клубнелуковицы, клубнелуковицы или на вегетирующие части растения и их точки роста, получен большой исходный материал с широким спектром изменчивости сразу по многим показателям [2, 3, 5].

Привлечение методики экспериментального рекомбиногенеза и вовлечение полученных мутантов и рекомбинантов в скрещивание с разнообразным материалом и между собой позволило сохранить и усилить даже такие редкие изменения, которые раньше не были характерны для культурного гладиолуса. Выращивание же сеянцев на специально созданном улучшенном агрофоне дало воз-

можность выявлять рекомбинанты интенсивного типа. Так, вместе с очень большим, весьма интересным и перспективным для селекции исходным материалом получен ряд форм, ранее не присущих этой культуре [4—6]. Среди них 5 групп фактически дали пять новых направлений в селекции гладиолуса: ароматные, ремонтантные, махровые, муаровые, короткостебельные.

Воздействию факторов подвергнуто 32 500 растений (табл. 1), всего с новыми признаками выделено 33 растения, или 0,1%. Частота появления ароматных, махровых, короткостебельных форм была несколько выше по сравнению с ремонтантными и муаровыми. После селекционной проработки из 20 000 растений с новыми признаками выделено 615, или 3,1%.

Наиболее значимую и многочисленную группу представляют ароматные. Для их получения использована комбинированная обработка семян сортов, не обладающих ароматом (Оскар, Джек оф Спайдс, Грин Айс и др.), и последующие повторные обработки клубнелуковиц, что позволило выделить сравнительно небольшое число мутантов, обладающих разнообразным и достаточно хорошо различимым ароматом. Затем в первых же вегетативных потомствах отобраны экземпляры с более четким ароматом. В последующем предложены условия классификации этих мутантов по аромату: кофейный, фруктовый, гвоздичный, розовый, душистого табака, фиалки и др. Интересно, что лучшие из них получены при обработке семян нитрозометилмочевинной или нитрозоэтилмочевинной и последующей обработкой клубнелуковиц этиленминном в комбинации с гамма-облучением.

Таблица 1. Создание форм гладиолуса с новыми признаками (1970—1986 гг.)

Форма с новыми признаками	Мутагенные факторы			Гибридизация		
	к-во растений	выделено мутантов	%	гибридные сеянцы	выделено рекомбинантных	%
Ароматные	5 000	10	0,2	12 500	500	4,0
Ремонтантные	10 000	6	0,06	1 000	10	1,0
Махровые	15 000	15	0,1	1 500	30	2,0
Муаровые (пестрые)	2 000	1	0,05	5 000	75	1,5
Короткостебельные	500	1	0,2	—	—	—
Всего	32 500	33	0,1	20 000	615	3,1

Мутанты обладали четким ароматом, который значительно усиливался в солнечную погоду. Особенно сильно он ощущался в фазе раскрытия бутона. Наличие аромата указывало на образование у мутантов эфирного масла, а различие в запахе подтверждало их мутационную природу, так как обычно культуре присущ только один определенный аромат. Возможно, различие в запахе было обусловлено вторичными мутациями, блокирующими продуцирование разных компонентов эфирных масел.

Проведенная затем селекционная проработка мутантов с использованием скрещиваний (между мутантами, мутантами и выделяющимися по декоративности сортами, мутантами и гладантерой) за счет рекомбинационной изменчивости дала возможность усилить аромат, увеличить его разнообразие (получены номера с промежуточным смешанным букетом) и намного улучшить декоративность новых форм.

Созданный исходный материал ароматных гладиолусов (500 номеров) является новым в селекции гладиолуса и способствует значительному улучшению этой культуры.

С помощью мутагенных факторов были созданы ремонтантные формы с повторным цветением, позволяющие получать в условиях Молдавии до трех хороших срезов соцветий за сезон. Это можно объяснить снятием апикального доминирования в результате перераспределения фитогормонов с центральной точки роста на боковые или увеличения в растении их концентрации. Скрещивание мутантов между собой способствовало закреплению этого признака, получению улучшенных форм. Они подразделены на следующие типы: *стебле-*

вой — повторные соцветия формируются из спящих почек стебля после среза соцветия; *стебле-клубнелуковичный* — повторные соцветия образуются из спящей почки на стебле после среза первого соцветия и из терминальной почки дочерней клубнелуковицы, сформированной в текущем сезоне; *дочерне-клубнелуковичный* — повторные соцветия формируются из терминальной и латеральной почек дочерней клубнелуковицы, образованной в текущем сезоне; *клубнелуковичный* — повторные соцветия формируются за счет ускоренного роста и развития латеральных почек материнской клубнелуковицы.

Весьма перспективна группа гладиолусов с махровыми цветками. Махровые мутанты получены в основном в вариантах с применением несколько повышенных доз гамма-радиации. Обработке обычно подвергали гибридные семена как в комбинации с химическими мутагенами, так и отдельно. Наиболее сильная махровость наблюдалась в вариантах с облучением сухих семян с последующей их обработкой нитрозометилмочевинной.

Махровость у мутантов классифицирована на следующие типы: *полная махровость* — все тычинки и плодolistики превращены в лепестковидные структуры, растения стерильны; *неполная махровость* — в лепестковидные образования превращены только тычинки или их часть, растения фертильны; *меристематическая махровость* образуется за счет деятельности придаточных меристем цветка, при этом может увеличиваться число долей околоцветника, тычинок и плодolistиков, фертильность сохраняется; *фасциированная махровость* возникает за счет фасциации соцветия, растения фертильны.

Таблица 2. Оценка исходного материала гладиолуса по классам окраски. (1978—1986 гг.)

Класс окраски	Звания		Диплом степени			Грамоты
	чемпион	лидер	1-й	2-й	3-й	
Белые	5	7	8	8	11	4
Желто-зеленые	—	—	4	—	3	6
Лососевые	—	2	3	8	5	2
Лососево-розовые	—	4	1	2	7	2
Красные	8	4	15	7	13	11
Малиново-розовые	2	—	6	3	2	—
Сиреневые	8	6	2	5	6	4
Голубовато-фиолетовые	—	5	1	—	2	—
Дымчато-коричневые	1	1	—	2	—	—
Итого	24	29	40	35	49	29

Большой интерес представляют муаровые гладиолусы, являющиеся стабилизированными химерами. Первый муаровый гладиолус был получен в результате обработки радиацией клубнепочек гладиолуса сорта Оскар. При его скрещивании с мутантом Факел получена целая серия муаровых гладиолусов. По характеру расположения мутантных бесцветных тканей на долях околоцветника муаровые формы классифицированы на следующие типы: *секториальные* — мутантные ткани на доле околоцветника расположены в виде секторов; *пятнистые* — мутантные ткани размещены беспорядочно в виде небольших пятен различной конфигурации и величины; *радиально-штриховые* — мутантные ткани проявляются в виде штрихов по всей доле околоцветника; *штриховые* — образованы штриховыми прерывистыми линиями; *окаймляющие* — мутантная ткань расположена в виде каймы по краям долей околоцветника; *смешанные* — на одной доле околоцветника встре-

Таблица 3. Оценка форм гладиолуса с новыми признаками (1978—1986 гг.)

Форма	Звания		Диплом степени			Грамоты
	чемпион	лидер	1-й	2-й	3-й	
Ароматные	2	4	5	5	3	6
Махровые	—	—	—	1	2	1
Муаровые	1	1	1	4	4	6
Итого	3	5	6	9	9	13

чаются несколько типов мутантной ткани.

Весьма интересными для озеленения могут быть короткостебельные формы, так как они менее подвержены полеганию в дождливую, ветреную погоду. Такая форма выделена при обработке гамма-радиацией гибридных семян, полученных от экологически отдаленных скрещиваний. Прочный стебель имеет длину 20 см. Соцветие очень длинное, включающее до 30 бутонов.

Большое влияние мутагенные факторы оказывают на генетическую изменчивость окраски цветков, модифицируя в широких пределах ее тональность и полностью расцветку. Сочетая мутационную изменчивость с рекомбинационной, мы получили формы с оригинальной окраской, как по одному какому-то колеру, так и в различных сочетаниях.

В процессе работы удалось совместить полученные новые признаки гладиолусов с высокой декоративностью и адаптивностью к засухе и болезням.

Представляемый нами в течение ряда лет на специализированных выставках в Москве и Киеве срезочный материал был высоко оценен экспертными комиссиями (табл. 2). Особенно высокую оценку получили сиреневые, красные и белые формы. Хорошо оценены голубовато-фиолетовые — здесь 5 лидеров, имеющих чистую окраску, приближающуюся к голубой, мощное соцветие и много одновременно открытых цветков. Из форм с новыми признаками, показанными на выставках, заслужили высокой оценки ароматные — 2 чемпиона и 4 лидера (табл. 3). Материал, показанный на ВДНХ СССР в 1983—1986 гг., заслужил высокую оценку экспертной комиссии. 30 номеров получили оценку 9,8—10 баллов, что, согласно существующим положениям, является основанием для передачи данных сортов в Госсортиспытание (табл. 4). В настоящее время они интенсивно размножаются, а 5 из них в 1987 г. переданы в Госсортиспытание на 2 сортоучастках.

Приводим краткую характеристику этих сортов.

1. **Ансамбль.** Среднепоздний. Отбор 1981 г. 9,8 балла ВДНХ СССР-84. Чемпион Московской выставки 1986 г. Мушайн×Веддинг Белз. Получен облучением пыльцы. Бледно-сиреневый, гигантский, с длинным соцветием (до 85 см), состоящим из 24 бутонов, из которых одновременно открыто до 12. Высота растений до 2 м. Устойчив к болезням. Размножение хорошее.

2. **Пятый Океан.** Среднепоздний. Отбор 1978 г. 10 баллов ВДНХ СССР-84. Лидер Московской выставки 1981 г. Чайна Блу×Нью Хоп. Получен облучением гибридных семян. Голубовато-фиолетовый, гигантский, с соцветием до 70 см, состоящим из 20 бутонов, из которых одновременно открыто 10. Высота растений 150—160 см. Устойчив к болезням. Размножение хорошее.

3. **Зеркало Венеры.** Среднего срока цветения. Отбор 1981 г. 9,8 балла ВДНХ СССР-85. Лидер Московской выставки 1985 г., чемпион Киевской выставки 1986 г. Олимпус×Джой Белз. Рекомбинант интенсивного типа. Сиреневый с белым пятном в зеве, гигантский, с длинным соцветием (до 75 см), состоящим из 22 бутонов, из которых одновременно открыто 8—10. Высота растений 140 см. Устойчив к болезням. Размножение хорошее.

4. **Патрия.** Среднего срока цветения. Отбор 1983 г. 10 баллов ВДНХ СССР-84. Чемпион Московской выставки 1985 г., чемпион Киевской выставки 1986 г. Джой Белз×Веддинг Белз. Рекомбинант интенсивного типа. Чисто сиреневый, гигантский, с соцветием длиной 75 см, состоящим из 24 бутонов, из которых одновременно открыто до 10—12. Высота растений 140—150 см. Устойчив к болезням. Размножение хорошее.

5. **Раунд.** Среднепоздний. Отбор 1982 г. 9,8 балла ВДНХ СССР-85. Лидер Московской выставки 1986 г. Лидер Киевской выставки 1984 г. Олимпус×Джой Белз. Рекомбинант интенсивного типа. Светло-сиреневый с фиолетовым пятном, гигантский, с

Таблица 4. Оценка лучших форм гладиолуса для передачи в Госсортиспытание (1983—1986 гг.)

Оценка, баллов	1983 г.	1984 г.	1985 г.	1986 г.	Всего
9,8	1	5	7	1	14
9,9	—	1	—	1	2
10	—	8	3	3	14
Итого номеров	1	14	10	5	30

соцветием 75 см, состоящим из 22 бутонов, из которых одновременно открыто до 10. Высота растений 150—160 см. Устойчив к болезням. Размножение хорошее.

Таким образом, благодаря использованию методов индуцированного мутагенеза и рекомбиногенеза в течение 15 лет был создан оригинальный исходный материал, включающий свыше 1000 номеров, в том числе получены формы с не известными ранее для культуры признаками, дающие начало новым направлениям в селекции. Весь исходный материал находится в изучении, размножении и готовится для передачи в Госсортиспытание.

ЛИТЕРАТУРА

- Дрягина И. В., Казаринов Г. Е.//Тр. МОИП. Т. 23. М., 1966. С. 123—126.
- Дрягина И. В., Мури А. В., Лысков В. Н. Экспериментальный мутагенез садовых раст. Кишинев, 1981.
- Мури А. В.//Цветочно-декорат. раст. в Молдавии. Кишинев, 1972. С. 72—75.
- Мури А. В.//Науч. основы озеленения городов и сел Молдавии. Кишинев, 1982. С. 64—66.
- Мури А. В., Лысков В. Н. Атлас мутантов гладиолуса. Кишинев, 1985.
- Мури А. В., Лысков В. Н.//Радиационный мутагенез вегетативно размножаемых раст. М., 1985. С. 178—181.
- Тамберг Т. Г., Максимов В. А., Чесноков К. А. Гладиолус. Л., 1978.
- Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших раст. Стебель и корень. М.; Л., 1962.
- Buiatti M., Tesi R., Molino M.//Radiat. Bot. 1969. V. 9. N 1. P. 39—48.

Поступила 31.03.87

МИКРОБИОЛОГИЯ

Г. В. МЕРЕНЮК, С. П. ИЛЬИНСКАЯ, Н. Ф. ИЩЕНКО,
Д. А. ВОЛКОВА, Л. М. ПРЕСМАН

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ОЦЕНКИ БИОГЕННОСТИ ПОЧВ

Ранее нами было показано, что численность и активность почвенной микрофлоры в значительной степени зависят от эколого-географических факторов — типов почв, количества осадков, температуры, растительного покрова [4]. Существующие методы оценки биогенности и биологической активности почв позволяют оценивать их только в сравнительном плане по отношению к контрольным участкам. Д. Г. Звягинцев [3] разработал классификационную схему оценки биологической активности почв по двум шкалам — степени обогащенности почвы микроорганизмами и ферментами, рассчитанными на основные типы почв СССР. Для оценки биогенности почв Молдавии указанная схема неприемлема, так как интервалы показателей по каждой градации слишком широки. В связи с этим целью настоящей работы была разработка способа оценки биогенности почв республики и ее апробация.

Исследовали микробоценозы почв экологических полигонов (Цаульско-го, Бельцкого, Кодринского и Чадыр-Лунгского) в течение 1982—1985 гг., основных типов и подтипов почв 12 административных районов (1985 г.), всех почвенных разновидностей 4 хозяйств 2-х районов — Лазовского и Страшенского, а также численность и активность почвенной микрофлоры серии вегетационных опытов.

В почве определяли численность основных групп микроорганизмов по общепринятым методикам, активность 5 почвенных ферментов (каталазы, дегидрогеназы, протеазы, инвертазы, уреазы) — по [8], интенсивность выделения CO_2 — по Галстяну и азотфиксирующую способность — по [9], всего 16 показателей.

Результаты и их обсуждение

Для решения поставленной задачи необходимо было выбрать и обосновать набор показателей, способ обработки данных и схему оценки биогенности.

При решении первого вопроса мы исходили из следующих предпосылок: в число показателей должны быть включены только те, которые характеризуют биогенность, то есть совокупность микробиологических процессов мобилизации и возобновления запасов элементов питания в количествах и формах, необходимых для возделываемых растений; они должны быть достаточно чувствительными к основным экологическим факторам.

Анализ 4-летних наблюдений состава и активности микробоценозов почв экологических полигонов с этих позиций показал, что численность актиномицетов, спорообразующих бактерий, микромицетов, каталазная и протеазная активность находятся примерно на одинаковом уровне во всех изучаемых типах и подтипах почв, то есть не позволяют выявить различия в биогенности почв Молдавии. Далее, руководствуясь принципом полезности для растений, мы исключили из числа показателей биогенности численность денитрификаторов, так как она указывает на потери азота из почвы, а не на обеспечение им растений.

Было отобрано 10 показателей, которые можно условно разделить на 3 группы. К первой группе относятся общее количество бактерий на МПА и аэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов, осуществляющих первичную минерализацию органических азотсодержащих веществ и рас-

пад растительных остатков, численность бактерий-нитрификаторов и свободноживущих азотфиксаторов (азотобактера и олигонитрофилов) как суммарных показателей численности основных агрономически важных групп, участвующих в превращении и накоплении в почве питательных веществ, в первую очередь азота для растений.

Во вторую группу включен такой показатель биологической активности почвы, как интенсивность выделения CO_2 (дыхание). Величина дыхания связана с суммарной биологической активностью, но является функцией общего количества поступающих в почву соединений углерода. Кроме того, углекислота в почве способствует растворению, а следовательно, и миграции минеральных веществ [5]. В эту группу входит и азотфиксирующая способность почвы, являющаяся важным показателем обогащенности почв азотом.

В третью группу показателей включена ферментативная активность почвы, которая является относительно стабильным параметром. Для оценки обогащенности почв ферментами [3] приводится отдельная шкала для 5 ферментов: каталазы, дегидрогеназы, инвертазы, уреазы и фосфатазы. Мы остановились на 3-х — дегидрогеназе, инвертазе и уреазе, как наиболее индикаторных для почв Молдавии [6]. Указанные ферменты наряду с другими используются в качестве диагностического показателя оценки плодородия почв [2].

Таким образом, в набор показателей оценки биогенности почв вошли следующие: численность бактерий на МПА, нитрификаторов, целлюлозоразрушающих бактерий, олигонитрофилов, азотобактера, азотфиксирующая способность, интенсивность выделения CO_2 , дегидрогеназная, инвертазная и уреазная ферментативные активности.

При выборе метода обработки данных мы исходили из необходимости получения единого показателя, характеризующего степень биогенности почв, несмотря на то, что единицы измерения каждого показателя в отдельности разные. Наиболее приемлемым для этой цели оказался моди-

фицированный нами метод относительных величин [1], в котором заранее допускается одинаковая значимость всех показателей. Для математических расчетов анализируется вся совокупность данных состава и активности микробоценозов почв исследуемых территорий. Подсчет биогенности заключался в следующем: в качестве контроля выбирается наибольшее значение каждого показателя и принимается за 100%. Все остальные значения в ряду также выражаются в процентах к контролю. Затем по каждому образцу в отдельности находят среднее арифметическое:

$$X = \frac{\left(\frac{x_1}{x_{k_1}} \cdot 100\right) + \left(\frac{x_2}{x_{k_2}} \cdot 100\right) \dots + \left(\frac{x_{10}}{x_{k_{10}}} \cdot 100\right)}{10},$$

где X — величина биогенности почвенного образца, в баллах;

$x_{k_{1-10}}$ — наибольшие величины показателей в ряду (контроль);

x_{1-10} — величины анализируемых показателей.

Данный способ позволяет оценивать биогенность почв от 0 (отсутствие) до 100 (наивысшая) баллов. При таком интервале величин можно выделить 10 категорий ($\sqrt{100}=10$) биогенности: 0—10, 10—20, 20—30, ... 90—100 баллов.

Для апробации указанной схемы оценки биогенности в 1985 г. в 12 административных районах в апреле—мае были отобраны образцы разных типов почв: черноземы, серые лесные и пойменно-луговые. Предварительные расчеты показали, что биогенность исследуемых почв находилась в пределах 27—51 балла (табл.) и относилась к 3—5 категориям.

Установлено, что один и тот же тип почвы в разных почвенно-климатических зонах обладает различной биогенностью. Так, биогенность карбонатного чернозема на юге Молдавии (Тараклийский район) равна 33 баллам, а в Унгенском районе Центральной зоны — 50,7. Черноземы типичные Центральной зоны (Кутузовский и Крнулянский районы) характеризуются более высокой биогенностью по

Биогенность некоторых почв Молдавии

Тип почвы	Административный район	Биогенность, баллов
Чернозем обыкновенный	Чадыр-Луи-ский	28,2
	Тараклийский	26,8
	Кантемировский	35,6
	Криулянский	39,3
	Унгенский	33,5
Чернозем карбонатный	Тараклийский	33,7
	Каушанский	33,4
	Унгенский	50,7
Чернозем оподзоленный	Страшенский	30,9
Чернозем типичный	Рышканский	27,5
	Кутузовский	37,3
	Криулянский	35,4
	Глодянский	27,6
Чернозем выщелоченный	Кутузовский	36,9
	Оргеевский	30,2
	Сорокский	32,8
	Рышканский	35,4
	Дондюшанский	48,5
	Кантемировский	43,5
Пойменно-луговая	Слободзейский	40,9
	Оргеевский	30,2
Пойменно-луговая слабосолончаковая	Оргеевский	34,0
Серая лесная глинистая	Резинский	28,3
Серая лесная на тяжелом суглинке	Окинский	27,1
Серая лесная слабосолончаковая	Резинский	29,7

сравнению с аналогичными северными почвами Глодянского района. Самое низкое значение биогенности отмечено в южных обыкновенных черноземах и лесных почвах (27—29 баллов).

Относительно высокой биогенностью независимо от зонального распределения обладают пойменно-луговые тяжелосуглинистые почвы (40 и более баллов). По сравнению с ними слабосолончаковые менее биогенны. Наибольшая биогенность обнаружена в черноземе карбонатном Унгенского района и выщелоченном черноземе Дондюшанского района.

Уровень биогенности почв Страшенского района находится в пределах 9—53 баллов, а Лазовского — 11—52. Биогенность более 50 и менее 10 баллов встречалась крайне редко. Поэтому, исходя из имеющихся данных, была составлена шкала из 4 категорий биогенности почв республики (в баллах): 10—20 (очень низкая); 20—30 (низкая); 30—40 (средняя); 40—50 (высокая).

Разработанная схема и шкала оценки биогенности почв республики были также апробированы в серии вегетационных опытах с 5 типами и подтипами почв (пойменно-луговая, чернозем карбонатный, обыкновенный, выщелоченный и серая лесная). Эти почвенные образцы по биогенности относились к 2—4 категориям с наибольшей в пойменно-луговой (50 баллов) и наименьшей — в серой лесной (20) почвах. В почву была высеяна кукуруза. Установлена высокая положительная коррелятивная зависимость ($r=0,71$) между биогенностью почв и биомассой растений.

Выводы

1. Разработана принципиальная схема оценки почв МССР (набор микробиологических показателей, способ обработки и шкала) по единому интегрированному показателю — биогенности в баллах.
2. Предложенная схема позволяет получить объективную информацию о степени биогенности не только типов, но и подтипов почв.
3. При оценке всех почвенных разновидностей сельскохозяйственных угодий 4 хозяйств выявлены 4 категории биогенности, что свидетельствует о достаточно высокой чувствительности предлагаемого способа оценки биогенности почв республики.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аци Дж. Сельскохозяйственная экология. М., 1959.
2. Галстян А. Ш. // Проблемы и методы биол. диагностики и индикации почв. М., 1980. С. 110—121.
3. Звягинцев Д. Г. // Почвоведение. 1978, № 6. С. 48—55.
4. Либериштейн И. И., Меренюк Г. В., Сабельникова В. И. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1983, № 4. С. 47—54.
5. Мартинович Б. С. // Растение и среда. Минск, 1976. С. 100—104.
6. Меренюк Г. В., Ильинская С. П., Иценко Н. Ф. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1985, № 6. С. 44—47.
7. Орлов Д. С. // Проблемы и методы биол. диагностики и индикации почв. М., 1980. С. 4—15.
8. Хазиев Ф. Х. Ферментативная активность почв. М., 1976. С. 180.
9. Hardy R. W., Burns R. S., Holsten R. D. // Soil. Biol. Biochem. 1973. V. 5. N 1. P. 47—81.

Поступила 16.03.87

ЗООЛОГИЯ

А. И. МУНТЯНУ, А. В. АНДРЕЕВ, И. М. ГАНЯ,
В. Г. ОСТАФИЧУК

НЕКОТОРЫЕ ПОДХОДЫ К РЕГУЛИРОВАНИЮ ФАУНЫ
В АГРОЦЕНОЗАХ

Известно, что вследствие воздействия на природную среду ряда факторов, сопровождающих интенсификацию сельскохозяйственного производства, значительно ослаблена эффективность полезных видов в регулировании численности вредных животных и в других экологических процессах. Практика усиления химического воздействия на вредителей не привела к желаемым результатам, но усугубила негативные изменения зооценозов.

Создавшееся положение объясняется многими причинами, главная из которых, как подчеркивает большинство исследователей, заключается в резком уменьшении разнообразия агробиоценозов и снижении их способности к саморегуляции. Последнего не происходило бы, если бы при упрощении агробиоценозов, уменьшении информационного содержания снижалось и разнообразие внешних воздействий. Обычно негативные влияния на биосистему, наоборот, множатся [7].

Более того, вероятно, уменьшение разнообразия и снижение устойчивости, во всяком случае в зооценозах, связаны не линейно, падение последней происходит опережающими темпами, причем не только из-за большей чувствительности к антропогенному воздействию надстройки, регулирующей численность фитофагов. Можно указать по крайней мере на две важные предпосылки этой закономерности. Одна из них — существование полифункциональных компонентов, регулирующее воздействие которых достаточно широко. Снижение разнообразия таких компонентов уменьшает не столько суммарную эффективность, сколько скорость и число возможных вариантов ответа на возмущающие воздействия. Подобными компонентами являются в первую очередь хищни-

ки-полифаги. Другая предпосылка — нарушение естественного распределения баланса энергий, расходуемой на размножение и распространение популяций. Оно, как правило, происходит в пользу фитофагов-дестабилизаторов. Не исключено, что на определенном этапе упрощения разница между уменьшением разнообразия и снижением устойчивости резко увеличивается, лишая систему возможности вернуться в состояние равновесия.

При проведении химической борьбы с вредителями наблюдаются интересные закономерности, которые могут быть объяснены также с точки зрения кибернетики. Известно, что любая система (в том числе и популяция животных) может устойчиво и продолжительно функционировать лишь при наличии отрицательной обратной связи между ее входом и выходом. Вот почему после гибели большей части вредителя у оставшихся особей усиливаются воспроизводительные способности (% самок, участвующих в размножении, число кладок и потомства в каждой) и быстро восстанавливается численность [1]. В некоторых случаях применение пестицидов приводит к повышению плодовитости вредителей и поддержанию их численности на высоком уровне [17].

При создавшемся положении необходимо отказаться от ставших традиционными методов борьбы с вредителями и болезнями сельскохозяйственных культур и выработать новую стратегию, которая соответствовала бы современному уровню достижений науки.

За последние два десятилетия утвердилось понятие интегрированной защиты растений, которая в современном представлении является системой управления внутри- и межпопуляцион-

ными отношениями в пределах конкретного агробиоценоза [13]. Стратегия интегрированной защиты должна быть построена на принципах эффективного использования природных факторов, способствующих регулированию численности популяций вредителей в необходимых рамках.

В роли регулирующих компонентов ценозов часто выступают естественные враги насекомых, которые нуждаются в различных пространственно-временных структурах (укрытия, пища и др.), обеспечивающих их постоянное обитание. Поэтому неотложной задачей является изучение вопроса: до какого уровня нужно довести сложность агробиоценозов, чтобы сохранить относительно устойчивое сообщество? В основу решения столь сложной проблемы должны быть положены эволюционный, экологический и генетический подходы.

Эволюционный подход предусматривает тесную связь между организмом и средой не только в период жизни одного поколения, но и в ходе их исторических изменений [15]. В процессе конструирования интенсивных агроэкосистем должны быть широко использованы аналоги оправдавших себя в течение длительного периода эволюции механизмов саморегуляции естественных биоценозов [7].

Экологический подход диктуется необходимостью сохранения и активизации естественных регуляторных механизмов агроэкосистемы за счет поддержания природных популяций энтомофагов и паразитов, профилактическая роль которых очень велика, и возможностью на этой основе регулировать и управлять численностью животных в агробиоценозах.

Генетический подход как важный элемент управления агробиоценозами заключается в создании иммунных сортов культурных растений, так как генетически однородные сорта создают условия для массового размножения специализированных вредителей. Он позволит значительно компенсировать сокращение разнообразия агробиоценозов путем применения устойчивых сортов растений, увеличения числа экотипов выращиваемых сортов сельскохозяйственных культур и разнообразия функций живых организмов [6].

Таким образом, стратегия системы защиты растений в условиях концентрации и специализации сельскохозяйственного производства должна основываться на регулировании численности вредных организмов, а не на тотальном их истреблении. Такая стратегия должна предусматривать повышение устойчивости интенсивных агроценозов за счет использования методов управления, при которых не возникает дополнительного антропогенного пресса на экосистему (агроценоз) и не разрываются информационные связи между биосистемами различного уровня. К этим методам относятся: 1) формирование биоценологических оазисов, вкрапленных в агробиоценозы, с целью создания необходимых укрытий для полезной фауны; 2) использование местных природных и интродуцированных популяций энтомофагов; 3) культивирование сортов сельскохозяйственных растений с полигенной устойчивостью;

4) введение севооборотов (и сочетаний многолетних культур) не только в целях оздоровления и улучшения почвы, но и для улучшения условий обитания полезных животных, пространственной изоляции популяций фитофагов.

Для повышения экологической устойчивости и стабильности агробиоценозов очень важным мероприятием должно быть конструирование биоценологических оазисов. На протяжении десятилетий при создании лесополос мало учитывались экологические требования полезной фауны, поэтому лесополосы не могли служить одним из элементов поддержания видового разнообразия и экологического равновесия между полезной и вредной фауной. В связи с этим зоологами и ботаниками Академии наук МССР были начаты исследования по разработке принципов конструирования оптимальных вариантов так называемых биоценологических оазисов для обеспечения направленного формирования фаунистических комплексов в агроценозах. Установлено, что для привлечения полезной фауны оазисы должны иметь:

многоярусную структуру с разнообразной древесно-кустарниковой и тра-

вянистой растительностью; достаточную листовую подстилку под древесным пологом; опушечные шлейфы, занятые естественным разнотравьем и некоторыми культурами (эспарцет, люцерна и др.);

подбор растительности, создающей «конвейер» цветения на протяжении всего вегетационного периода.

Очевидно, что рефугии должны обладать высокой продуктивностью на всех трофических уровнях для обеспечения полезной фауны кормовой базой. Заселяться они должны такими фитофагами, которые имеют с вредителями окружающих агроценозов общих врагов. Весьма полезным и желательным компонентом фауны рефугий, по-видимому, могут быть тли, как продуценты пади, которой питаются многие полезные насекомые, особенно муравьев. Кроме того, часть пади, попадая в почву, значительно стимулирует развитие полезной микрофауны, в том числе свободноживущих азотфиксаторов [16, 18].

Исследования показали, что в результате проведения агротехнических мероприятий на полях такие полезные группы насекомых, как жужелицы, стафилиниды, кокцинеллиды, сирфиды, хризопы, а также некоторые пауки, накапливаются в лесополосах, используя их в качестве укрытий, особенно в зимнее время. Наибольшая концентрация полезных насекомых отмечена нами в лесополосах, где шлейфы заняты разнотравьем с участием бобовых. Посевы, граничащие с лесополосами, повреждаются различными вредителями меньше. Обычно с весны их краевые части заселяются полезными насекомыми, которые создают надежный биологический щит от вредителей. В ходе сезона активности полезные виды заселяют и более отдаленные участки поля (посева). Поэтому необходимо исключить борьбу с вредителями в шлейфовой полосе посевов с целью увеличения и более эффективного использования площадей укрытий для энтомофагов в период вегетации растений. Здесь должны имитироваться «микроразнообразия» для размножения полезной энтомофауны [5]. Для сохранения и концентрации энтомофагов в лесополосах, примыкающих к полям зерновых и пропашных культур, целесообразно на зиму создавать искусственные укрытия из стеблей табака, подсолнечника, кукурузы, корзинок подсолнечника и метелок камыша [8].

Оценка реальной роли энтомофагов в ограничении и регуляции численности тех или иных вредителей в том или ином регионе весьма трудна. Существует мнение, что энтомофаги не могут регулировать численность вредителей. Однако суммарная роль комплекса энтомофагов может быть весьма внушительной и зависит от многих факторов. С этим приходится соглашаться независимо от того, какая теория регуляции численности признана правильной. Так, например, обзоры по динамике численности тлей [2, 16] показали отсутствие неопровержимых доказательств того, что энтомофаги могут быть ведущим фактором, каковым, вероятно, является трофический. Однако их воздействие нередко оказывается значительным, и многое зависит от того, находится ли контролируемый фитофаг в зоне своего экологического оптимума.

В условиях Молдавии, согласно такому биоценологическому подходу, были установлены комплексы энтомофагов ряда вредителей [11, 12 и др.]. Например, комплекс энтомофагов дубового походного шелкопряда, включающий 54 вида, уменьшает численность вредителя до хозяйственно неощутимого уровня — на 70% [11]. Определена потенциальная роль птиц как энтомофагов [3].

Важные факторы улучшения фитосанитарного состояния посевов — рациональное использование удобрений (органических и минеральных), оптимизация сроков посевов и уборки урожая, севооборотов и др., что далеко не всегда используется на практике. Эффективность многих приемов проявляется в полной мере только с учетом фитосанитарной роли различных культур в севооборотах. Известно, что посевы многолетних трав (люцерна, клевер, эспарцет) создают хорошие условия для размножения многих видов насекомых-опылителей, а также хищных и паразитических членистоногих. Одним из приемов сохранения полезной фауны в посевах много-

летних трав является смежное размещение участков разного срока плодородия. На полях зерновых, граничащих с многолетними травами и опушками лесных полос, отмечается резкое увеличение численности разнообразных видов насекомых. Так, например, жужелиц на краю поля бывает, как правило, в 3 раза больше, чем в центре [9].

Регулирование популяций животных или управление ими в агроценозах невозможно без учета экономических порогов вредоносности основных вредных видов конкретного ценоза. В СССР известны пороги вредоносности только у 55 видов вредителей и то не во всех регионах. Зачастую на больших площадях используют значительные количества пестицидов только из-за отсутствия данных по биологии и экологии вредителей. При этом наряду с фитофагами уничтожаются и энтомофаги, что лимитирует накопление полезной фауны. Следовательно, отказ от сплошных обработок и переход к выборочным, безусловно, будут способствовать сохранению и увеличению разнообразия комплексов организмов. Необходимо также усилить работу по определению экономических порогов вредоносности вредителей с учетом конкретных экологических условий.

Определенное значение в защите растений может иметь долгосрочное прогнозирование, однако оно достаточно эффективно лишь при наличии комплекса многолетних эмпирических данных для определенного объекта в определенном регионе, которым мы, как правило, не располагаем. Важную роль должна играть развитая система мониторинга ситуации, позволяющая давать краткосрочный прогноз и действительную оценку необходимости обработок, основанную на использовании порогов вредоносности и пороговых соотношений численности фито- и энтомофагов. Именно на этом основана интегрированная защита хлопчатника, внедрявшаяся в Таджикистане акад. М. Н. Нарзикуловым и постепенно распространяющаяся в Средней Азии. Она позволила решительно сократить, а нередко и прекратить химобработки против вредителей [10]. Однако ее внедрение облегчалось от-

носительной простотой структуры населения насекомых хлопчатника, по-видимому, довольно устойчивой, например к тлям, култыры.

Наибольшие сложности возникают при защите культур непосредственного пищевого использования, когда прямой защитный эффект гораздо ощутимее последствий пестицидного пресса. В таких условиях важным экономическим фактором может стать система жесткого токсикологического контроля. Это позволит перейти к более сложным, но необходимым и в конечном итоге более эффективным стратегиям и тактике защиты растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян И. А. // Защита раст. 1983, № 5. С. 26.
2. Вережанин Б. В., Андреев А. В., Вережанин В. В. Тли Молдавии. Кишинев, 1985.
3. Ганя И. М., Литвак М. Д. Птицы — истребители вредных насекомых. Кишинев, 1976.
4. Гиляров М. С. // Защита раст. 1980, № 8. С. 55.
5. Емельянов Н. А., Якушев В. С. // Защита раст. 1981, № 9. С. 29.
6. Жученко А. А. Экологич. генетика культ. раст. (адаптация, рекомбиногенез, агробиогенез). Кишинев, 1980. С. 588.
7. Жученко А. А., Урсул А. Д. Стратегия адаптивной интенсификации с.-х. производства. Кишинев, 1983. С. 304.
8. Кузин А. А., Кудрявцев А. О., Пануровский А. Я. // Защита раст. 1980, № 10. С. 24—25.
9. Ляхидов А. Н. // Защита раст. 1981, № 6. С. 28—29.
10. Нарзикулов М. Н., Ваньянц Г. М., Коваленко В. Г., Умаров Ш. А. Интегрированная защита хлопчатника от вредителей. Душанбе, 1982. С. 248.
11. Стратан В. С. Энтомофаги дубового подлесного шелкопряда в Молдавии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев, 1974.
12. Стратан В. С. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1983, № 3. С. 61—64.
13. Фадеев Ю. Н. Защита раст., 1980, № 7. С. 2—4.
14. Шапиро И. Д., Вилкова Н. А. // Защита раст. 1979, № 11. С. 16—17.
15. Шмальгаузен Н. Н. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. Изд. 2-е. М., 1968. С. 451.
16. Dighton J. // Soil Biol. and Biochem. 1978. V. 10. N. 5. P. 369—376.
17. Chaboussou Francis // Ann. Soc. entomol. France. 1967. N 3. P. 797—809.
18. Owen D. New Scientist. 1977. V. 76. N 1073.

Поступила 01.04.87

ПАРАЗИТОЛОГИЯ

А. А. СПАССКИЙ

НОВЫЙ РОД ЛИНСТОВИИД (Cestoda: Cyclophyllidae)

Цестоды семейства *Linstowiidae* Fuhrmann, 1907, — весьма своеобразная группа высших цестод, совмещающая в себе яркие черты примитивности с отдельными прогрессивными признаками. К числу первых относится отсутствие хоботкового аппарата, крючьев, семяприемника и семенных пузырьков (у типичных форм), парутеринных органов, добавочных мешочков, стилета цирруса, атриальных крючьев, щетинок и прочих дополнительных копулятивных приспособлений, к числу вторых — явление распада матки, завершение эмбриогенеза и формирование яйцевых оболочек в период пребывания зародыша вне матки, непосредственно в толще тканей медуллярной паренхимы, сильное ветвление молодой матки. Несомненным достижением эволюционного процесса можно считать и сухопутный характер экологического цикла, что позволило им заселить даже аридные территории, вплоть до безводных пустынь.

В настоящее время линстовииды инвазируют млекопитающих всех трех подклассов — однопроходных, сумчатых и плацентарных различных отрядов — до приматов включительно, на всех континентах (кроме Антарктиды). Широкий спектр систематических групп дефинитивных хозяев и стаций их обитания отразился и на таксономическом составе этой древней группы гельминтов, которая, по нашим предположениям, возникла от мезозойских скрябинохорид — паразитов рептилий еще до возникновения птиц.

За столь длительный период линстовииды образовали крупную, сильно разветвленную ветвь одного из основных стволов филогенетического древа высших цестод, состоявшую из многих таксономических групп надви-

дого ранга. Подавляющая масса таких надвидовых таксонов, по всей вероятности, не дошла до нашего времени, а рецентные виды, очевидно, представляют собой разрозненные концевые веточки. Многие из них не имеют друг с другом непосредственных тесных генетических связей, что обязательно для видов одного и того же рода, некоторые из них явно носят реликтовый характер, как и их хозяева — однопроходные, тупайи и пр.

По этим причинам большинство известных ныне рецентных родов оказываются монотипическими, что объясняется и редкой их встречаемостью, а также слабой паразитологической изученностью ряда групп потенциальных дефинитивных хозяев, обитающих преимущественно в тропических странах. Не случайно многие современные находки линстовиид послужили материалом для описания новых видов, а зачастую и родов. Например, *Paratriotaenia oedipomidalis* Stunkard, 1965 (паразит тамарина), *Sinaiotaenia wiltenbergi* Wertheim et Greenberg, 1971 (паразит песчанок Синай), *Schizorchodes dipodomi* Bienek et Grundmann, 1973, от кенгурового прыгуна (*Dipodomis merriami*), *Cleberia oligorchis* Rego, 1967 (паразит агутти), и др.

Анализируя вероятные генетические связи цестод сумчатых, переописанных на достаточно хорошо сохранившемся материале, приходим к заключению, что ни один из видов цестод *Marsupialia*, относимых к роду *Linstowia* Zschokke, 1899, не уместается в границы этого таксона. *Linstowia jheringi* Zschokke, 1904 (паразит американских сумчатых), определяется нами как *Paralinstowia jheringi* (Zschokke, 1904) Spassky, 1987, а *L. macrouri* Beveridge, 1983, от австралийских сумчатых, — как *Peramelinia*

macrouri (Beveridge, 1983) Spassky, 1987 [1].

В составе рода *Linstowia* еще значится *L. semoni* (Zschokke, 1898) Zschokke, 1899, которая облигатно паразитирует у австралийских сумчатых. Типовой хозяин — большой бандикут — *Isodon* (= *Thylacis*) *macrourus* (Gould), второй хозяин — *Perameles nasuta*. Оба относятся к семейству сумчатых барсуков (*Peramelidae*), ареал которого не заходит в западное полушарие.

Подробно изучив обширный природный материал, Биверидж [2] опубликовал хорошее описание *L. semoni* (с прекрасно выполненными рисунками), которое свидетельствует о самостоятельности этого вида. С *Linstowia* и *Paralinstowia* его сближает положение половых протоков вентрально от поральных сосудов, из которых дорзальный ложится латерально от широкого вентрального. Но таково же взаиморасположение этих органов и у *Echidnotaenia*. Строение и топография репродуктивных органов и морфология стробилы в целом отличаются от упомянутых и других известных нам родов линстовинид однопроходных и сумчатых. У *Linstowia semoni* стробила узкая, но с широкими боковыми полями, ширина среднего поля (пространство между медиальным краем боковых экскреторных сосудов) лишь немногим более одной трети ширины тела; зрелые проглоти́ды почти квадратны, в расслабленном состоянии они даже могут быть вытянуты продольно; мускулатура тела развита умеренно, поперечная прослойка между двумя слоями продольных мышц не выявлена; половые отверстия почти всегда односторонние; женские гонады симметричной формы, располагаются медианно; семенники не заходят в латеральные поля, образуют две латеральные группы, впереди яичника и позади желточника они практически отсутствуют.

В отличие от *Linstowia semoni*, у *L. echidnae* (типовой вид) и у *Peramelinia macrouri* (типовый вид) стробила плотная, широкая; все проглоти́ды короткие, сильно вытянуты в поперечном направлении, среднее поле примерно вдвое шире каждого из боковых полей, мускулатура мощная (у

P. macrouri два слоя продольных мышц разделены прослойкой поперечных волокон); половые отверстия чередуются; желточник асимметричен, сильно вытянут в апоральном направлении; позади и впереди желточника семенники имеются. Кроме того, у *P. macrouri* часть семенников далеко заходит в боковые поля членика.

По экземпляру от желтогорлого кенгуру *Macropus ruficollis* Desm., вскрытого в Рангуне (Бирма), был описан (крайне поверхностно и неполно) еще один цепень — *Oschmarenia incognita* (Meggitt, 1927) с мешковидным яичником и односторонними половыми отверстиями, который провизорно отнесен к семейству линстовинид. Географическое происхождение и систематическое положение этого гельминта еще не вполне установлены. *L. semoni* от *O. incognita* резко отличается строением яичника (у *L. semoni* он многолопастный вееро-видный), малыми размерами бursy цирруса, едва достигающей линии бокового нерва, и строением вагины.

На расхождения в строении *L. semoni* и других австралийских линстовинид обратил внимание Биверидж [2] и перевел ее из номинативного подрода в подрод *Paralinstowia* Baer, 1927, который мы рассматриваем в ранге самостоятельного рода. Типовой вид последнего *P. jheringi* (Zschokke, 1904) Spassky, 1987, инвазирует американских двутроек и отличается по целому комплексу морфологических признаков — наличие мостика двукрылого яичника, семяприемника (?), компактной массы простатических клеток, значительной шириной среднего поля проглоти́д, отсутствием четко очерченного вагинального сфинктера, малыми размерами бursy цирруса, доходящей только до бокового нерва, и т. п. К этому надо добавить, что у автохтонных видов австралийских и неотропических млекопитающих практически нет общих родов ленточных гельминтов. Равным образом нет достоверных данных и о наличии общих автохтонных родов линстовинид у млекопитающих разных подклассов. На изложенных основаниях *L. semoni* избираем типовым видом нового рода. Приводим его краткую характеристику.

Pseudolinstowia, gen. n.

Диагноз. *Linstowiidae* средних размеров. Бокаловидные мускулистые присоски могут погружаться в карманообразные углубления сколекса. Стробила сравнительно узкая, краспедотная. Проглоттиды многочисленны, с хорошо развитым парусом, половозрелые умеренно вытянуты поперечно, длина зрелых маточных может превосходить ширину. Мускулатура тела развита довольно слабо, продольная — в два слоя, поперечная — в один. Экскреторных сосудов две пары, широкие вентральные с поперечным анастомозом в задней части каждого членика, узкие дорзальные — без анастомозов, залегают кнаружи от вентральных. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия почти всегда односторонние, половые протоки вентрально от поральных сосудов. Зрелые половые железы почти целиком занимают среднее поле проглоти́д. Женские гонады располагаются симметрично по средней линии тела. Залегая дорзально от яичника, семенники образуют две латеральные группы или окружают женские гонады. Семенные пузырьки и семяприемник отсутствуют. Вееро-видный яичник в центре членика, он состоит из многочисленных булавовидных долек, бо-

лее компактный лопастной желточник лежит позади яичника у задней границы среднего поля. Вагина в виде узкой трубочки, обладает мощным сфинктером. Лопастная матка быстро распадается, и эмбрионы поодиночке распределяются в паренхиме. Яйца с двумя оболочками, из них наружная тонкая прозрачная (автор типового вида называет ее капсулой, но настоящие капсулы, видимо, отсутствуют). Половозрелые у австралийских сумчатых. Типовой вид — *Pseudolinstowia semoni* (Zschokke, 1896), *comb. n.*, *syn.*: *Taenia semoni* Zschokke, 1896, *Linstowia semoni* (Zschokke, 1896) Zschokke, 1899, от сумчатых — *Isodon* (= *Thylacis*) *macrourus* (Gould) и *Perameles nasuta* Geoffroy Австралии и Папуа (Новая Гвинея).

В связи с выделением цестод сумчатых (*Marsupialia*) в самостоятельные таксоны родового значения в составе рода *Linstowia* сохраняются только гельминты однопроходных млекопитающих.

ЛИТЕРАТУРА

1. Спасский А. А. // Паразиты и паразитозы животных и растений Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев, 1987. С. 3—27.
2. Beveridge J. // Systematic Parasitol. 1983. V. 5(4). P. 291—304.

Поступила 20.02.86

М. С. ДАНЬШИНА, Л. Н. ЧЕБАН, Э. Н. АБРАМЯН

СЕРОЛОГИЧЕСКАЯ ДИАГНОСТИКА САРКОЦИСТОЗА

Иммунологические методы обычно применялись с целью подтверждения диагноза при вспышках острого саркоцистозного заболевания в естественных условиях, а также при экспериментальном заражении животных. Основная цель проведенных опытов заключалась в выявлении значения титров к саркоцистозным антигенам, по которым можно было бы с уверенностью судить о заражении животных. Однако широкое использование серологических методов диагностики саркоцистоза *in vivo* задерживается из-за трудностей, связанных с получением активного саркоцистозного антигена.

Проблема особо усложняется, с одной стороны, генетически предопре-

деленной неэффективностью протективного иммунитета к внутриклеточным патогенам [1], с другой — невозможностью приготовить адекватное для нужд профилактики и диагностики количество антигена. Непосредственно к вопросу получения активного саркоцистозного антигена в достаточных количествах возникает вопрос приготовления высокоэффективных биопрепаратов, способных снизить массовость заболевания.

Использованные рядом исследователей иммунизирующие вакцины, полученные из мышечных саркоцист или из спороцист различных видов рода *Sarcocystis*, которые выделены плотоядными животными после поедания

Таблица 1. Зависимость РА от степени саркоцистозной инвазии у КРС при использовании антигенов из вегетативных стадий саркоцист

№ экс- пертизм	Количество саркоцист в 0,2 г мышц							Разведе- ние сыпо- ротки			Антиген							
	языка	пище- вода	сера- ца	анаф- рагми	брюш- ных	ягоди- ных	шей- ных		704	750	751	350	704+350	704 „К“	750 „К“	751 „К“	350 „К“	704+350 „К“
962	48	28	180	60	12	12	24	1:32 1:64	+++ —	+++ ++	+++ —	+++ ++	++ —	+++ ++++	++++ ++	+++ ++	+++ ++	++++ +++
963	52	124	216	168	64	52	196	1:4 1:8 1:16	++++ — —	+++ — —	+++ — —	++++ +++ —	++++ ++ —	++++ ++ —	++++ +++ —	++++ +++ —	++++ +++ ++	++++ +++ ++
964	64	84	132	116	52	92	136	1:4 1:8 1:16	++ — —	++++ ++ —	++++ ++ —	++++ ++ —	— — —	++++ ++ ++	++++ +++ ++	++++ ++ ++	++++ ++ ++	++++ ++ —
965	92	368	372	400	144	84	116	1:8 1:16 1:32 1:64	++ — — —	++++ ++ — —	+++ ++ — —	+++ ++ — —	++++ ++ — —	++++ +++ ++ —	++++ +++ ++ —	+++ +++ ++ —	+++ +++ ++ —	+++ +++ +++ ++

ими саркоцистозного мяса, достаточно активны, однако их приготовление технологически сложно и требует значительных экономических затрат.

Для получения саркоцистозного антигена, а также решения некоторых вопросов трансмиссии требовался новый подход, который обеспечивал бы широкую доступность каких-либо стадий (клеток) паразита для изучения иммуногенных свойств. Такой новый подход был осуществлен на основе использования разработанного нами в 1980—1982 гг. метода культивирования вегетативных саркоцистных стадий на искусственной полусинтетической питательной среде. Нами были изучены иммуногенные свойства культуры вегетативных саркоцистных стадий на полусинтетической питательной среде по усовершенствованной рецептуре для культивирования вегетативных саркоцистных стадий и на этой основе разработана методика получения саркоцистозного антигена.

В настоящее время большое значение придается сравнению результатов серодиагностики и гистологических исследований. Самым высоким титрам серологических реакций обычно соответствуют шизогональная стадия развития паразита, а также стадия незрелых саркоцист, проявляющиеся в клинике острого саркоцистоза [6, 7]. Однако, на наш взгляд, особый интерес представляют исследования по выявлению значений титров антител при хронической субклинической форме саркоцистоза, которая характеризуется невысокой степенью заражения спорцистами и, как следствие, развитием незначительного ко-

личества меронтов, а затем и саркоцист без проявления симптомов заболевания. Они помогли бы своевременному диагностированию саркоцистоза и способствовали проведению профилактических мероприятий для предупреждения как распространения, так и рецидивов заболевания.

Обычно для подтверждения диагноза при вспышках острого саркоцистоза у крупного рогатого скота (КРС) в естественных условиях и при искусственном заражении телят спорцистами *S. cruzi* (sin. *S. bovicanis*) использовали следующие иммунологические методы: реакцию гемагглютинации непрямую (РНГА), реакцию связывания комплемента (РСК), реакцию энзиматических антител (РЭМА), реакцию непрямого иммунофлуоресценции (РИФН). В основном перечисленные серологические реакции применялись для выявления антител при искусственном заражении животных различными видами рода *Sarcocystis*. Основная цель проведенных опытов заключалась в выявлении значения титров к антигенам паразитов рода *Sarcocystis*, по которым можно было бы с уверенностью судить о заражении животных.

Чаще всего применяли метод РНГА. Самые высокие титры РНГА у телят, инокулированных спорцистами *S. bovicanis*, наблюдали с 35-го по 45-й день после инфицирования [6], с 35-го по 63-й день [4], с 30-го по 90-й день [7]. Согласно данным [4], титры РНГА у зараженных *S. bovicanis* телят изменялись от 1:162 до 1:13000.

Некоторые авторы [3] предлагали титр РНГА, равный 1:1458, считать свидетельством начала острого саркоцистоза, а титр, равный 1:486, — незначительной субклинической инфекции. Однако титр РНГА, равный 1:578, выявили и у здоровых коров [5]. Другие авторы [7] полагают, что изменения титра РНГА от 1,64 до 1:486 свойственны здоровым животным. В то же время у здоровых телят установлен титр, равный 1:54 и ниже [4]. Таким образом, вопрос о нормальных величинах РНГА у взрослых здоровых животных остается нерешенным. Метод РНГА с успехом был использован при подтверждении диагноза клинически острого саркоцистоза, возникшего при заражении КРС в естественных условиях [5, 7]. В этом случае титры РНГА достигали уровня 1:39000.

Методы исследования

Саркоцистозный антиген обычно готовят из цистозонтов саркоцист или из их неидентифицированного содержимого [2, 6, 8, 9]. Однако получение антигена таким путем для массового использования в качестве диагностического средства при саркоцистозе — весьма трудоемкий, дорогостоящий и недостаточно эффективный процесс.

Нами предложен метод приготовления саркоцистозного антигена из саркоцистных стадий, культивируемых на полусинтетической питательной среде. Специфичность полученного антигена проверялась путем постановки реакции агглютинации (РА) с сы-

вороткой крови животных — носителей саркоцист (при разведении сывотки от 1:2 до 1:512 и выше в общем объеме 0,5 мл). У 154 голов КРС — носителей саркоцист — саркоцистоз подтвердили аллергическим, микроскопическим и серологическим (РСК) методами исследования. Клинически здоровыми в отношении саркоцистоза оказались 20 животных.

Для опытов использовали макрометод агглютинации на плексигласовых пластинках с лунками. В каждую лунку с разведенными сывотками добавляли 0,25 мл антигена, предварительно разведенного физиологическим раствором в соотношении 1:250 и 1:350 (количество клеток в 1 мл составляло 260 и 181 млн соответственно). Пластинку с лунками встряхивали и помещали в термостат при температуре 37,5°C на 3 ч. Параллельно ставили контрольные опыты с испытуемыми сывотками на возможную самоагглютинацию. После 3 ч выдержки в термостате пластинку с содержимым лунок оставляли на 30 мин при комнатной температуре, после чего учитывали результаты реакции визуально и оценивали их по четырехбалльной системе в крестах.

Параллельно поставленные аллергические, серологические (РА) и микроскопические исследования показали 98—100% совпадение результатов и подтвердили специфичность полученного антигена, а также его полную пригодность для диагностики саркоцистоза при помощи простой реакции в исполнении РА.

Таким образом, саркоцистозный ан-

Таблица 2. Зависимость РА у КРС, пораженного саркоцистозом в естественных условиях, от

№ экспери- менты	Количество саркоцист в 0,2 г мышц							Разведение сыворотки			
	языка	пище- вода	сердца	диаф- рагмы	брюш- ных	ягодич- ных	шей- ных		704	750	751
963	52	124	216	168	64	52	196	1:4	++++	+++	+++
								1:8	—	—	—
								1:16	—	—	—
964	64	84	132	116	52	92	136	1:4	++	++++	++++
								1:8	—	++	++
								1:16	—	—	—
965	92	368	372	400	144	84	116	1:4	++++	++++	++++
								1:8	++	++++	++++
								1:16	—	++	++
								1:32	—	—	—
								1:64	—	—	—

тиген из культуры вегетативных стадий саркоцист от КРС вполне пригоден для серологической диагностики саркоцистоза. Процесс приготовления саркоцистозного антигена из культуры вегетативных стадий саркоцист значительно проще, требует меньше экономических затрат и времени по сравнению с получением антигена из макросаркоцист овец. Кроме того, отмечается значительный выход биомассы при культивировании вегетативных стадий саркоцист на полусинтетической питательной среде. Последнее обстоятельство имеет большое значение для производства биопрепаратов. Саркоцистозные антигены из культуры вегетативных стадий наиболее активны в РА при его разведении 1:250.

Проведены также исследования по выявлению зависимости чувствительности РА от степени саркоцистозной инвазии. Установлено, что чувствительность использованной серологической реакции не всегда адекватна интенсивности саркоцистозной инвазии. Например, у КРС при поражаемости, определенной как 52 саркоцисты в 0,2 г мышц, наблюдали реагирование с саркоцистозными антигенами при разведении испытуемой сыворотки 1:32 и 1:64. В то же время при высокой поражаемости 225,14 саркоцисты в 0,2 г мышц серологическая реакция была положительной при тех же разведениях испытуемой сыворотки (табл. 1). У овец корреляция интенсивности саркоцистозной инвазии и чувствительности серологической реакции более высокая. Вероятно, в

случае низкой интенсивности инвазии с одновременным высоким титром серологической реакции не исключается развитие шизогональных стадий и наличие незрелых саркоцист, как известно, повышающих уровень реактивности сыворотки на саркоцистозный антиген.

Таким образом, реакция агглютинации, в качестве саркоцистозного антигена которой служат вегетативные стадии саркоцист, культивируемых на полусинтетической питательной среде, годна для выявления поражаемости саркоцистами промежуточных животных, но не всегда может быть использована для определения интенсивности инвазии. Установлено также, что активность серологической реакции с использованием саркоцистозного антигена, приготовленного из содержимого нативных макросаркоцист от овец, значительно ниже активности РА с применением саркоцистозного антигена из культуры вегетативных стадий саркоцист, выращенных предложенным методом (табл. 2).

Результаты и их обсуждение

Посредством луночной РА с использованием саркоцистозных антигенов, приготовленных из культуры вегетативных стадий саркоцист (клеток), в свою очередь полученных при выращивании на полусинтетической питательной среде содержимого саркоцист от овец, микросаркоцист из мышц пищевода КРС, а также саркоцистозных антигенов, полученных при смешивании культур вегетативных

способа приготовления саркоцистозного антигена

Антигены							Антиген из овечьих макроцист		
350	704+350	704 „К“	750 „К“	751 „К“	350 „К“	704+350 „К“	AI	AII	AIII
++++	++++	++++	+++	++++	++++	++++	++	+	+++
+++	++	++	++	+++	+++	+++	+	—	+++
+++	+++	—	+++	+++	+++	+++	+++	++	++
++	—	—	++	+++	++	++	—	++	—
—	—	—	++	++	++	—	—	++	—
+++	+++	++++	+++	+++	+++	+++	+++	++	++
+++	+++	++++	+++	+++	+++	+++	+++	++	++
++	++	+++	+++	+++	+++	+++	—	++	—
—	—	—	—	—	—	++	++	—	—
—	—	—	—	—	—	++	—	—	—

стадий саркоцист от овец и КРС, были исследованы 357 голов КРС на фермах колхозов и совхозов различных районов, а также на животноводческих комплексах Молдавской ССР.

Результаты исследований свидетельствуют о высокой экстенсивности саркоцистозной инвазии у КРС, так как от всех исследованных проб сыворотки животных в 96,08% случаев наблюдали положительную реакцию на саркоцистоз. Слабая интенсивность инвазии (реагирование саркоцистозных антигенов при разведении сыворотки 1:2, 1:4, 1:8 и 1:16) установлена в 54% случаев, средняя (реагирование саркоцистозных антигенов при разведении сыворотки 1:32 и 1:64) — в 24,93% и высокая (реагирование антигена при разведении сыворотки 1:128 и выше) — в 17,09% случаев.

Для проведения серологической диагностики нами также использовалась пластинчатая РА, поставленная с саркоцистозными антигенами, которые были приготовлены из культуры вегетативных стадий саркоцист от КРС и овец. Пластинчатой РА исследованы пробы сыворотки от 827 голов КРС. Получены 90,81% положительных результатов, 1,45% отрицательных и 7,74% сомнительных.

При исследовании экстенсивности саркоцистозной инвазии свиней (274 голов) в промышленных комплексах МССР нами применялась пластинчатая РА также с использованием саркоцистозных антигенов, приготовленных из культуры вегетативных саркоцистных стадий от овец и КРС. Экстенсивность этой инвазии у свиней,

выявленная пластинчатой РА при ее оценке в 4 и 3 креста, отмечалась в 60,22% случаев.

Экстенсивность саркоцистозной инвазии у овец выявляли луночной и пластинчатой РА с использованием саркоцистозных антигенов, приготовленных из культуры вегетативных саркоцистных стадий. Луночной РА установлена поражаемость у 98 из 104 исследованных овец (94,29%), среди которых у 13 предполагается средняя интенсивность инвазии (антиген реагирует при разведении сыворотки 1:64, 1:128, 1:256 и 1:1024). Пластинчатой РА исследовали сыворотки 74 овец. Положительные результаты при оценке пластинчатой РА в 4 и 3 креста получены в 47,30% случаев.

Таким образом, в результате применения саркоцистозных антигенов, приготовленных из культуры на полусинтетической питательной среде вегетативных саркоцистных стадий, выявлена возможность постановки технологически простой серологической реакции — РА с целью эффективной прижизненной диагностики саркоцистоза у сельскохозяйственных животных. При этом следует отметить, что луночная РА с саркоцистозными антигенами из культуры вегетативных саркоцистных стадий может быть поставлена для определения интенсивности саркоцистозной инвазии, активности процесса, протекающего не только с характерными клиническими проявлениями, но и субклинически. В то же время пластинчатая РА может быть использована при массовом обследовании сельскохозяйственных животных с целью выявления поражае-

мости саркоцистозом. Животные, у которых РА с саркоцистозными антигенами из культуры вегетативных саркоцистных стадий проявляется при разведении сыворотки в пропорции 1:64 и выше, должны быть изолированы, как возможный источник заражения других животных шизогональными стадиями.

Выводы

1. Полученный нами саркоцистозный антиген из культуры вегетативных саркоцистных стадий — достаточно активный препарат для постановки технологически простой серологической реакции — реакции агглютинации с целью прижизненной диагностики саркоцистной инвазии у КРС, овец и свиней.
2. При культивировании содержимого саркоцист от овец и КРС на полусинтетической питательной среде становится возможным получение значительного количества антигена, необходимого для проведения массового прижизненного диагностирования саркоцистоза у различных сельскохозяйственных животных.
3. Использование приготовленного

нами саркоцистозного антигена из культуры вегетативных саркоцистных стадий поможет широкому выявлению саркоцистозного заболевания, а также подтверждению диагноза острого саркоцистоза с выраженным проявлением клинических признаков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Авербах М. М., Мороз А. М., Ант А. С., Никоненко Б. В. Иммуногенетика инфекц. заболеваний. М., 1985.
2. Позов С. А. // Диагностика, лечение, профилактика инфекц. и паразитарных заболеваний с.-х. животных. Ставрополь. 1983. С. 62—65.
3. Fayer R., Johnson A. J., Lunde M. N. // J. Infect. Dis. 1976. V. 134. N 6. P. 624—628.
4. Fayer R., Prasse K. W. // Veter. Pathol. 1981. V. 18. N 3. P. 351—367.
5. Giles R. C. jr., Tramontin R., Kadel W. L. et al. // J. Am. Veter. Med. Assn. 1980. V. 176. N 6. P. 543—548.
6. Lunde M. N., Fayer R. // J. Parasitol. 1977. V. 63. P. 222—225.
7. Stalheim O. H. V., Fayer R., Hubbert W. T. // J. Am. Veter. Med. Assn. 1980. V. 176. N 4. P. 299—302.
8. Tadros W. et al. // Trans. Roy. Soc. Trop. Med. and Hyg. 1981. V. 75. N 1. P. 125—126.
9. Zielasko B., Petrich J., Trautwein G., Rommel M. // Infektion Berl. u. münch. tierärztl. Wschr. 1981. Jg. 94. N. 11/12. S. 223—228.

Поступила 01.04.87

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

С. Х. ХАЙДАРЛИУ

ОСОБЕННОСТИ ПЛАСТИЧЕСКОГО ОБЕСПЕЧЕНИЯ СИСТЕМ НЕЙРОН—ГЛИЯ ПРИ ДЕЙСТВИИ СТРЕССОВЫХ ФАКТОРОВ

Время подтверждает недавние прогнозы, согласно которым конец XX в. должен характеризоваться возрастанием интереса к изучению механизмов приспособления человека и животных к действию стресс-факторов среды. Это объясняется в первую очередь тем, что в условиях ускорения научно-технического прогресса, интенсивной урбанизации, массовой миграции населения, специализации и концентрации народного хозяйства значительно чаще стали встречаться стрессовые ситуации, отрицательно влияющие на состояние здоровья как человека, так и животных. Уже сейчас стрессовая реакция является причиной 2/3 обращаемости к врачу и более 90% заболеваемости сельскохозяйственных животных незаразными болезнями. Таким образом, несмотря на то, что стресс является компонентом реакции адаптации, в определенных условиях он становится патогенетической основой многих заболеваний [5, 7, 10].

Переход от стресса к адаптивным или патологическим перестройкам невозможен без мобилизации пластических ресурсов организма. Однако о механизмах таких перестроек в настоящее время имеются лишь самые общие представления. Это особенно касается центральной нервной системы (ЦНС), хотя ее роль в таких процессах определяюща. Исключительная сложность строения ЦНС, ее генетический полиморфизм, обширность активизирующейся части генома, разнообразие биохимических реакций и функционально-метаболическая неоднородность требуют тонких методов исследования и дифференцированного подхода.

Действие стрессоров приводит в ЦНС к изменению функционального

состояния и к сдвигам метаболизма всех классов соединений [10]. Локализация и временные характеристики этих сдвигов могут сильно различаться в зависимости от многих причин, в частности природы и других свойств стрессоров, состояния и периода онтогенетического развития организма, фазы циркадианного ритма и др. На основе анализа данных о топахимических особенностях нервной системы и путях развития стресса можно предположить, что и картина биохимических сдвигов должна обладать выраженными региональными особенностями.

Раскрытие региональных механизмов пластического обеспечения адаптивных перестроек при действии стресс-факторов необходимо для выбора стратегии и тактики воздействия на эти процессы с целью облегчения адаптации в новых условиях, повышения адаптивных способностей организма и предупреждения патологических последствий. Отсюда следует целесообразность изучения влияния стресс-факторов на пластическое обеспечение клеток в отделах ЦНС, которые могут играть различную роль в организации ответной реакции организма. Выяснение региональных особенностей метаболизма нуклеиновых кислот и белков при возникновении стресса явилось предметом настоящего исследования.

В таких высокодифференцированных клетках, как нейроны и глионы, метаболические процессы не могут протекать изолированно и ограничиваться структурами лишь одного вида этих клеток. Элементарной структурно-метаболической единицей в ЦНС является клеточная система нейрон—нейроглия. Данные анализа структурной организации ЦНС сви-

дествуют о том, что как нейроны, так и глионы в разных областях мозга сильно различаются по строению и размерам, что на один нейрон в разных отделах ЦНС приходится неодинаковое число глионов.

Поскольку стресс-факторы различной природы действуют на разные рецепторы, то и топография путей передачи информации и возбуждающихся структур в каждом конкретном случае должна характеризоваться определенной спецификой. Поэтому следует ожидать, что и локализация метаболических сдвигов и их временные характеристики также будут обладать соответствующими особенностями. На характер этих сдвигов должны оказывать определенное влияние характеристики стресс-факторов (продолжительность действия, интенсивность, повторяемость и др.) и состояние организма.

На основании изложенного можно предположить, что для выяснения региональных особенностей пластического обеспечения клеток ЦНС целесообразно одновременно исследовать системы нейрон—нейроглия в различных отделах ЦНС. Эта задача может быть решена путем: 1) изучения влияния стресс-факторов разной природы на содержание белков и РНК в нейронах и глионах различных отделов ЦНС; 2) выяснения характера взаимоотношений между количественными сдвигами белков и РНК в различных системах нейрон—нейроглия в условиях стресса; 3) выявления влияния стресс-факторов на количество глиальных клеток-сателлитов, окружающих нейроны.

Материалы и методы

Объектом исследований служили белые крысы (беспородные, Вистар, линии Крушинского—Молодкиной). Основной метод исследования — цитоспектрофотометрия в различных вариантах [1] и морфометрия, позволяющие вычислять количество белков и РНК в расчете на одну клетку. Изучены следующие отделы ЦНС: моторная кора, височная область коры головного мозга, кора мозжечка, червь мозжечка, супраоптическое, паравен-

трикулярное и красное ядра, ядра Бехтерева и Дейтерса, серое вещество передних рогов спинного мозга (поясничное и шейное утолщения), спинномозговые узлы в шейном и поясничном отделах.

В качестве стресс-факторов использованы электрокожное раздражение, аудиогенные судороги, гипертермия, гипоксия, иммобилизация, гиподинамия, физическая нагрузка (плавание). Некоторые из них — в остром и хроническом вариантах. О развитии стресса судили как по поведенческим показателям, так и по гормональным (в отдельных сериях опытов). Для определения достоверности различий использовали *t*-критерий Стьюдента в предложенном для количественной цитохимии варианте В. Я. Бродского [2] и эмпирический коэффициент корреляции по Г. Ф. Лакину [6].

Результаты и их обсуждение

1. *Содержание белков и РНК в различных отделах ЦНС при действии стресс-факторов.* В основе замечательной способности ЦНС перестраивать взаимоотношения нервных элементов в любом ее участке лежат возможности изменять соотношение между ана- и катаболическими процессами. В приспособлении организма к действию стресс-факторов решающую роль играют пластические преобразования. Хотя в осуществлении этих преобразований на начальных этапах участвует ДНК, пластическая перестройка реализуется в основном за счет количественных и качественных изменений РНК и белков.

В результате проведенных экспериментов установлено, что такие стресс-факторы, как гипоксия, гиподинамия, иммобилизация, гипертермия, физическая нагрузка, электрокожное раздражение и судорожные состояния приводят к существенному изменению соотношения ана- и катаболических процессов в структурах ЦНС. Топохимический анализ позволил выявить региональные различия как в величине этих сдвигов, так и в их направленности. Оказалось, что в ответную реакцию вовлекаются не все образования ЦНС и далеко не в рав-

ной степени. Например, после аудиогенных судорог в мотонейронах передних рогов спинного мозга содержание РНК возрастало, в клетках Пуркинье мозжечка сдвиги были невелики и непродолжительны, а в нейронах II и V слоев височной доли головного мозга на протяжении 8—12 ч после судорог содержание РНК было уменьшенным.

В зависимости от природы стрессора в одном и том же образовании ЦНС могли преобладать как процессы анаболизма, так и катаболизма РНК и белков. Например, в нейронах вентролатерального ядра спинного мозга в поясничном отделе при гипоксии и гипертермии через 1 ч выявлено возрастание количества белков и РНК, при физической нагрузке и сочетании гипоксии с гипертермией их содержание уменьшилось, а при гиподинамией — не изменилось (рис. 1). Подобные различия выявлялись и в других отделах ЦНС — ядрах Бехтерева и Дейтерса, супраоптическом и паравентрикулярном ядрах, коре мозжечка и других отделах мозга — и обнаруживались не только в нервных, но и в глиальных клетках.

Таким образом, комплексная оценка динамики, величин и направленности изменений содержания РНК и белков в констелляции в различной степени «заинтересованных» структур ЦНС при действии стрессовых факторов разной природы позволяет высказать положение о существовании региональной специфики сдвигов пластического обеспечения, зависящей от характеристик стрессора, изучаемых отделов ЦНС и состояния организма.

2. *Соотношение изменений содержания РНК и белков в различных структурах ЦНС.* Поскольку мы имели возможность экспериментально проследить на уровне отдельных клеток различных отделов ЦНС изменения количества РНК и белков при действии одних и тех же стрессовых факторов, представляло интерес выяснить, как соотносятся между собой сдвиги в содержании РНК и белков. Интерес к этому вопросу обусловлен тем, что оба класса этих макромолекулярных соединений составляют систему биосинтеза белка, от состояния

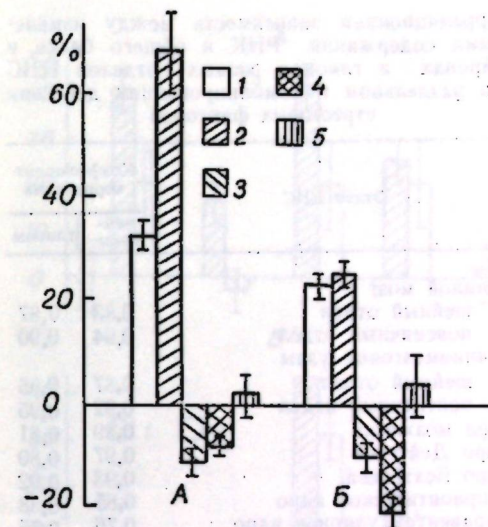


Рис. 1. Влияние различных стрессоров на содержание РНК (А) и белков (Б) в мотонейронах передних рогов спинного мозга: 1 — гипоксия; 2 — гипертермия; 3 — физическая нагрузка; 4 — гипоксия+гипертермия; 5 — гиподинамия. По вертикали — отклонения от контрольной величины, принятой за 100%. Вертикальные черточки — удвоенная средняя квадратическая ошибка

которой в большой мере зависит характер ответной реакции, а также тем, что на сегодняшний день мнения различных исследователей о взаимоотношениях между сдвигами содержания РНК и белков противоречивы [2, 4, 8, 10, 12, 13, 15].

Для выяснения соотношения сдвигов содержания белков и РНК при стрессе нами проведен корреляционный анализ (табл.). В качестве исходных данных служили попарно взятые сдвиги содержания РНК и белков в нервных и глиальных клетках девяти отделов ЦНС при гипоксии, гипертермии, иммобилизации, гиподинамией, плавании и комбинированном действии каждого из этих факторов с гипоксией. Из табл. видно, что между изменениями содержания РНК и белков при действии использованных нами стрессоров во всех без исключения случаях выявлена сильная корреляционная связь.

При ряде стрессовых воздействий сдвиги содержания РНК в нейронах и глионах носили противоположно направленный характер. Такие сдвиги выявлены в мотонейронах и окружающих их глионах спинного мозга при гипоксии, иммобилизации и их сочетании, в спинномозговых узлах — при гипоксии, плавании и сочетании

Корреляционная зависимость между изменениями содержания РНК и общего белка в нейронах и глионах разных отделов ЦНС при раздельном и комбинированном действии стрессовых факторов

Отдел ЦНС	Коэффициент корреляции	
	нейроны	глионы
Спинной мозг		
шейный отдел	0,83	0,87
поясничный отдел	0,94	0,90
Спинномозговые узлы		
шейный отдел	0,87	0,95
поясничный отдел	0,92	0,95
Кора мозжечка	0,89	0,81
Ядро Дейтерса	0,97	0,80
Ядро Бехтерева	0,93	0,92
Супраоптическое ядро	0,85	0,88
Паравентрикулярное ядро	0,76	0,75

гипоксии с гипертермией и гипоксии — с гиподинамией.

Эти данные косвенно подтверждают возможность перехода глимальной РНК в цитоплазму нейрона. О возможности такого перехода свидетельствует тот факт, что при суммарном определении содержания РНК в гомогенатах ткани спинного мозга после 5-минутного электрокожного раздражения нам не удалось выявить достоверных сдвигов, в то время как цитохимически отмечалось возрастание содержания РНК в нейронах и уменьшение — в глионах. Таким образом, в течение 5 мин внутри системы нейрон—глия произошло перераспределение РНК.

Изложенное позволяет заключить, что стресс-факторы вызывают в нейронах и глионах выраженные изменения количества РНК и белков. Между сдвигами содержания этих биополимеров выявлена сильная корреляционная связь. Разнонаправленные изменения содержания РНК и белков в нейронах и глионах некоторых отделов ЦНС свидетельствуют о возможности перехода некоторого количества биополимеров из глимальных клеток в нервные. Характер реагирования клеточных систем нейрон—глия в разных отделах ЦНС значительно различался, что дает основание говорить о региональности сдвигов метаболизма и пластической реорганизации при стрессовых воздействиях. На основе данных о региональности сдвигов метаболизма в ЦНС и изу-

чения их архитектоники можно судить о степени «заинтересованности» отдельных структур ЦНС в развитии стресса, что важно для раскрытия механизма возникновения как стресса, так и его вредных последствий.

3. Характеристика сдвигов содержания белков и РНК в разных системах нейрон—глия и значение явления суперкомпенсации. Анализ данных параллельного изучения изменений содержания белков и РНК в нейронах и глионах показал, что при действии стрессоров в активизирующихся структурах могут наблюдаться различные формы перестройки метаболизма. Например, изменения содержания РНК в 4 различных системах нейрон—глия после судорожной активности: в каждой системе нейрон—глия выявлены своеобразные метаболические взаимоотношения, которые, хотя и не противоречили существующей схеме [14], но отличались от нее характером реагирования.

Гипотетическую попытку обобщить наиболее часто встречающиеся сдвиги метаболизма в системах нейрон—глия предприняли Л. З. Певзнер [9] и Ю. Я. Гейнисман [3]. Они пришли к выводу о замкнутом циклическом характере этих сдвигов.

Однако полученные нами данные о сдвигах содержания белков и РНК в отдельных нейронах и глионах как при применении стрессовых факторов «разового» действия, так и хронического или повторяющихся воздействий позволили выявить совершенно иную закономерность сдвигов количества биополимеров. Принципиальное отличие наших выводов заключается в том, что, согласно нашим данным, динамика сдвигов содержания белков и РНК носит не циклический, замкнутый, а колебательный характер. К такому выводу мы пришли в результате анализа данных о влиянии электрокожного раздражения на содержание РНК в нейронах и глионах передних рогов спинного мозга. После 60-минутного раздражения происходило стойкое снижение содержания РНК в нейронах и глионах, которое сохранялось еще в течение 1 ч после прекращения раздражения. Затем через 2—4 ч отмечалась нормализа-

ция, а через 18 ч — суперкомпенсация сдвигов.

Можно предположить, что после вызываемого воздействием стрессоров первоначального снижения содержания РНК начинается процесс восстановления, который обладает значительной инерцией, в результате чего он не прекращается немедленно после восстановления исходного уровня РНК, а продолжается еще некоторое время, приводя к суперкомпенсации и лишь после этого — к повторному снижению. Это явление, по-видимому, и лежит в основе колебательного характера сдвигов содержания биополимеров.

Следовательно, обнаруженная в ЦНС суперкомпенсация сдвигов — проявление общего «закона суперкомпенсации», описанного Н. Н. Яковлевым [11] на примере мышечной ткани. Из этого следует, что, вероятно, для нервной ткани, как и для мышечной, могут быть разработаны пути повышения функциональных возможностей на основе учета временной динамики процесса восстановления и проявления эффекта суперкомпенсации.

Особого внимания заслуживает рассмотрение влияния длительного воздействия стрессоров на содержание РНК в глионах некоторых отделов ЦНС. Оказалось, что ежедневные 3-часовые экспозиции при 35°C в течение 160 дней в отдельных областях ЦНС вызывают значительное возрастание содержания РНК только в глионах (рис. 2). Эти данные свидетельствуют о роли глионов в повышении устойчивости функционирования системы нейрон—глия.

Таким образом, при действии стрессоров в нервных и глимальных клетках происходят разные по величине, а порой противоположно направленные изменения содержания биополимеров. Поэтому можно говорить о своеобразной специфике метаболического ответа нейронов и глионов, «разделении труда» в пределах системы нейрон—глия, способствующем более эффективному функционированию системы в целом.

Возрастанию возможностей пластического обеспечения нейронов может способствовать и состояние их глимального окружения. В связи с этим была проверена гипотеза об измене-

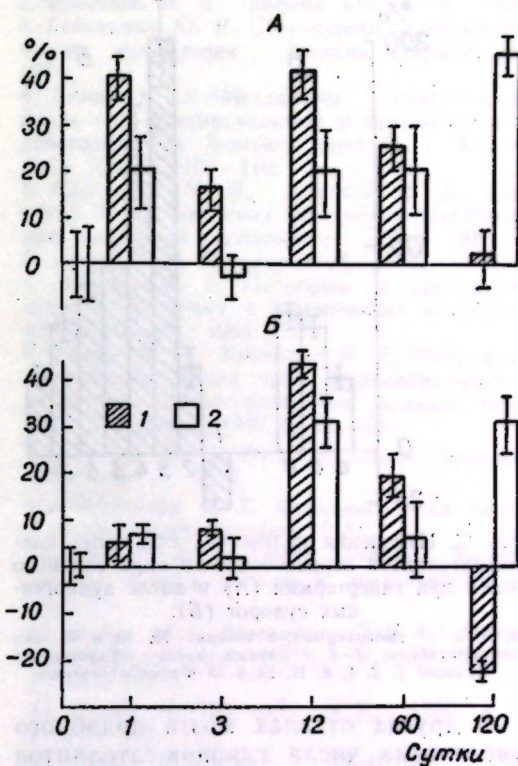


Рис. 2. Влияние прерывистого воздействия высокой температуры (35°C, по 3 ч в сутки) на количество РНК в нервных (1) и глимальных (2) клетках супраоптического (А) и паравентрикулярного (В) ядер гипоталамуса крыс.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1

нии числа глимальных клеток-сателлитов, приходящихся на один нейрон, в условиях действия стрессовых факторов — аудиогенных судорог и высокой температуры (45°C).

Полученные в этих экспериментах данные об изменении количества глионов-сателлитов представлены на рис. 3. Использование в качестве стрессора повышенной температуры вызвало постепенное увеличение числа глимальных клеток-сателлитов, которое через 45 мин превышало контрольный уровень на ~70% (рис. 3, А). Непосредственно после аудиогенных судорог количество глионов-сателлитов в переднебоковом ядре спинного мозга уменьшилось (рис. 3, Б). Однако уже в течение первого часа после судорог оно увеличилось, достигая контрольных величин, а через 2 ч их значительно превышало (в 2 раза), затем постепенно уменьшалось, хотя через 24 ч все еще превышало контрольный уровень.

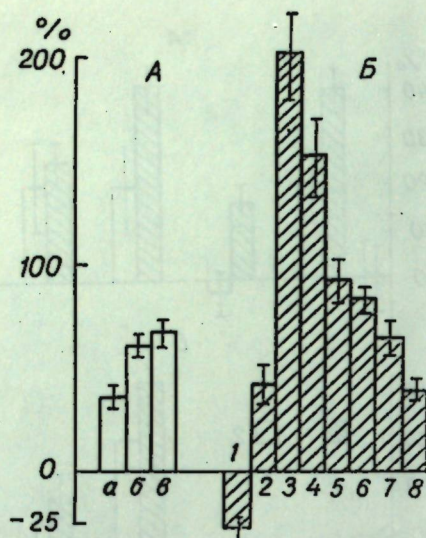


Рис. 3. Изменения количества глиальных клеток-сателлитов переднебокового ядра спинного мозга при гипертермии (А) и после аудиогенных судорог (Б):

а, б, в, — гипертермия в течение 20, 40 и 45 мин соответственно; 1–8 — время после аудиогенных судорог 1, 2, 4, 8, 12, 24 и 48 ч соответственно

В других отделах мозга подобного увеличения числа глионов-сателлитов не обнаружено. Так, в V слое коры височной доли после прекращения аудиогенных судорог их число уменьшилось на 29%, через 1 и 2 ч возвратилось к контрольному уровню, через 4 ч вновь уменьшилось (на 28%), а в последующем не отличалось от контрольной величины. В коре мозжечка непосредственно после судорог изменений не обнаружено, а через 1 ч наблюдалось уменьшение количества сателлитов на 38%. Нормализация происходила через 24 ч. При действии высокой температуры через 20 мин количество глиоцитов уменьшилось на 28%, а через 40 мин возросло, достигнув контрольной величины. Если животным вводили 2,4-динитрофенол, предотвращающий пролиферацию клеток, то сдвиги количества глиальных клеток-сателлитов сохранялись без существенных изменений.

Таким образом, изучение ответной реакции глиоцитов на действие стрессовых факторов позволило выявить существенные региональные различия как в выраженности изменений числа клеток-сателлитов, приходящегося на один нейрон, так и направленности этих изменений. Ввиду отсутствия изменений содержания РНК и ДНК в гомогенатах исследованных отделов

ЦНС в эти же сроки после аудиогенных судорог и при тепловом воздействии, а также наличия этого эффекта и в условиях применения динитрофенола, подавляющего пролиферацию клеток, можно предположить, что изменение количества перинейрональных глиоцитов происходит не за счет их пролиферации, а вследствие приближения или удаления от тел нейронов. Изменения пространственных взаимоотношений клеточных элементов внутри сообществ нейрон—нейроглия различных отделов ЦНС позволяют заключить, что эти изменения носят адаптивный характер и направлены на повышение потенциальных возможностей пластического обеспечения нейронов в условиях действия стрессовых факторов.

Выводы

1. Стресс-факторы различной природы вызывают существенные, приуроченные к разным структурам ЦНС изменения содержания РНК и белков. На основе анализа пространственных и временных характеристик этих сдвигов сформулирован принцип региональности пластического обеспечения функций ЦНС.

2. В функционировании системы биосинтеза белков нервных и глиальных клеток ЦНС при стрессе выявлена сопряженность, о которой свидетельствовала высокая положительная корреляция между сдвигами содержания РНК и белков.

3. Изменения концентрации белков и РНК в нейронах и глионах отделов ЦНС, относящихся к афферентным, эфферентным структурам ЦНС или выполняющим адаптационно-трофические и интегративные функции, а также объемов соответствующих клеточных структур и содержания в них биополимеров могут служить объективными критериями участия этих структур в ответной реакции организма на действие стресс-факторов.

4. Стресс-факторы обуславливают ряд региональных проявлений структурной адаптации: изменения объемов тел нейронов и глионов и их взаимоотношений между собой и окружающим перикеллюлярным пространством,

а также количества глионов-сателлитов в системе нейрон—глия, что изменяет возможности пластического обеспечения нейронов и является мощным фактором регуляции клеточного метаболизма.

5. Главным биохимическим механизмом, ведущим к адаптивным преобразованиям в ЦНС, может служить выявленная нами способность к суперкомпенсации сдвигов метаболизма.

6. Динамика изменения содержания белков и РНК в системе нейрон—глия при действии стресс-факторов носит не замкнутый циклический, как считалось ранее, а колебательный характер.

7. Противоположно направленные изменения количества белков и РНК в нейронах и глионах некоторых отделов ЦНС в начальной фазе действия стрессоров при отсутствии сдвигов в суммарных гомогенатах подтверждают гипотезу о возможности перехода биополимеров из глиальных клеток в нервные.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агроскин Л. С., Бродский В. Я., Груздев А. Д., Королев Н. В. // Цитология, 1960. Т. 2. № 3. С. 337–352.

2. Бродский В. Я. Трофика клетки. М., 1966.
3. Гейнисман Ю. Я. Структурные и метаболические проявления функции нейрона. М., 1974.
4. Демин Н. Н. // Механизмы пластичности мозга при функциональных и патологич. воздействиях. Тез. Всесоюз. симп. Т. 1. Махачкала, 1982. С. 109–110.
5. Калинин М. И., Курский М. Д., Осипенко А. А. Биохимич. механизмы адаптации при мышечной деятельности. Киев, 1986.
6. Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1980.
7. Меерсон Ф. З. Патогенез и предупреждение стрессорных и ишемических повреждений сердца. М., 1984.
8. Панов А. И., Кривенко Н. Е. // Механизмы пластичности мозга при функциональных и патологич. воздействиях. Тез. Всесоюз. симп. Т. 2. Махачкала, 1982. С. 61–62.
9. Певзнер Л. З. Функциональная биохимия нейроглии. Л., 1972.
10. Хайдарлиев С. Х. Функциональная биохимия адаптации. Кишинев, 1984.
11. Яковлев Н. Н. Химия движения. Молекулярные основы мышечной деятельности. Л., 1983.
12. Hallia M., Rosengren B. H. A., Sourander P. // Experientia, 1970. V. 26. N 10. P. 1069–1070.
13. Hyden H. // The cell. N. Y., 1960. V. 4. P. 215–323.
14. Hyden H. // Neuron. Amsterdam, 1967. P. 179–217.
15. Sunde D., McKelvy J., Sachs H. // Brain Res. 1972. V. 47. N 1. P. 237–253.

Поступила 09.03.87

В. А. НАУК

СТРУКТУРНО-БИОХИМИЧЕСКИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГАМЕТ САМЦОВ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ ПРИ КРИОКОНСЕРВАЦИИ

Дальнейшее повышение продуктивности и рентабельности животноводства в значительной степени зависит от интенсификации воспроизводства сельскохозяйственных животных на основе генотипической селекции. Успешное решение этой проблемы, в свою очередь, связано с открытием [1] метода длительного хранения гамет сельскохозяйственных животных в глубоком замороженном состоянии при -196°C . Разработка приемлемых для практики способов криоконсервации гамет позволяет создать крупные банки спермы, проверить самцов по качеству получаемого потомства, использовать для проведения искусст-

венного осеменения самок сперму только тех производителей, которые получили категорию улучшателей. Это один из важнейших резервов ускоренного повышения продуктивности, а также совершенствования племенной работы в животноводстве.

К настоящему времени метод длительного хранения гамет при ультранизких температурах применяется главным образом в скотоводстве. Вместе с тем, хотя метод криоконсервации спермы быков в принципе разработан, около 40–50% гамет не восстанавливают свои функции после оттаивания, что сдерживает максимальное

использование генетически проверенных производителей.

В овцеводстве, свиноводстве, птицеводстве и рыбоводстве данный метод еще не нашел практического применения, что не позволяет максимально использовать особо ценных производителей в интересах дальнейшего повышения продуктивности и в этих отраслях. Неоценимое значение метод криоконсервации гамет имеет при создании банка спермы редких и исчезающих видов животных, а также мало используемых пород, особенно аборигенных, для сохранения генетического разнообразия. Решение этих сложных проблем связано с усилением фундаментальных исследований в области криобиологии гамет на разных уровнях их биологической организации и разработкой автоматизированных систем криоконсервации спермы животных, обеспечивающих сохранение структуры и функции гамет.

В последние годы коллектив Межведомственного центра по криоконсервации семени сельскохозяйственных животных Института зоологии и физиологии АН МССР и НПО по животноводству Госагропрома МССР работает над выяснением механизмов криоповреждений и криозащиты гамет в целях разработки приемлемых для практики способов криоконсервации семени сельскохозяйственных животных. Развитие исследований в этом направлении было основано на выдвинутом нами положении о том, что криоповреждения гамет обусловлены структурными нарушениями биомембран (акросомальная, плазматическая, митохондриальная), которые предопределяются видовыми соотношениями их основных компонентов, устойчивостью связей белково-липидных комплексов, развитием перекисного окисления и фазового перехода липидов, а также условиями технологической обработки спермы животных при криоконсервации [2].

Электронно-микроскопические исследования гамет на этапах охлаждения, замораживания и оттаивания спермы быка, барана и хряка подтвердили, что биомембраны наиболее чувствительны к снижению температуры. Причем на фоне общих (неспецифических) нарушений биомембран

выявлены специфические особенности криобиологии гамет — криогенное повреждение акросомы у значительно большего числа гамет хряка и барана, чем быка. Нарушения акросомы сперматозондов хряка, по-видимому, связаны с тем, что она по размерам намного больше и обладает низкой электронной плотностью в сравнении с акросомой гамет быка. Выявленные нами видовые особенности морфологических изменений акросомы сперматозондов (в ней локализованы такие ферменты, как галактуронидаза и акрозин, играющие важную роль в процессе оплодотворения яйцеклеток) показывают, что от состояния акросомы конкретного вида животных в большой степени зависит оплодотворяющая способность гамет после их деконсервации. Поэтому исследования по стабилизации акросомы, а также разработка экспресс-метода оценки ее морфологического состояния актуальны.

Среди криогенных повреждений гамет выявлены набухания и просветления митохондрий, а также изменения их мембран, что свидетельствует о нарушении биоэнергетических систем и снижении функциональной полноценности гамет.

Сохранение биологических свойств биомембран гамет при криоконсервации спермы сельскохозяйственных животных обусловлено содержанием, соотношением, лабильностью и устойчивостью входящих в них основных компонентов. Так, согласно современным представлениям, белки, липиды, углеводы и их комплексы по-разному реагируют на действия охлаждения, замораживания и оттаивания спермы. Исходя из этого изучение химического состава мембран гамет быка, барана и хряка представляет большой интерес для выяснения различной их чувствительности к низким температурам. Проведение исследований в этом направлении было связано с освоением методов изолирования плазматических мембран и определения степени их чистоты. К настоящему времени используемый метод выделения мембран позволяет достигнуть около 60—70% их чистоты.

Изучение плазматических мембран гамет быка, барана и хряка показало, что в составе их белков больше

всего содержится аминокислот, входящих в группы нейтральных (серин, треонин, пролин, глицин, аланин, цистин), гидрофобных (лейцин, фенилаланин, валин, тирозин, изолейцин, метионин) и кислых (глутаминовая, аспарагиновая). Основные (щелочные) аминокислоты являются минорными структурными элементами белков мембран.

При сопоставлении результатов исследований аминокислот плазматических мембран свежеполученных гамет сельскохозяйственных животных выявлены видовые различия в их количестве. Так, в мембранах гамет быка и хряка содержание аминокислот в расчете на 100 мг белка составляет $73,03 \pm 3,93$ и $22,02 \pm 0,84$ мг соответственно. Эти данные свидетельствуют о наличии определенной взаимосвязи между чувствительностью гамет к низким температурам и количеством структурных элементов белков в плазматических мембранах.

В процессе технологической обработки спермы сельскохозяйственных животных значительно уменьшается количество аминокислот, входящих в состав плазматических мембран гамет. Исследования показали, что снижение их содержания происходит за счет гидрофобных и нейтральных аминокислот. Указанные изменения косвенным образом свидетельствуют о нарушении липид-белковых взаимодействий, имеющих большое значение в сохранении конформационной устойчивости и активности мембранных ферментов. Кроме того, потери плазматическими мембранами гидрофобных и нейтральных аминокислот указывают на нарушение гидрофобных взаимодействий, а также на снижение количества встроенных в них белков. В состав плазматических мембран гамет наряду с белками входят и липиды, которые играют большую роль в выполнении их биологических функций. При физиологической температуре биомембраны находятся в жидкокристаллическом состоянии, сохраняя при этом общую упорядоченность их структуры. Однако при снижении температуры изменяются физико-химические свойства липидов, что зависит от содержания насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в мембране.

Выполненные совместно с лабораторией жирных кислот Украинского НИИ физиологии и биохимии исследования позволили идентифицировать и определить содержание 11 высокомолекулярных жирных кислот в плазматических мембранах гамет быка и хряка [3]. При этом было выявлено, что содержание насыщенных жирных кислот в мембранах обоих видов животных выше, чем ненасыщенных. Среди насыщенных жирных кислот преобладают пальмитиновая и стеариновая, тогда как пентадекановая является минорным компонентом липидов. Из ненасыщенных кислот в плазматических мембранах больше олеиновой и линоленовой и меньше миристиноленовой.

Анализ результатов исследований жирных кислот показал, что в мембранах свежеполученных гамет хряков общее содержание ненасыщенных жирных кислот выше, чем у быков, в основном за счет олеиновой кислоты. Выявленные несоответствия между содержанием ненасыщенных жирных кислот в плазматических мембранах и чувствительностью гамет этих видов животных к низким температурам объясняются различным уровнем перекисного окисления липидов в условиях охлаждения и выдержки спермы при 4°C , то есть в период подготовки ее к замораживанию.

После замораживания и оттаивания спермы быка содержание олеиновой кислоты увеличивается с $7,89 \pm 0,75$ до $16,37 \pm 2,22\%$ от общего содержания жирных кислот в плазматической мембране, тогда как в мембранах гамет хряка оно не изменяется. Следовательно, в обеспечении устойчивости гамет важное значение приобретает изыскание условий регуляции липидного состава гамет, и в особенности ненасыщенных жирных кислот, которые играют существенную роль в сохранении необходимой вязкости углеводородной части липидного бислоя при действии низких температур и влияют на фазовый переход липидов.

Одним из перспективных подходов в этом плане является поиск условий взаимодействия компонентов синтетических сред и мембран гамет, а также плазмы спермы. Исследования, выполненные совместно с сотрудниками секции криобиологии Института

биологи и иммунологи размножения и развития организмов Болгарской АН, показали, что при разбавлении спермы быков синтетическими средами на основе углеводов и желтка куриного яйца образуются новые биоконплексы липопротендной и гликопротендной природы [4]. При этом, по-видимому, происходит изменение соотношения основных компонентов мембран, повышающее устойчивость гамет к низким температурам. В нашей лаборатории была доказана эффективность использования экстракта подсолнечного масла (богатого ненасыщенными жирными кислотами) в составе синтетической среды для криоконсервации спермы хряка вместо желтка куриного яйца. Дальнейшее развитие исследований в этом направлении позволит выявить новые пути повышения резистентности гамет при криоконсервации спермы животных.

Как известно, основные компоненты мембран — белки и липиды — образуют белково-липидные комплексы за счет различных типов связей. Устойчивость последних в значительной степени влияет на структуру и функцию мембран гамет при низких температурах. Наши исследования белково-липидных комплексов гамет быка, барана и хряка показали, что в них доминируют слабые связи, которые при технологической обработке спермы (разбавление, охлаждение, замораживание и оттаивание) подвергаются нарушениям. Прочные же связи занимают незначительное место и чаще встречаются в гаметках быка, чем барана и хряка.

Многочисленные опыты, выполненные сотрудниками лаборатории (Г. Е. Дарий, Г. В. Борончук, В. Г. Делеу), позволили выявить условия стабилизации белково-липидных комплексов гамет при криоконсервации спермы. В частности, было показано, что эффективность поддержания устойчивости белково-липидных комплексов гамет выше при использовании в составе защитных сред для разбавления и замораживания спермы сельскохозяйственных животных — неэлектролитов, которые составили следующий ряд: рафиноза > сахароза > лактоза > фруктоза > глюкоза; двухвалентных катионов магния, каль-

ция и одновалентных — аммония; положительно зараженных аминокислот (аргинин, лизин).

Наряду с этим важное значение приобретает изучение влияния условий технологической обработки спермы при низких температурах на сохранение устойчивости белково-липидных комплексов гамет. Результаты наших исследований показали преимущественно охлаждения спермы в анаэробных условиях со скоростью 0,4—0,3°C от 34 до 15°C и 0,2—0,1°C от 15 до 4°C, сокращения времени контакта гамет с глицерином, замораживания спермы быков в полимерных соломинках (0,5 мл) парами жидкого азота при —140°C в течение 8 мин, а спермы баранов и хряков — при —100°C. Эти данные легли в основу разработки новых синтетических сред и способов криоконсервации спермы сельскохозяйственных животных.

Согласно современным представлениям молекулярные повреждения биомембран связаны с усилением процесса перекисного окисления липидов (ПОЛ). Проведенные в нашей лаборатории (А. М. Гуськов) исследования концентрации свободных радикалов в сперме хряков показали, что после замораживания и оттаивания имеет место ее увеличение, которое приводит к развитию цепных реакций ПОЛ. Кроме того, методом УФ-спектроскопии были выявлены особенности спектров липидов, выделенных из гамет на разных этапах технологической обработки спермы сельскохозяйственных животных при замораживании. В результате установлено, что спектры поглощения метанольных растворов липидов в области 200—350 нм, выделенных из свежеполученных гамет, а также после охлаждения, замораживания и оттаивания спермы быка, барана и хряка, в значительной степени различаются и зависят от вида животных. Так, например, максимумы поглощения в спектрах липидов, выделенных из гамет быка и барана после замораживания и оттаивания спермы, проявляются при 250 нм, а хряка — при 240 и 250. Эти данные свидетельствуют о появлении гидроперекисей при 240—250 нм, которые не были обнаружены в свежеполученных гаметках. Причем в спектрах липидов, выделенных из

гамет хряков после криоконсервации спермы, обнаружены продукты перекисного окисления липидов, которые в аналогичных образцах из гамет быков отсутствовали.

В целях доказательства развития общего хода ПОЛ в сперме сельскохозяйственных животных в ответ на действие низких температур, наряду с исследованиями концентрации свободных радикалов и особенностей спектров липидов, выделенных из гамет, был изучен уровень вторичного продукта ПОЛ — малонового диальдегида (МДА). Результаты исследований показали, что количество МДА в гаметках быка, барана и хряка после замораживания спермы возросло соответственно в 1,5; 2,0 и 2,2 раза в сравнении со свежеполученными гаметками.

Таким образом, результаты исследований ПОЛ с помощью ЭПР, спектрального анализа в УФ-области и биохимических методов свидетельствуют о том, что при криоконсервации спермы сельскохозяйственных животных происходит значительное усиление данного процесса в гаметках, что сопровождается молекулярными повреждениями биомембран вследствие образования токсических продуктов при взаимодействии радикалов с ненасыщенными жирными кислотами и деградации основных компонентов мембран.

Исходя из этого задачей первоочередной важности является поиск условий ингибирования ПОЛ. Согласно современным представлениям, торможение ПОЛ достигается путем использования антиоксидантов, которые могут реагировать со свободными радикалами, вследствие чего образуются малоактивные вещества, либо разрушать гидроперекиси, являющиеся разветвляющимися агентами. В результате многочисленных исследований (Г. В. Борончук, А. М. Гуськов) по выявлению эффективности антиоксидантов в составе защитных сред для разбавления и замораживания спермы сельскохозяйственных животных было установлено, что один и тот же антиоксидант по-разному влияет на торможение ПОЛ в сперме быка, барана и хряка. Так, например, использование лактозо-глицериновой среды,

содержащей такие антиоксиданты, как эпигид, дилудин, α -токоферол ацетат, тиосульфат натрия, для разбавления и замораживания спермы быков привело к снижению количества МДА в гаметках только в случае применения тиосульфата натрия. В то же время концентрация МДА в гаметках барана при криоконсервации спермы была значительно ниже в случае введения в состав среды эпигида. Изучение действия бакланозида, бутилокситолуола, α -токоферолаацетата и α -токоферола на торможение ПОЛ в сперме хряков на разных этапах ее технологической обработки показало перспективность конструирования защитных сред с включением в них бакланозида, синтезированного в Институте экологической генетики АН МССР, и витамина Е.

Как известно, интенсивность ПОЛ зависит от наличия в биологической системе прооксидантов (свободнорадикальные продукты, самоокисляющиеся компоненты), антиоксидантов и ферментов (фосфолипазы, оксигеназы, пероксидазы и др.). Поэтому введение антиоксидантов в рацион кормления сельскохозяйственных животных является также эффективным средством повышения биологических свойств гамет. Исследования содержания SH-групп в сперме хряков при скормлировании им в течение 90 дней комбикорма, содержащего тиосульфат натрия, выявили количественные их изменения в определенный период. Так, содержание SH-групп в гаметках было выше на 33—62-й дни кормления животных. Важно отметить, что в эти сроки и устойчивость гамет к низким температурам также была выше. Однако дальнейшее скормливание хрякам тиосульфата натрия (с 70-го по 90-й день) привело к снижению количества SH-групп в гаметках до их значения в начале опыта. Полученные данные свидетельствуют о необходимости углубления исследований по использованию антиоксидантов в составе рационов кормления производителей в целях повышения антиоксидантной активности их спермы.

Приведенные данные о морфологических изменениях биомембран, нарушении устойчивости связей белково-липидных комплексов, усилении ПОЛ позволили предположить, что крио-

консервация спермы сельскохозяйственных животных сопровождается изменением структурно-функциональных показателей гамет. Изучение в нашей лаборатории липидов гамет с помощью тонкослойной хроматографии позволило выявить и идентифицировать следующие фосфолипидные фракции: фосфатидилсерин (ФС), сфингомиелин (СФМ), фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилэтаноламин (ФЭА), кардиолипид (КЛ). При этом в содержании указанных фракций были обнаружены видовые различия. Так, в гаметах хряка количество ФС и ФХ ниже, чем в гаметах быка. В процессе криоконсервации спермы быка, барана и хряка происходит значительное снижение как общего количества фосфолипидов, так и каждой в отдельности фосфолипидной фракции.

Статистический анализ результатов исследования фосфолипидных фракций и морфофизиологических показателей гамет на разных стадиях технологической обработки спермы позволил выявить ряд зависимостей между ними. В частности, в сперме хряка и быка установлены корреляции между подвижностью гамет и содержанием ФС и ФЭА, между сохранностью акросом, выживаемостью гамет и количеством ФЭА. Поскольку ФС играет важную роль в восстановлении подвижности гамет после оттаивания, а ФХ — в непосредственном ингибировании ПОЛ, то приведенные выше данные о меньшем содержании этих фракций в гаметах хряка в определенной степени объясняют высокую чувствительность его спермы к низким температурам в сравнении со спермой быка. В связи с этим одной из важных задач в области криоконсервации спермы сельскохозяйственных животных является поиск условий стабилизации фосфолипидов гамет. Проведенные в этом направлении опыты показали, что уровень фосфолипидов в гаметах в значительной степени зависит от режимов их криоконсервации. Так, замораживание спермы хряка при -60 , -80 , -100 , -120 , -140 и -160°C показало, что стабилизация фосфолипидов в гаметах лучше достигалась при -100°C , тогда как при всех остальных режимах отмечена значительная их деградация.

Изучение влияния указанных температур при криоконсервации спермы быка в полимерных соломинках (0,5 мл) на сохранение фосфолипидов гамет позволили выявить, что оптимальная температура в парах жидкого азота находится в пределах -120 — -140°C . Следует отметить, что результаты опытов по стабилизации фосфолипидов при криоконсервации спермы быка и хряка хорошо согласуются с данными исследований устойчивости связей белково-липидных комплексов гамет.

Результаты исследований последних лет показали, что в основе повреждения гамет при криоконсервации спермы сельскохозяйственных животных лежат структурные нарушения биомембран (акросомальная, плазматическая и митохондриальная), которые предопределяются видовыми особенностями в содержании и соотношении основных компонентов, устойчивостью белково-липидных комплексов и уровнем ПОЛ. На базе этих исследований разработан новый подход в стабилизации структурно-функциональных показателей, предусматривающий стабилизацию устойчивости белково-липидных комплексов, ингибирование ПОЛ, образование новых биомембран между компонентами биомембран, плазмы и среды, сокращение времени контакта гамет с глицерином, а также применение конкретных для каждого вида животных режимов технологической обработки спермы, который используется при проведении исследований по разработке новых защитных сред и способов криоконсервации спермы сельскохозяйственных животных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Милованов В. К., Соколовская И. И., Смирнов И. В. Свойство живчиков млекопитающих сохранять биологическую полноценность после быстрого замораживания // Открытие. Изобретения СССР. М., ЦНИИПИ. 1971. С. 28—29.
2. Наук В. А. // Криобиология. № 2. Киев, 1985. С. 47—50.
3. Наук В. А., Борончук Г. В., Дмитренко Н. Г., Немировский В. А., Скороход В. И. // Доклады ВАСХНИЛ, 1986, № 1. С. 31—33.
4. Kichev G. K., Naouk V. A., Khanak H. A. // Доклады Болгарской академии наук. 1981. Т. 34, № 3. С. 407—410.

Поступила 09.03.87

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

А. И. ДАВИД, К. Н. НЕГАДАЕВ-НИКОНОВ

ФАУНА И БИОЦЕНОЗЫ ПОЗДНЕГО КАЙНОЗОЯ МОЛДАВИИ

Всестороннее комплексное изучение биоценозов позднего кайнозоя (последние примерно 5 млн лет истории Земли) опорных регионов, богатых разновозрастными с четкой геологической привязкой местонахождениями фауны, — одно из наиболее актуальных и перспективных направлений фундаментальных палеонтологических исследований в СССР, координируемых общесоюзным Научным советом по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов» [1].

К таким опорным регионам в нашей стране относится и территория Молдавской ССР. По богатству и разнообразию местонахождений ископаемых остатков животных позднего кайнозоя она занимает одно из ведущих мест в Советском Союзе и пользуется широкой известностью за рубежом. Палеозоологические материалы, собранные в верхнекайнозойских отложениях республики, играют значительную роль в выяснении вопросов истории фауны, систематики и филогении животных, а также палеогеографии и биостратиграфии позднего кайнозоя. Они представляют большой интерес в плане оценки современного состояния фауны и зооценозов Молдавии и прогноза их изменений в будущем.

В соответствии с изложенным отдел палеозоологии Института зоологии и физиологии АН МССР начиная с XI пятилетки приступил к комплексному исследованию фауны и зооценозов позднего кайнозоя Молдавии, закономерностей их развития и смены с целью использования полученных результатов для выявления направленности исторического развития современных животных и зооценозов,

разработки научных основ прогнозирования возможных путей их развития в будущем, а также при составлении региональных, всесоюзных и мировых сводок по истории фауны и зооценозов, филогении отдельных представителей и целых систематических групп животных.

В первоначальных исследованиях предусматривалось комплексное изучение фауны и экологических особенностей видов животных, воссоздание биоценозов раннего плейстоцена Нижнего Приднестровья.

Ранний плейстоцен (примерно 500—700 тыс. лет тому назад) — один из переломных этапов в развитии позднекайнозойской фауны, начальный этап формирования четвертичных, в том числе современных фаун и зооценозов. Район Нижнего Приднестровья является прекрасной научной базой в Европе для всестороннего изучения фауны этого времени. Помимо ставшего всемирно известным местонахождения раннеплейстоценовой фауны в Колкотовой балке у Тирасполя в последнее время в Нижнем Приднестровье открыто еще несколько весьма интересных местонахождений фауны этого геологического возраста. Среди них следует отметить песчаногравийные карьеры близ сс. Ближний Хутор, Суклея, Первомайск, Малаешты, Дороцкое, Погребея и др.

В Колкотовой балке (местонахождение у Тирасполя и с. Ближний Хутор) в результате пересмотра известных в литературе данных и изучения новых материалов установлено 48 родов, видов и подвидов мелких и крупных млекопитающих [4, 5, 10], 30 видов пресноводных и 6 видов наземных моллюсков [2, 3, 11], 24 вида ракушковых ракообразных, или остракод [8, 9]. Обнаружены также не-

определимые фрагменты костей птиц, пресмыкающихся и рыб. В составе фауны есть новые для науки 1 род (*Pontoceros Veresçagin*, Alexejeva, David, Baigusheva) и 1 вид (*Pontoceros ambiguus Veresçagin*, Alexejeva, David, Baigusheva) млекопитающих, несколько видов пресноводных моллюсков (*Pseudunio moldavica* Tshepalyga, *Ps. robusta* Tshepalyga, *Viviparus tiraspolitanus* Pavlov), 2 вида (*Cyclocypris triangula* Negadaev, *Limnocythere tyraspolitana* Negadaev) и 2 подвида (*Ilyocypris gibba nistruensis* Negadaev, *Limnocythere fontinalis tuberculata* Negadaev) остракод. Отдельные виды — новые для фауны Советского Союза.

Палинологическим методом (по остаткам пыльцы и спор) впервые изучена растительность этого уникального палеонтологического местонахождения. В результате чего установлено свыше 45 семейств и родов главным образом древесно-кустарниковых и травянистых растений, произраставших в раннем плейстоцене в Нижнем Приднестровье [7].

Богатые и разнообразные палеонтологические материалы по систематическому составу, не отличающиеся от материалов из Колкотовой балки, обнаружены в древнеаллювиальных отложениях у с. Суклея. Здесь выявлено около 20 родов и видов мелких и крупных млекопитающих [5], 25 видов пресноводных и 4 вида наземных моллюсков, 15 видов остракод и 44 формы (семейства и роды) растений [7].

Интересный палеозоологический материал собран в аналогичных отложениях в карьере у с. Малаешты, по которому определено 22 рода и вида млекопитающих [5], 1 вид пресмыкающихся, 2 вида амфибий, 14 видов пресноводных моллюсков и 9 видов остракод.

Палеонтологический материал из других раннеплейстоценовых местонахождений Нижнего Приднестровья незначителен и представлен в основном створками пресноводных моллюсков и единичными экземплярами костей млекопитающих.

Таким образом, для раннего плейстоцена Нижнего Приднестровья установлено около 50 родов, видов и

подвидов млекопитающих, 1 вид пресмыкающихся, 2 вида амфибий, 1 род рыб, 36 видов пресноводных и 6 видов наземных моллюсков, 24 вида остракод, а также свыше 45 семейств и родов древесных и травянистых растений. Этот состав далеко не полностью отражает фауну и флору раннего плейстоцена Нижнего Приднестровья. Полнее представлены млекопитающие, пресноводные моллюски и остракоды, древесная и травянистая растительность. Эти группы организмов положены в основу воссозданных нами биоценозов раннего плейстоцена Нижнего Приднестровья.

По экологическим особенностям выявленных животных и растений установлено два типа биоценозов: наземный (главным образом млекопитающие, древесная и травянистая растительность, частично наземные моллюски, другие группы животных) и водный (пресноводные моллюски, остракоды, растительность), внутри которых условно можно выделить по несколько конкретных биоценозов. Наземные биоценозы представлены ценозами степи, лесостепи, леса и прибрежий рек, а водные — ценозами русла, поймы и старицы.

Среди наземных биоценозов раннего плейстоцена Нижнего Приднестровья самым богатым и разнообразным был биоценоз степи. Его облик определяли в основном типичные степные млекопитающие, главным образом грызуны и непарнокопытные, и травянистые растения.

Грызуны (в широком понимании) представлены следующими формами (роды, виды и подвиды): *Ocholona* sp., *Citellus* cf. *nogaici* W. Tor., *C. aff. majori* Hint., *Allactaga* sp., *Spalax* sp., *Cricetus* sp., *Ellobius* sp., *Prolagurus pannonicus* Korm., *Lagurus transiens* Janos., *L. aff. lagurus* Pall., *Eolagurus simplicidentis gromovi* (W. Tor.), *E. cf. luteus* (Eversm.), *Microtus hintoni* Kretz., *M. arvaloides* Hint., *M. hivaloides* F. Maj., *M. ratticepoides* Hint. Эти мелкие млекопитающие — пищухи, суслики, хомяки, слепыши, тушканчики, слепушонки и пеструшки — типичные обитатели сухих степей и полупустынь. Большинство представителей родов *Microtus*, очевидно, жили на различных открытых пространствах: степных, луговых, кустарниковых и т. д.

Характерными обитателями открытых степных площадей раннего плейстоцена были лошади. В Нижнем Приднестровье в то время обитало по крайней мере четыре вида лошадей: два крупных (один сходный с зюссенборнской лошастью, другой — с мосбахской) и два мелких (один близкий к европейскому ослу). К степному ценозу следует отнести этрусского носорога, а также верблюда и понтийскую антилопу, временами (в засушливые периоды) прикочевывавших в южные районы Днестровско-Прутского междуречья из причерноморских и прикаспийских пустынных степей.

В ксерофильных биотопах (на почве, сухих лугах, траве) жили также некоторые наземные моллюски, в частности, *Chondrula tridens* Müll., *Helicella striata* Müll. и др.

Растительность степного биоценоза того времени была представлена главным образом ксерофильными злаково-марево-полянными группировками с небольшой примесью разнотравья (цикориевые, норичниковые, молочайные, луковые и др.), полупустынными (представители родов солянок, кохии) и другими формами [7].

Биоценоз лесостепи раннего плейстоцена Нижнего Приднестровья состоял из животных, встречающихся как в степях, так и в лесах, и лесостепной растительности. Он содержал представителей мелких и крупных млекопитающих, пресмыкающихся, амфибий, древесных и травянистых растений.

Из млекопитающих были представлены кустарниковые полевки (*Microtus gregaloides* Hint.), медведь (*Ursus* cf. *deningeri* Reich.), слон Вюста, носорог Кирхбергский, лось (*Alces latifrons* (Johns.), *Praemegaceros verticornis* (Dawk.), *Praedama* cf. *süssenbornensis* (Kahlke), *Cervus acoronatus* Ben., *C. cf. elaphoides* Kahlke, *C. aff. elaphus* L.), своеобразный бизон*.

К лесостепному биоценозу следует отнести ящерицу *Lacerta* cf. *agilis* L. и чесночницу *Pelobates fuscus* (Laur.).

* В последнее время снова обращается внимание на тот факт, что бизон из нижнеплейстоценовых отложений Нижнего Приднестровья обнаруживает большее сходство с крупными прискондными формами, чем с типичным лесным бизоном Штензака Западной Европы [12].

Лесостепной фитоценоз характеризовался сочетанием лесных и степных сообществ [7]. В периоды потепления и увлажнения климата сокращались площади степей, в составе их травянистой растительности возрастало разнообразие разнотравья и уменьшалось участие растений ксеро-галофитов (маревые, полыни и др.). В лесах, которые в то время были распространены в основном в долинах рек, балках и оврагах, произрастали орех, бук, дуб, вяз, липа, клен, ясень, береза, дзелькова, каштан и др. Надпочвенный покров в лесах составляли некоторые злаки, осоки, разнотравье. На увлажненных участках суши росли ель, пихта, настоящие мхи и др.

Лесные биоценозы в раннем плейстоцене в Нижнем Приднестровье, как свидетельствуют результаты палинологических исследований [7], имели ограниченное распространение, их основные массивы, как отмечено выше, приурочены к долинам и поймам рек, балкам и оврагам. По своему флористическому составу леса представлены широколиственными растениями с примесью хвойных. Они богаче и разнообразнее, чем нынешние леса Молдавии. В них росли такие растения, как липа, дзелькова, ногоплодник, пихта, каштан, чистост, которые в настоящее время в естественном состоянии здесь не встречаются.

В составе фауны типичные лесные виды отсутствовали или были единичны. К лесному зооценозу могут быть отнесены бобр, что указывает на приречной характер лесов, и рыжая полевка. В леса, естественно, заходили также такие лесостепные и эвритопные виды, как медведь, лев, волк, лось, благородный олень, бизон и др. Постоянными обитателями леса были некоторые наземные моллюски, в частности *Eiconulus fulvus* (Müll.), другие беспозвоночные и позвоночные животные, скелетные остатки которых не сохранились.

Водные биоценозы состояли из представителей ракушковых ракообразных (подвижный бентос), пресноводных моллюсков (неподвижный и слабо подвижный бентос) и водных

растений*. Они входили в состав биоценозов поймы, старицы и русла. Пойма Днестра в раннем плейстоцене занимала большую площадь в Нижнем Приднестровье (до 20 км в ширину), на что указывает широкое распространение древнеаллювиальных отложений Колкотовской террасы с пойменными фациями.

Существенную часть биоценоза поймы того времени составляли ракушковые ракообразные. Наиболее характерными были: *Ilyocypris bradyi* Sars., *I. gibba* (Ramd.), *I. salebrosa* Step., *I. gibba nistruensis* Neg., *Cyclocypris ovum* (Jur.), *C. laevis* (O. F. Müll.), *C. triangula* Neg., *Cypria elongata* Schn., *C. candonaeformis* (Schw.), *Candona neglecta* Sars., *C. rostrata* (Br. et Norm.), *Limnocythere brevis* Step., *L. tyraspolitana* Neg., *L. fontinalis tuberculata* Neg., *L. usenensis* Karm., *Paralimnocythere compressa* (Br. et Norm.).

Фауна пресноводных моллюсков поймы была представлена преимущественно *Planorbis planorbis* L., *Corretus corneus* L., *Ancylus fluviatilis* L., *Lymnaea auricularia* L. Значительно реже встречались *Valvata piscinalis* Müll., *V. naticina* Menke, *Bithynia uicotinovi* Brus., *B. tentaculata* L., малорослые морфы *Crassiana crassa* (Phil.) [2, 3]. Эти моллюски стагнофилы обладают большой приспособляемостью к неблагоприятным условиям среды. Они способны переносить кратковременное, а некоторые даже полное высыхание водоема.

Палинологические исследования показали, что в раннем плейстоцене в поймах Нижнего Приднестровья произрастали некоторые растения семейств *Sparganiaceae*, *Typhaceae* рода *Muriophyllum* и др.

Распространение больших и малых стариц, озер и луж, видимо, было характерно для равнинной поверхности высыхающей поймы и сезонно заливаемых низовий Приднестровья раннего плейстоцена. Биоценоз старицы, как и биоценоз поймы, состоял из ракушковых ракообразных пресноводных

моллюсков, гидро- и гигрофитных растений.

Ракушковые ракообразные старицы, помимо ряда представителей зооценоза поймы (*Ilyocypris gibba*, *Cyclocypris laevis*, *Cypria elongata*, *Candona neglecta*, *Cyprideis littoralis* и др.), содержат характерные для старицы остракоды *Cypria candonaeformis* (Schn.), *Candona paralella albicans* Br., *Cypria mandelstami* Lüb., *Eucypris zenkeri* (Chyzer.) и *Darwinula stevensoni* (Br. et Rob.).

В составе моллюсков имеются виды, характерные как для стоячих вод стариц (*Valvata piscinalis* Müll., *Ancylus fluviatilis* L., *Lymnaea auricularia* L. и др.), так и для руслового мелководья (*Sphaerium rivicola* Leach., *Viviparus tiraspolitani* (Pavl.), *Fagotia esperi* (Fer.), *Theodoxus danubialis* (C. Pf.), *Lithoglyphus piramidatus* Müll., *Bithynia uicotinovi* Brus.), что свидетельствует о периодических соединениях (во время паводков) стариц с основным руслом реки.

Растительность старицы разнообразнее и богаче, чем пойменного биоценоза, и представлена семействами *Potamogetonaceae* и *Typhaceae* рода *Muriophyllum*.

Биоценоз русла древнего Днестра представлен почти исключительно пресноводными моллюсками. В нем выделяются два зооценоза: мелководья и пристрежневой зоны. В связи с тем, что условия здесь оптимальны для большинства представителей малакофауны, в составе моллюсков мелководья есть реофилы и стагнофилы. В пристрежневой зоне по видовому разнообразию и численности особей преобладали типичные реофилы: *Pseudunio robusta* (Tscher.), *Ps. moldavica* (Tscher.), *Crassiana kungurensis* (Ros.), *C. pseudocrassa* (Cob.), *Potomida kinkelini* (Haas), *Fagotia acicularis* (Fer.), *Theodoxus danubialis* (C. Pf.), *Lithoglyphus* Müll., *Viviparus pseudoachatinoidea* (Pavl.) и др. Перечисленные виды моллюсков предпочитали условия многоводной реки с активным гидродинамическим режимом, чистой водой и высокой степенью насыщенности ее кислородом. В их составе было больше представителей теплых водоемов Средиземноморья. В периоды похолодания климата их

место занимали виды, характерные для водоемов умеренной зоны.

В зооценозе русла древнего Днестра помимо моллюсков обитали единичные экземпляры солоновато-водного эвригалинного ракушкового ракообразного *Cyprideis littoralis* Br., который проник из бассейнов Причерноморья и приспособился к обитанию в пресных водах с изменяющимся температурным режимом. В зоне мелководья встречался также *Ilyocypris bradyi* Sars., расселившийся из родников и ключей.

В пределах возможностей анализа изложенного конкретного материала по палеоценозам с учетом тафономических, палеоэкологических и геологических данных мы попытались составить формализованные модели биоценозов раннего плейстоцена Нижнего Приднестровья. Для формализации моделей необходимые данные обозначены условными знаками-буквами.

биоценоз состоял из остракод, пресноводных моллюсков и водных растений (см. их состав выше).

Модель палеобιοценоза лесостепи (ПЦлс) выражена следующим образом:
 $ПЦлс \approx \{A_1, A_2, A_3(пч), Блс, М, Рп, З, Флд, Флт\}$.

Здесь по сравнению с моделью биоценоза поймы изменяются такие компоненты, как субстрат, биотоп, состав зооценоза и фитоценоза (см. выше) и т. д.

Результаты исследования фауны и биоценозов раннего плейстоцена Нижнего Приднестровья — основа и эталон для изучения в будущем фауны и биоценозов последующих эпох четвертичного периода и предшествующих эпох плейстоцена с целью выяснить направление развития, закономерности формирования современной фауны и биоценозов Молдавии и прилегающих к ней районов.

Абиота

1. Геологическое время — ранний плейстоцен — A_1 .
2. Место расположения — Нижнее Приднестровье — A_2 .
3. Субстрат, грунт — глины (г), илы (и), супеси (с), пески (п), почва (пч), гравий и галечник (гр) — A_3 (г, и, с, п, пч, гр).

Биотопы водные

1. Русло, пристрежневая зона — Бр, пс.
2. Русло, мелководье — Бр, м.
3. Пойма — Бп.
4. Старица — Бст.

Биотопы наземные

1. Степь — Бс.
2. Лесостепь — Блс.
3. Лес — Бл.
4. Прибрежье — Бпр.

Биота (по палеонтологическим данным)

Фауна — Ф

1. Остракоды — О.
2. Моллюски пресноводные — Мсп.
3. Моллюски наземные — Мсп.
4. Млекопитающие — М.
5. Птицы — Пт.
6. Пресмыкающиеся — Рп.
7. Земноводные — З.
8. Рыбы — Рб.

Флора — Фл

1. Древесная — Флд.
2. Травянистая — Флт.
3. Водная — Флв.
4. Прибрежья — Флп.

Формализованная модель палеобιοценоза поймы (ПЦп), например, может быть представлена в таком виде:
 $ПЦп \approx \{A_1, A_2, A_3(г, и, п), Бп, О, Мсп, Флв\}$,

а это означает, что в биоценозе поймы раннего плейстоцена Нижнего Приднестровья (местонахождения у Тирасполя, сс. Ближний Хутор, Сулея, Малаешты, Дороцкое и др.) основной субстрат (грунт) — глины иловатые с прослойками глинистых песков. Биотопом была пойма, а сам

Формализованные модели раннего плейстоцена Нижнего Приднестровья могут быть использованы с помощью ЭВМ для сравнений и сопоставлений с моделями одновозрастных биоценозов других регионов Евразии. В этом их практическое значение для экостратиграфии и палеогеографии. Необходимо дальнейшее совершенствование формализации моделей палеобιοценозов и разработка специальных методик практического использования их в геологических работах.

* Характерными обитателями водоемов, естественно, были также рыбы, некоторые амфибии, различные беспозвоночные животные, однако их остатки в нижнеплейстоценовых аллювиальных отложениях Нижнего Приднестровья встречаются редко.

Учитывая широкое распространение нижнеплейстоценовых отложений в Нижнем Приднестровье, полноту разрезов и их всестороннюю палеонтологическую охарактеризованность, а также отсутствие подобного рода территорий в других странах, рекомендуется выделить Нижнее Приднестровье (от Дубоссар до Днестровского лимана) в качестве опорного региона для корреляции отложений и фаун нижнего плейстоцена Европы.

Разрез плейстоценовых отложений в Калкотовой балке у с. Ближний Хутор рекомендован к заповеданию и благоустройству как уникальный памятник природы. Разработаны предложения по созданию на базе этого памятника природы геолого-палеонтологического музея под открытым небом [6].

ЛИТЕРАТУРА

1. Вангенгейм Э. А., Трофимов Б. А., Шер А. В. // Основные проблемы палеонтологических исследований в СССР. М., 1983. С. 97—111.

2. Волошина М. И. // Фауна и флора позднего кайнозоя Молдавии. Кишинев, 1985. С. 72—79.
3. Волошина М. И. // Плиоцен-антропогеновая фауна Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев, 1986. С. 63—70.
4. Давид А. И. Терриофауна плейстоцена Молдавии. Кишинев, 1980.
5. Давид А. И. // Проблемы антропогена Молдавии. Кишинев, 1982. С. 87—108.
6. Давид А. И., Негадаев-Никонов К. Н. // Сельское хозяйство Молдавии. 1986. № 9. С. 53—54.
7. Медяник С. И. // Фауна и флора позднего кайнозоя Молдавии. Кишинев, 1985. С. 120—126.
8. Негадаев-Никонов К. Н. Остракоды континентального плейстоцена юга европейской части СССР. Кишинев, 1974.
9. Негадаев-Никонов К. Н. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1985, № 2. С. 67—68.
10. Плейстоцен Тирасполя. Кишинев, 1971.
11. Чепалыга А. Л. Антропогеновые пресноводные моллюски юга Русской равнины и их стратиграфическое значение. М., 1967. С. 217.
12. Шер А. В. // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по изучению четвертичного периода. Кишинев, 1986. С. 272.

Поступила 09.03.87

ГЕОГРАФИЯ

Т. С. КОНСТАНТИНОВА

К ОЦЕНКЕ АГРОКЛИМАТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ ТЕРРИТОРИИ МОЛДАВИИ

Дальнейшая интенсификация сельскохозяйственного производства, связанная с повышением культуры земледелия, выведением новых высокопродуктивных сортов, предполагает и максимальную утилизацию растений климатических ресурсов. Следовательно, при размещении сельскохозяйственных культур необходимо учитывать зависимость вегетационного периода от климатической обеспеченности и добиваться минимальной подверженности культур неблагоприятным явлениям погоды.

Решить эту проблему было бы легко при условии однородности подстилающей поверхности, при равномерном зональном распределении климатических ресурсов, с одной стороны, и при наличии эколого-физиологических характеристик генотипа — с другой.

Вследствие пересеченного рельефа возникает необходимость выявления закономерностей территориального распределения агроклиматических ресурсов с целью проведения сельскохозяйственной оценки климатических условий, неоднородности рельефа и определения степени их благоприятствования различным культурам. Поэтому исследования по определению экологического, в основном климатического, потенциала велась лабораторией агроклиматологии Отдела географии АН МССР в двух направлениях [1]. Одним из них предусматривалась оценка климатической обеспеченности периода вегетации районированных гибридов кукурузы, а в настоящее время и озимой пшеницы. Это позволило установить количественные показатели условий тепла и влаги, а также выявить наиболее характерные их соотношения, при ко-

торых протекает период вегетации в целом и его отдельные межфазные периоды, в частности, и в различных физико-географических районах. Такой подход дал возможность также определить условия климата и этап онтогенеза, оказывающие наибольшее влияние на процесс формирования урожая [1,2].

Для исследования использованы данные отчетности ЦСУ (урожайность по хозяйствам и административным районам), результаты госсортоиспытаний, данные метеостанций и полевые наблюдения за метеофакторами, ростом, развитием и урожайностью кукурузы в рельефе.

Ввиду динамичности сортового состава целесообразно было вести исследования и в другом направлении для разработки (назовем условно) паспортов агроклиматических ресурсов преобладающих форм рельефа. Осуществление такой паспортизации территории с учетом ее неоднородности необходимо с точки зрения размещения в перспективе выведенных новых гибридов и сортов.

При оценке климатической обеспеченности периода вегетации кукурузы были использованы методы картографический, парной и множественной корреляции и полевые исследования на полигоне.

В последние годы картографический метод исследования интенсивно внедряется в практику оценки природных и социально-экономических явлений. Например, шведские ученые разработали комплект карт урожайности современных сортов зерновых культур, возделываемых в средней и южной частях Швеции [4]. Применительно к территории Молдавии составлены карты, отображающие пространствен-

Таблица 1. Показатели температурного режима периода вегетации кукурузы

Природная зона	Гибрид	$\Sigma > 10^\circ$	$\Sigma > 15^\circ$	$\Sigma > 20^\circ$	$\text{ч/д}^* \text{ с } t > 25^\circ$	$\text{ч/д}^* \text{ с } t > 30^\circ$
<i>Всходы — начало появления метелки</i>						
Лесостепная зона	К-303	171	1010	61	25	3
Единецкий ГСУ	М-102	50	904	0	21	2
Лесная зона	К-303	100	827	110	21	2
Каларашский ГСУ	М-102	103	820	73	20	3
Степная зона	К-303	28	698	266	23	5
Чадыр-Лунгский ГСУ	М-102	10	743	209	24,4	5
<i>Начало появления метелки — молочная спелость</i>						
Лесостепная зона	К-303	40	478	35	11	2
Единецкий ГСУ	М-102	0	490	34	12	2
Лесная зона	К-303	0	463	138	15	3
Каларашский ГСУ	М-102	0	474	121	15	3
Степная зона	К-303	0	421	250	15	4
Чадыр-Лунгский ГСУ	М-102	0	362	281	17	5
<i>Молочная спелость — полная спелость</i>						
Лесостепная зона	К-303	305	184	0	7	0
Единецкий ГСУ	М-102	262	318	0	9	0
Лесная зона	К-303	175	395	0	9	0
Каларашский ГСУ	М-102	91	407	70	11	0
Степная зона	К-303	124	322	72	9	1
Чадыр-Лунгский ГСУ	М-102	50	324	127	11	1

* Здесь и в табл. 2 ч/д — число дней.

ное колебание урожайности кукурузы и пшеницы за 25-летний период [3]. Выполнен также анализ пространственной изменчивости по пятилетиям в предположении, что уровень технической оснащенности хозяйств республики в указанное время был приблизительно одинаков. Карты позволяют выделить районы согласованных колебаний урожайности в пределах территории республики, что объясняется спецификой природных условий, в том числе и климатических.

Применение метода корреляционного регрессионного анализа позволило выявить связь урожая с количественными характеристиками ресурсов тепла и влаги за отдельные межфазные периоды и весь вегетационный цикл [1,2], установить факторы климата и их пороговые значения с учетом территориальной приуроченности. При анализе влияния на урожайность климатического фактора принимали во внимание интенсивность тепла (суммы температур различных градаций, продолжительность периодов с разными температурными уровнями), сочетание высоких температур и низкой относительной влажности воздуха, число дней с осадками, сумму дефицитов влажности за отдельные межфазные периоды.

В табл. 1 приведены данные, характеризующие режим естественного увлажнения периода вегетации кукурузы в различных физико-географических районах республики за 10-летний период. Ее анализ показывает, например, что период всходы—начало выметывания метелки на юге проходит при сумме осадков в два раза меньшей по сравнению с северными районами. Представляет интерес оценка агроклиматических ресурсов периода, принятого нами за критический, — начало выметывания метелки—молочная спелость, продолжительность которого составляет в среднем 29—33 дня. Об условиях тепла и влаги данного межфазного периода для среднепозднего гибрида Краснодарский 303 (К-303) и среднераннего Молдавский 102 (М-102) позволяют судить данные табл. 1,2 и серия составленных карт (фоновых, т. е. без учета рельефа) пространственного распределения показателей климата, времени прохождения указанного межфазного периода (рис. 1—3). Связь урожая К-303 с температурным фактором отражает рассчитанные парные коэффициенты корреляции (рис. 4).

Значения множественных коэффициентов корреляции, отражающих зависимость урожая от метеофакторов (осадки, высокие температуры и низ-

Таблица 2. Режим увлажнения межфазных периодов вегетационного цикла кукурузы, мм

Межфазные периоды	Краснодарский 303						Молдавский 102					
	сумма осадков	ч/д с суточными суммами осадков					сумма осадков	ч/д с суточными суммами осадков				
		>5	>10	>15	>25	Σd		>5	>10	>15	>25	Σd
Северная зона												
Всходы—начало выметывания метелки	208,8	11	2,6	2,4	0,5	14,5	263,4	9,0	2,2	2,3	0,5	13,6
Начало выметывания метелки — молочная спелость	54,0	3,2	0,5	0,3	0,5	15,2	66,3	2,9	0,4	0,2	0,5	14,6
Молочная спелость — полная спелость	64,9	3,0	0,8	0,2	0,4	10,2	101,7	4,4	1,2	0,3	0,4	12,4
Центральная зона												
Всходы—начало выметывания метелки	212,8	9	2,2	1,6	0,6	12,6	171,0	11,0	2,2	1,7	1,7	15,3
Начало выметывания метелки — молочная спелость	73,1	3	1	0,8	0,2	14,1	81,9	2,0	0,2	0,7	0	16,4
Молочная спелость — полная спелость	82,0	3	0,3	0,6	0,7	11,4	64,5	2,7	0,4	0,3	0,2	12,5
Южная зона												
Всходы—начало выметывания метелки	123,7	6	1	1,2	1	13,2	129,4	7,7	1	1,4	1	14,7
Начало выметывания метелки — молочная спелость	79,3	4	1	1	1	14,0	69,9	4,7	1	0,4	0,7	17,5
Молочная спелость — полная спелость	27,2	2	0	0,5	0	12,1	35,2	3,0	0,2	0,5	0	13,8

кая относительная влажность воздуха, число дней с температурой $\geq 25^\circ$, $\geq 30^\circ$, суммами температур различных градаций, суммой дефицитов влажности на 13 ч периода начала выметывания метелки—молочная спелость), довольно высоки — $0,72 \div 0,93$.

Уравнения связи урожая с комплексом метеофакторов указанного периода вегетации имеют следующий вид:

$$Y = 45,7 - 0,2X_1 + 9,1X_2 + 0,9X_3 + 3,0X_4 + 0,2X_5 + 0,1X_6; R = 0,936 \text{ (для Северной зоны);}$$

$$Y = 16,1 + 0,7X_1 - 0,7X_2 + 2,8X_3 + 2,7X_4 - 0,1X_5 - 0,1X_6; R = 0,837 \text{ (для Центральной зоны);}$$

$$Y = 18,1 + 0,2X_1 + 6,9X_2 - 3,8X_3 - 1,3X_4 + 0,1X_5 + 0,1X_6; R = 0,728 \text{ (для Южной зоны);}$$

где X_1 — осадки (мм); X_2 — число дней с температурой $\geq 25^\circ$ и относительной влажностью $\leq 30\%$; X_3 — число дней с температурой, равной или более 30° ; X_4 — число дней с температурой, равной или более 25° ; X_5 — сумма температур более 20° ; X_6 — сумма температур более 15° .

Наблюдения за ростом, развитием и урожайностью кукурузы на южном

полигоне в течение трех лет позволили выявить пространственную структуру урожая в условиях юга Молдавии и факторы климата, при которых формируется урожай в условиях пересеченной поверхности.

При разработке паспортов агроклиматических ресурсов форм рельефа основное внимание должно быть уделено выявлению видов топоклиматов и формирующих их факторов. Проведение паспортизации форм рельефа по агроклиматическим ресурсам, предусматривающей определение средних значений климатических показателей, их экстремальных величин и частоты повторения, окажется полезным и для селекционеров, так как станут известны наиболее вероятные, максимальные и минимальные показатели характеристик климата того или иного района, которые повлияют на растения, размещенные в данном районе, в данной форме рельефа.

Эффективность использования в сельском хозяйстве информации по климату во многом зависит от форм и способов ее интерпретации. Полезен переход на оценку агроклиматических ресурсов не только с точки зрения их пространственной изменчивости, но и

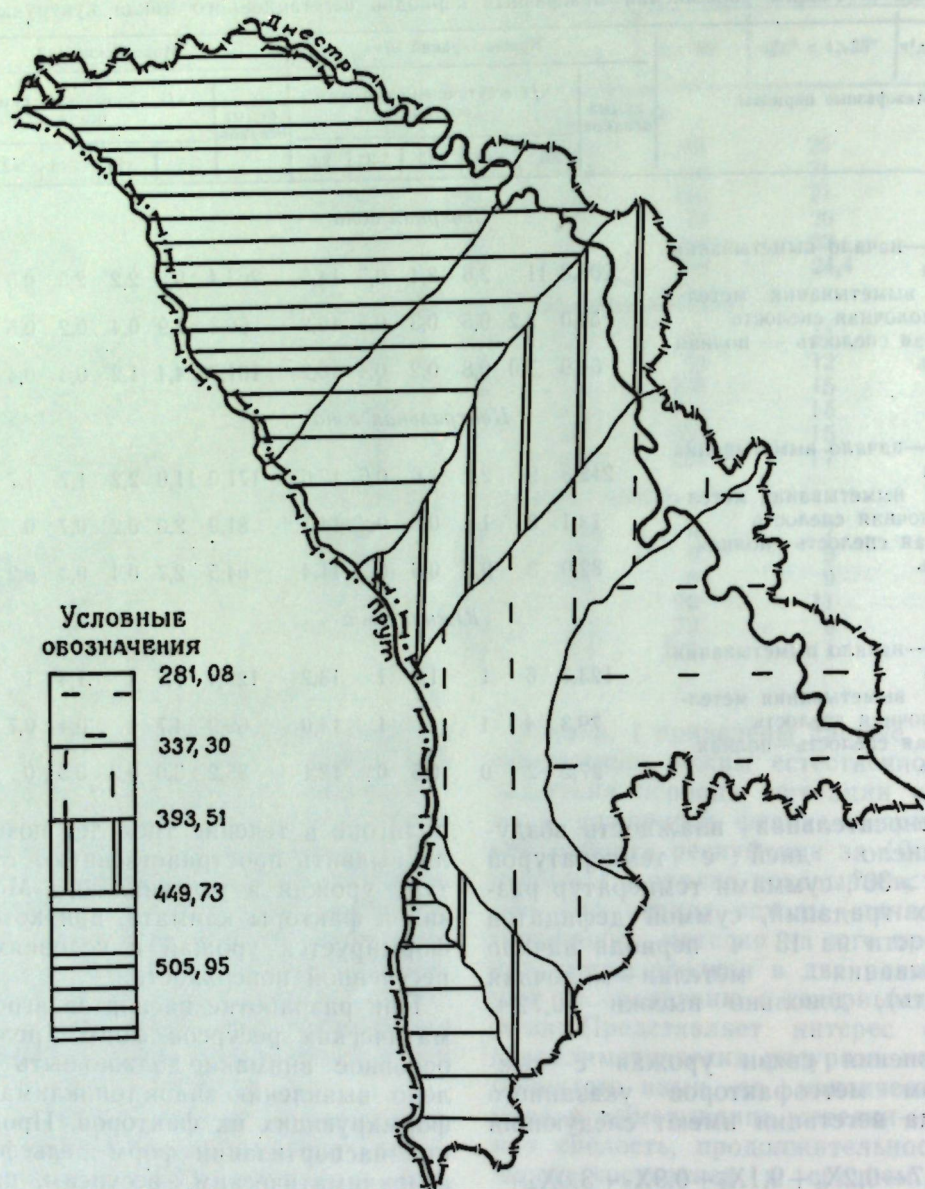


Рис. 1. Сумма температур воздуха $\geq 15^\circ$ (начало выметывания метелки—молочная спелость гибрида К-303)

временной структуры, что приблизит оценку количественных характеристик агроклиматических ресурсов к этапам вегетационного цикла развития сельскохозяйственных культур. Например, даже оценка ресурсов тепла и влаги по месяцам вегетационного периода дает представление об условиях среды, влиянию которых подвергается растительный организм на разных этапах онтогенеза. Идеальной была бы оценка климатических ресурсов применительно к конкретным межфаз-

ным периодам, однако решение этой задачи затруднено не только огромным объемом работы, но и выявлением времени наступления фаз новых сортов и гибридов.

Карты агроклиматических ресурсов конкретных временных интервалов позволяют уже до принятия решений о размещении сельскохозяйственных культур провести своего рода экспертизу территории района, хозяйства с точки зрения оценки климатической обеспеченности всего периода вегета-

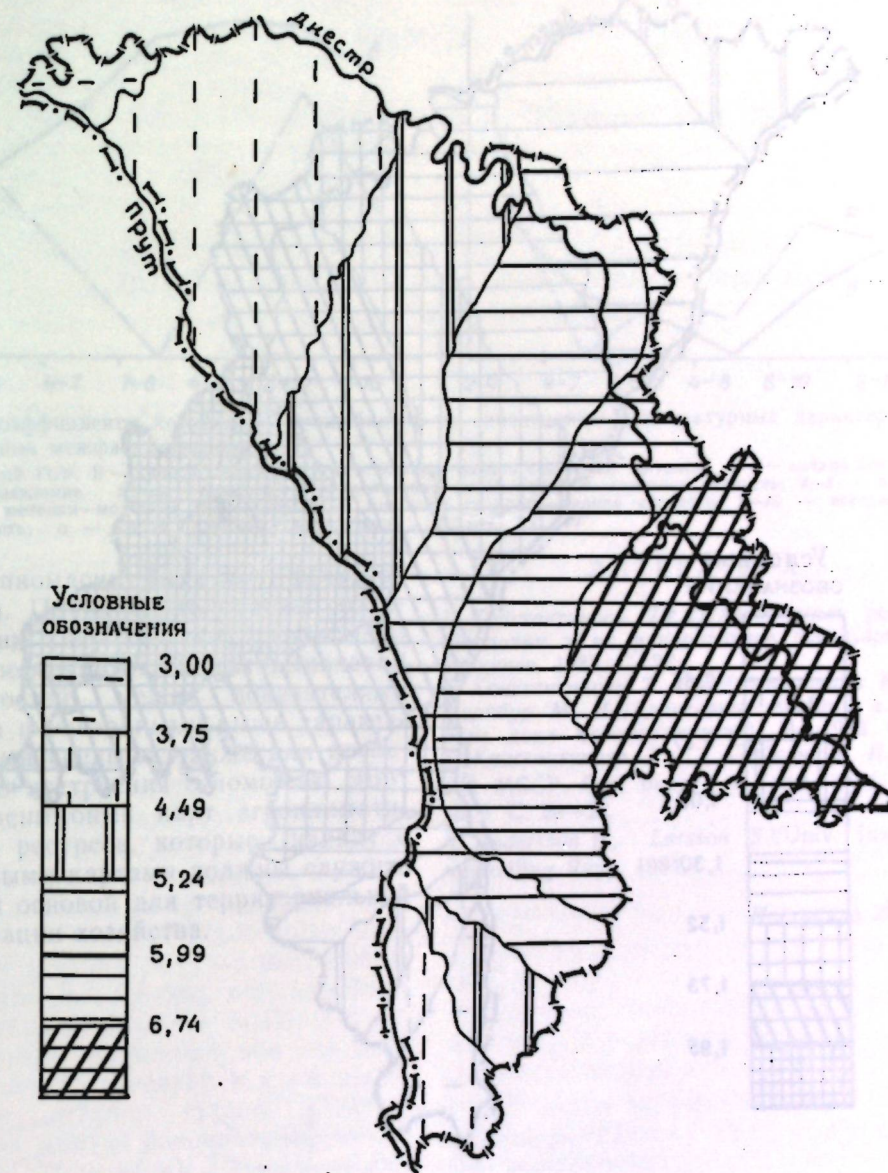


Рис. 2. Число дней с температурой $> 30^\circ\text{C}$ (начало выметывания метелки—молочная спелость гибрида К-303)

ции, отдельных его этапов, а также определение степени подверженности неблагоприятным явлениям погоды и планирование видов мелиорации (ликвидация или ослабление действия неблагоприятных факторов).

Поскольку конечный результат проводимых в настоящем и планируемых разработок будет оформлен в основном в виде карт, то интерес представляет выбор их масштаба. Для составления научно-справочного документа (карты), который можно было бы использовать при размещении и спе-

циализации хозяйств в республике, целесообразно применять типовую основу масштаба 1:200 000, позволяющую выделить мезорайоны, отличающиеся по природно-климатическому потенциалу. Карты 1:50 000 масштаба целесообразно составлять для территорий административных районов, а 1:10 000 — отдельных хозяйств. Использование двух последних масштабов позволяет отображать распределение климатических ресурсов под влиянием рельефа с достаточной полнотой.

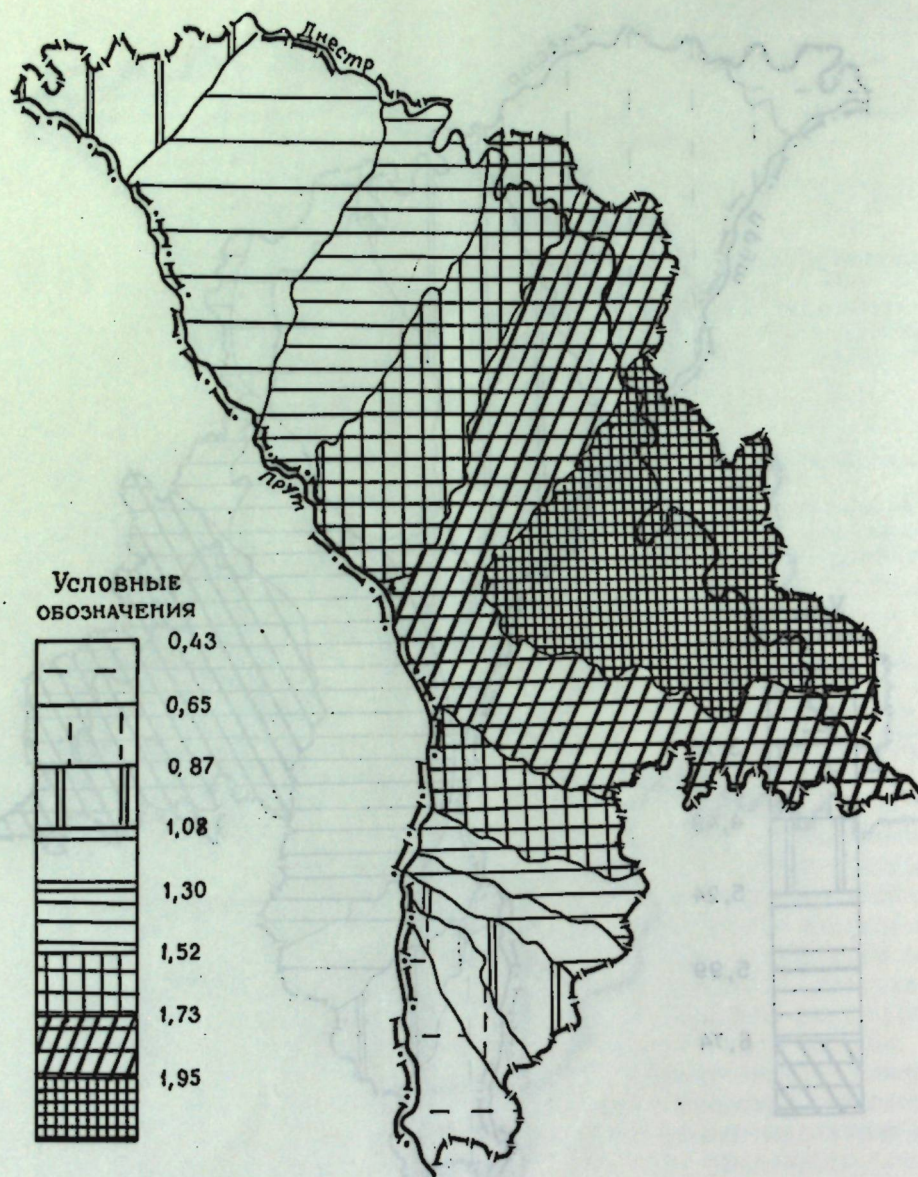


Рис. 3. Число дней с температурой $\geq 25^\circ\text{C}$ и влажностью $\leq 30\%$ (начало выметывания метелки—молочная спелость гибрида К-303)

К настоящему времени лабораторией агроклиматологии Отдела географии с помощью ЭВМ составлена крупномасштабная карта территории Чадыр-Лунгского района, отображающая распределение энергетических характеристик периода вегетации на территории данного района, где в течение ряда лет велись экспедиционные работы. В результате проведения полевых наблюдений собран большой фактический материал, позволяющий, с одной стороны, оценить пространственную структуру метеорологических полей в условиях пересеченности юга Молдавии, а с другой — использовать его при апробации расчетного метода, который будет применен при составлении карт агроклиматических ресурсов других районов.

Для ускорения намеченных работ значительная роль отводится использованию ЭВМ. С этой целью создается банк морфометрии на магнитных дисках (экспозиция, крутизна склонов, глубина расчленения поверхности и др.) — как основа для составления

крупномасштабных карт ресурсов климата. Параллельно с этим создается банк климатических характеристик, используемый и для выявления зависимостей между показателями климата и указанными выше характеристиками среды, а также для последующего построения с помощью ЭВМ разномасштабных карт агроклиматических ресурсов, которые наряду с почвенными картами должны служить научной основой для территориальной организации хозяйства.

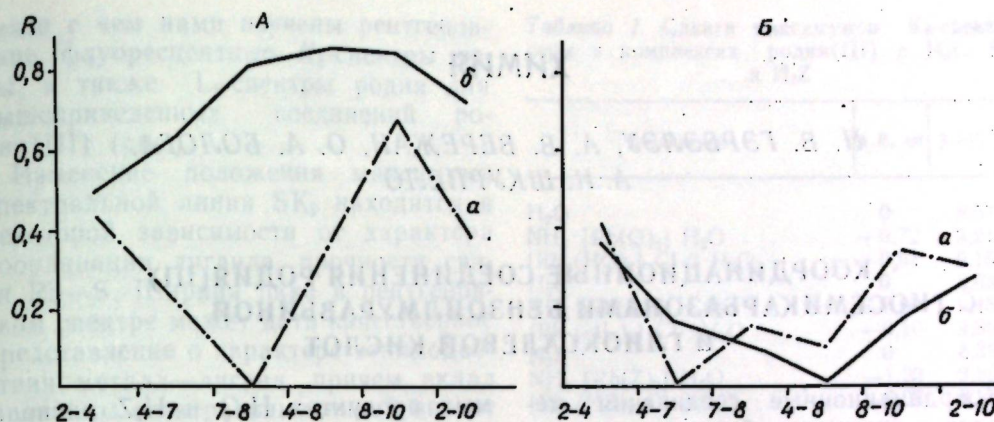


Рис. 4. Коэффициенты корреляции урожайности со значениями температурных характеристик за отдельные межфазные периоды:
А — Бельцкий ГСУ, Б — Кишиневский ГСУ; 2-4 — всходы—начало появления метелки; 4-7 — начало появления метелки—появление нитей початка; 7-8 — появление нитей початка—молочная спелость; 4-8 — начало появления метелки—молочная спелость; 8-10 — молочная спелость—полная спелость; 2-10 — всходы—полная спелость; α — число дней с температурой $> 30^\circ$; δ — $\Sigma T > 20^\circ$

ЛИТЕРАТУРА

1. Константинова Т. С. // Природные ресурсы Молдавии и их рациональное использование. Кишинев, 1985. С. 27.
2. Константинова Т. С., Череповицина Ю. Б., Дарабур М. И. // Адаптивные системы с. х-ва (Тез. докл. Всесоюз. совещ.). М., 1983. С. 60.
3. Константинова Т. С., Лайкин В. И. // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1984. № 5. С. 20—22.
4. Andersson B., Larsson S. // Univ. Inst. for vaxtodling Rapp. 1984.

Поступила 29.03.87

ХИМИЯ

Н. В. ГЭРБЭЛЭУ, А. В. ВЕРЕЖАН, О. А. БОЛОГА,
А. И. ШКУРПЕЛОКООРДИНАЦИОННЫЕ СОЕДИНЕНИЯ РОДИЯ(III)
С ТИОСЕМИКАРБАЗОНЫМИ БЕНЗОИЛМУРАВЬИНОЙ
И ГЛИОКСАЛЕВОЙ КИСЛОТ

Координационные соединения металлов с тиосемикарбазидом и лигандами на его основе привлекают внимание специалистов [3, 4, 10, 13] в силу разнообразия состава этих веществ, их электронного, геометрического строения и свойств.

В настоящем сообщении в продолжение к описанному в [2] соединению родия(III) с тиосемикарбазоном пировиноградной кислоты

$\text{H}_2\text{NC}(\text{S})\text{NHN}=\text{C} \begin{matrix} \text{CH}_3 \\ \text{COOH} \end{matrix}$ (H_2L) приведены комплексы родия(III) с другими производными тиосемикарбазида, содержащими карбоксильные группы.

Взаимодействием спиртового раствора тиосемикарбазоны бензоилмуравьиной $\text{H}_2\text{NC}(\text{S})\text{NHN}=\text{C} \begin{matrix} \text{C}_6\text{H}_5 \\ \text{COOH} \end{matrix}$

(H_2Q) или глиоксалево $\text{H}_2\text{NC}(\text{S})\text{NHN}=\text{C} \begin{matrix} \text{H} \\ \text{COOH} \end{matrix}$

(H_2Z) кислот с горячим водным раствором тригидрата хлорида родия(III) синтезированы координационные соединения, которые в растворе ведут себя как бинарные электролиты и имеют состав $[\text{Rh}(\text{HQ})_2]\text{Cl} \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (I) и $[\text{Rh}(\text{HZ})_2]\text{Cl} \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (II).

Из хлоридов реакцией двойного обмена получены бромиды. С избытком аммиака эти вещества переходят в аммонийные соли

$\text{NH}_4[\text{Rh}(\text{Q})_2] \cdot \text{H}_2\text{O}$ (III) и $\text{NH}_4[\text{Rh}(\text{Z})_2] \cdot \text{H}_2\text{O}$ (IV).

Учитывая, что H_2Q и H_2Z , по аналогии с другими трехдентатными тиосемикарбазонами [4], должны иметь плоскостное строение и принимая во внимание, что для родия(III) характерно координационное число шесть, следует считать, что в рассматриваемых

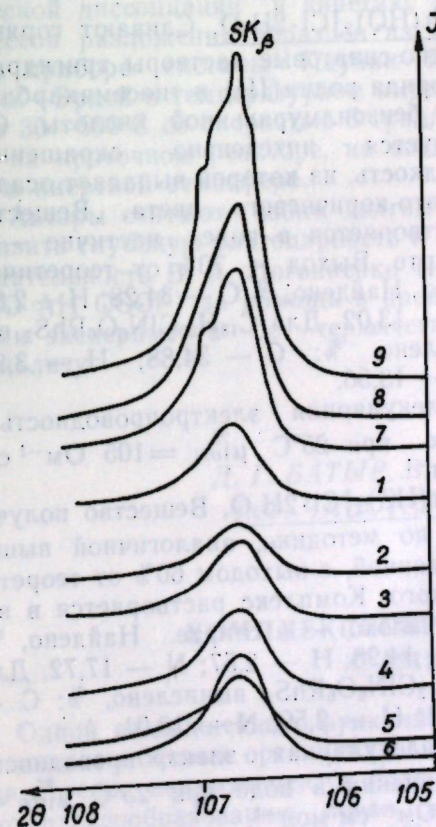
продуктах H_2Q и H_2Z располагаются в двух взаимно перпендикулярных плоскостях, подобно тому, как ведет себя H_2L в приведенных в [2] хелатах, а также другие трехдентатные тиосемикарбазоны в координационных соединениях с другими металлами [3, 4, 10, 13].

Рассмотрение ИК-спектров тиосемикарбазонов и их комплексов показало, что наиболее заметные изменения проявляются в области поглощения COO -групп. В спектрах H_2Q и H_2Z $\nu_{\text{as}}(\text{COO})$ лежат в интервале $1670-1730 \text{ см}^{-1}$, $\nu_{\text{s}}(\text{COO})$ — $1510-1535 \text{ см}^{-1}$, а в соответствующих родиевых соединениях эти полосы смещены в низкочастотную область на $150-200 \text{ см}^{-1}$, что указывает на координацию лигандов через COO -группы. В области $1600-1640 \text{ см}^{-1}$ в спектрах лигандов наблюдаются две полосы, относящиеся к $\delta(\text{NH}_2)$ и $\nu(\text{C}=\text{N})$ колебаниям. Так как обе полосы при координации смещаются в низкочастотную область спектра, следует считать, что атом азота азометиновой группы координирован к атому металла. По аналогии с другими комплексами 3d-элементов с лигандами на основе тиосемикарбазида можно допустить участие атома серы в координации. Действительно, полоса $\nu(\text{C}=\text{S}) \sim 730 \text{ см}^{-1}$ при координации смещается в область $710-720 \text{ см}^{-1}$. Такое смещение связано с образованием связи $\text{M} \leftarrow \text{S}-\text{CR}_2$ [8]. Таким образом, при комплексообразовании с родием(III) H_2L , H_2Q и H_2Z используют набор донорных атомов (S, N, O), как это имеет место, в частности, в координационных соединениях хрома(III) с H_2L [6, 12].

Дополнительную информацию относительно характера связи лигандов с центральным атомом можно получить из данных рентгеновских спектров, в

связи с чем нами изучены рентгеновские флуоресцентные K_β -спектры серы, а также L_β -спектры родия для вышеприведенных соединений родия(III) (рис.).

Изменение положения максимума спектральной линии SK_β находится в некоторой зависимости от характера координации лиганда, прочности связи $\text{Rh}-\text{S}$. Ширина пика в рентгеновском спектре может дать качественное представление о характере взаимодействия металл-лиганд, причем вклад в ширины спектральных линий вносит и статистическое нарушение кристаллографического порядка. Интегральные ширины и результаты расчета сдвигов максимумов K_β -спектров серы по сравнению с их положением в соответствующих кислотах приведены в табл. 1. Результаты воспроизводились с точностью $\pm 0,46 \text{ эВ}$. Хотя величина погрешности в определении



SK_β -спектры комплексов родия(III) с H_2L , H_2Q и H_2Z :

1 — $[\text{Rh}(\text{HZ})_2] \cdot \text{Cl} \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 2 — $\text{NH}_4[\text{Rh}(\text{Z})_2] \cdot \text{H}_2\text{O}$,
3 — $[\text{Rh}(\text{HL})_2] \cdot \text{Cl} \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 4 — $\text{NH}_4[\text{Rh}(\text{L})_2] \cdot \text{H}_2\text{O}$,
5 — $[\text{Rh}(\text{HQ})_2] \cdot \text{Cl} \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 6 — $\text{NH}_4[\text{Rh}(\text{Q})_2] \cdot \text{H}_2\text{O}$,
7 — H_2Q , 8 — H_2L , 9 — H_2Z

Таблица 1. Сдвиги максимумов K_β -спектров серы в комплексах родия(III) с H_2L , H_2Q и H_2Z

Соединение	ΔE , эВ	$\beta \cdot 10^3$, рад
H_2Q	0	8,57
$\text{NH}_4[\text{Rh}(\text{Q})_2] \cdot \text{H}_2\text{O}$	+0,72	9,21
$[\text{Rh}(\text{HQ})_2] \cdot \text{Cl} \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	+0,61	9,15
H_2L	0	8,68
$\text{NH}_4[\text{Rh}(\text{L})_2] \cdot \text{H}_2\text{O}$	+1,01	9,45
$[\text{Rh}(\text{HL})_2] \cdot \text{Cl} \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	-0,10	9,86
H_2Z	0	8,39
$\text{NH}_4[\text{Rh}(\text{Z})_2] \cdot \text{H}_2\text{O}$	-1,20	9,86
$[\text{Rh}(\text{HZ})_2] \cdot \text{Cl} \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	-0,29	9,86

максимума SK_β -спектров велика, в ряде случаев можно говорить об однозначной тенденции изменения уровней энергии. Контур SK_β -спектра меняется и становится характерным для атома серы, когда кратность связей приближается к единице, подобно связям серы в органических сульфидах. Такой же вид спектра наблюдается и для координационных соединений металлов с тиосемикарбазидом и родственными лигандами [1, 5, 9].

Изменение сдвигов ΔE максимумов K_β -спектров свободных лигандов по сравнению с ΔE комплексов (табл. 1) позволяет подтвердить сделанный выше на основании данных ИК-спектров вывод об участии атома серы в координации.

Нетрудно заметить, что однотипные вещества в рассматриваемом ряду отличаются полной аналогией в составе, включая и количество содержащихся в них молекул кристаллизационной воды. Представляло интерес провести сравнительное исследование поведения этих соединений при нагревании. Изучение процессов термической диссоциации на воздухе и в инертной атмосфере (дериватограф, проточный реактор) показало, что при непрерывном нагревании до 500°C соединения родия(III) с H_2L , H_2Q и H_2Z разлагаются, не достигая температуры плавления. Кривые нагревания хлоридов характеризуются двумя низкотемпературными ($20-160^\circ$ и $165-250^\circ$) эндотермическими эффектами: дегидратации и отрыва хлорид-иона с последующими экзотермическими эффектами деструкции комплекса в области $260-450^\circ$, которая протекает с мак-

Таблица 2. Кинетические параметры процессов разложения комплексов родия (III) с H_2L , H_2Q и H_2Z

Соединение	Стадия	Температура начала эффекта	E_a , кДж	lgZ
$[Rh(HZ)_2]Cl \cdot 2H_2O$	I	22	57	6
	II	144	103	8
$NH_4[Rh(Z)_2] \cdot H_2O$	I	18	61	6
	II	Диффузия газа через слой твердого продукта		
$[Rh(HL)_2]Cl \cdot 2H_2O$	I	20	46	4
	II	167	245	24
$NH_4[Rh(L)_2] \cdot H_2O$	I	27	57	6
	II	Диффузия газа через слой твердого продукта		
$[Rh(HQ)_2]Cl \cdot 2H_2O$	I	19	47	4
	II	134	83	7
$NH_4[Rh(Q)_2] \cdot H_2O$	I	Диффузия газа через слой твердого продукта		
	II	160	159	15

симальной скоростью разложения по ДТГ и связана с полным разложением и выгоранием органического лиганда. Начиная с 450° кривая ТГ имеет почти горизонтальный участок, масса образца остается постоянной, что свидетельствует об образовании устойчивого продукта.

Процесс термического разложения аммониевых солей практически более сложен и включает стадии одноступенчатой дегидратации и разложения координационной сферы комплекса. Таким образом, отщепление молекул воды во всех случаях происходит в одну стадию независимо от скорости обезвоживания. Процесс дегидратации совершается путем образования твердых фаз без структурной перестройки твердого комплекса. Кроме того, в интервале $20-250^\circ$ изучена кинетика процессов разложения комплексов в неизотермических условиях.

Расчет кинетических параметров (табл. 2) и выбор кинетического уравнения проводились по кривым убыли массы интегральным методом. Анализ линейности функции $lg g(\alpha) vs \frac{1}{T}$ (где α — доля разложившегося вещества, рассчитанная по экспериментальным данным) дает наиболее вероятный вид топохимического уравнения реакции [11]. Для большинства соединений термический эффект стадий описывается уравнением химической реакции на межфазной границе (сферической симметрии) за исклю-

чением некоторых стадийных процессов, где реакция идет не в кинетической, а в диффузионной области [7].

При сопоставлении кинетических параметров приведенных в табл. 2 хлоридов видно, что молекулы воды более лабильны, чем HCl , отрыв которого возможен лишь за счет депротонирования координированного лиганда. Приведенные данные позволяют заключить, что природа R не влияет заметным образом на температурный интервал термических превращений изученных координационных соединений; сохранение характера протекающих процессов должно быть обусловлено, как вытекает из изложенного выше, одинаковым ближайшим окружением центрального атома набором доноров ($2N, 2S, 2O$).

Экспериментальная часть

$[Rh(HQ)_2]Cl \cdot 2H_2O$. Сливают горячие водно-спиртовые растворы тригидрата хлорида родия (III) и тиосемикарбазона бензоилмуравьиной кислоты. Образуется интенсивно окрашенная жидкость, из которой выпадает осадок желто-коричневого цвета. Вещество растворяется в воде, частично — в спирте. Выход — 70% от теоретического. Найдено, %: $C - 34,28$; $H - 2,80$; $N - 13,02$. Для $C_{18}H_{20}ClN_6O_6RhS_2$ вычислено, %: $C - 34,88$; $H - 3,25$; $N - 13,56$.

Молекулярная электропроводность в воде при $25^\circ C$ $\mu_{1000}^{25} = 105 \text{ Ом}^{-1} \text{ см}^2 \text{ мол}^{-1}$.

$[Rh(HZ)_2]Cl \cdot 2H_2O$. Вещество получают по методике, аналогичной вышеописанной, с выходом 60% от теоретического. Комплекс растворяется в воде, плохо — в спирте. Найдено, %: $C - 14,98$; $H - 2,57$; $N - 17,72$. Для $C_6H_{12}ClN_6O_6RhS_2$ вычислено, %: $C - 15,44$; $H - 2,59$; $N - 18,01$.

Молекулярная электропроводность соединения в воде при $25^\circ C$ $\mu_{1000}^{25} = 110 \text{ Ом}^{-1} \text{ см}^2 \text{ мол}^{-1}$. $NH_4[Rh(Q)_2] \cdot H_2O$. К горячему водно-спиртовому раствору соли родия прибавляют спиртовой раствор H_2Q , содержащий аммиак. Сразу выпадает коричнево-желтый мелкокристал-

лический осадок. Выход — 70% от теоретического. Вещество растворимо в воде, плохо — в спирте. Найдено, %: $C - 36,62$; $H - 3,40$; $N - 16,20$. Для $C_{18}H_{20}N_7O_5RhS_2$ вычислено, %: $C - 37,18$; $H - 3,47$; $N - 16,86$. $NH_4[Rh(Z)_2] \cdot H_2O$. Соединение получено по методике, аналогичной предыдущей, с выходом 65% от теоретического. Вещество растворимо в воде, плохо — в спирте. Найдено, %: $C - 16,24$; $N - 22,32$; $H - 2,60$. Для $C_6H_{12}N_7O_5RhS_2$ вычислено, %: $C - 16,79$; $N - 22,84$; $H - 2,82$.

ИК-спектры снимали на приборе Spekord-UV-Vis в области частот $400-4000 \text{ см}^{-1}$. Образцы готовили в виде суспензии в вазелиновом и перфторированном маслах. Рентгеноспектральные исследования проводили на рентгенофлуоресцентном спектрометре VRA-30. Съемка спектров велась с использованием кристалл-анализатора $Si (2d=6,270 \text{ \AA})$. Процессы термической диссоциации и кинетику процессов разложения образцов изучали на приборе системы Паулик—Паулик—Эрдей в температурном интервале $30-500^\circ C$ со скоростью 5 град/мин и на проточном реакторе, на воздухе и в инертной атмосфере.

Авторы считают своим долгом выразить глубокую благодарность и признательность В. А. Логвиненко (ИНХ СО АН СССР) за помощь в проведении эксперимента по термическому анализу.

Д. Г. БАТЫР, В. Г. ИСАК, Г. И. БЕРСУКЕР,
Л. Ф. ЧИБОТАРУ, С. В. КИЛЬМИНОВ,
А. И. ШАМЕС

КОМПЛЕКСООБРАЗОВАНИЕ МАРГАНЦА(II) С АМИНОКИСЛОТАМИ

Одной из важнейших функций аминокислот в живых организмах является перенос микроэлементов благодаря комплексообразованию ионов биометаллов с аминокислотами [2]. Для возможной оценки такого действия необходимо знать параметры, характеризующие комплексообразование, среди которых особое место занима-

ют константы устойчивости комплексов. В условиях равновесия $[M] + [L] \rightleftharpoons [ML] + [L] \rightleftharpoons [ML_2] + \dots + [L] \rightleftharpoons [ML_n]$ (1) их можно представить в виде

$$K_i = \frac{[ML_i]}{[ML_{i-1}][L]}; \quad \beta_i = \frac{[ML_i]}{[M][L]^i} \quad (2)$$

ЛИТЕРАТУРА

1. Аблов А. В., Мазалов Л. Н., Болога О. А., Садовский А. П., Шпонько А. И. // ДАН СССР. 1971. Т. 198. № 3. С. 579—581.
2. Болога О. А., Беличук Н. Н., Аблов А. В. // Журн. неорганич. химии. 1978. Т. 23. № 7. С. 1884—1887.
3. Бурштейн И. Ф., Петухов Л. Н., Гэрбэлзу Н. В., Володина Г. Ф., Болога О. А. // Структурные исследования неорганич. соединений. Кишинев, 1985. С. 72—96.
4. Гэрбэлзу Н. В. Координац. соединения переходных металлов с полидентатными лигандами на основе тино- и селеносемикарбазидов. Автореф. дис. ... докт. хим. наук. М., 1973.
5. Доленко Г. Н., Ларионов С. В., Савельева З. А. и др. // Журн. структур. химии. 1980. Т. 25. № 3. С. 761—763.
6. Куоссе Г. А., Володина Г. Ф., Гэрбэлзу Н. В., Аблов А. В. // ДАН СССР. 1971. Т. 200. № 6. С. 1349—1351.
7. Логвиненко В. А. Термический анализ координац. соединений и клатратов. Новосибирск, 1982.
8. Накамото К. Инфракрасные спектры неорганич. и координац. соединений. М., 1966.
9. Парыгина Г. К., Болога О. А., Гэрбэлзу Н. В., Мазалов Л. Н., Лозан В. И. // Журн. структур. химии. 1985. Т. 26. № 4. С. 165—166.
10. Akbar Ali M., Livingstone S. E. // Coord. Chem. Rev. 1974. V. 13. N 2/3. P. 101—132.
11. Satava V. // Thermochim. Acta. 1971. V. 2. P. 423—428.
12. Timken M. D., Wilson S. R., Hendrikson D. N. // Inorg. Chim. 1985. V. 24. N 21. P. 3450—3457.
13. Padhye S., Kauffman G. B. // Coord. Chem. Rev. 1985. V. 63. P. 127—160.

Поступила 16.03.87

Методы определения значений констант устойчивости комплексов основаны на расчете функций

$$\bar{n} = \frac{\sum_0^i i \beta_i [L]^i}{\sum_0^i \beta_i [L]^i}; \quad \alpha_p = \frac{\beta_p [L]^p}{\sum_0^i \beta_i [L]^i} \quad (3)$$

и

$$F_i = \sum_1^i \beta_i [L]^{i-1}, \quad (4)$$

численные значения которых вычисляются по экспериментальным величинам равновесных концентраций лиганда. В ряде случаев для упрощения расчетов и увеличения точности того или иного метода дополнительно определяют равновесную концентрацию ионов металла. Однако нахождение равновесной концентрации лиганда очень часто вызывает некоторые экспериментальные трудности, которые не возникают в случае определения равновесной концентрации ионов металла. Существующие методы расчета констант устойчивости комплексов по последней неудовлетворительны. В связи с этим в данной работе рассматривается возможность вычисления констант устойчивости комплексов по данным о равновесной концентрации металла.

Рассмотрим систему уравнений, составленную на основе определения констант устойчивости и баланса концентраций:

$$K_1 = \frac{n_1}{N n_L}, \quad K_i = \frac{n_i}{n_{i-1} n_L}, \quad (5)$$

$$\sum_1^i i n_i = n - n_L, \quad \sum_1^i n_i = N_0 - N.$$

Здесь K_1, K_i — ступенчатые константы образования первого и последующих комплексов соответственно; n_i — концентрации комплексов; N — равновесная концентрация ионов металла (N_0 — исходная концентрация ионов металла при $n=0$, где n — исходная концентрация лиганда); n_L — равновесная концентрация лиганда.

Если в системе возможно образование только одного комплекса строго определенного состава типа $[ML]$, то система уравнений (5) превратится в более простое выражение:

$$K_1 = \frac{n_1}{N n_L}, \quad (6)$$

$$n_1 = n - n_L,$$

$$n_1 = N_0 - N.$$

Экспериментально определяя N , находим значение K_1 .

Подобную задачу, как частный случай, можно решить, введя функцию:

$$\bar{m} = \frac{N_0 - N}{n} = \frac{K_1 N}{1 + K_1 N}, \quad (7)$$

которую можно преобразовать к виду

$$\frac{\bar{m}}{1 - \bar{m}} = K_1 N, \quad (8)$$

откуда либо аналитическим, либо графическим путем легко определяется константа устойчивости комплекса K_1 .

В более сложном случае образования в системе двух комплексов типа $[ML]$ и $[ML_2]$ система (5) в явном виде будет записана как

$$K_1 = \frac{n_1}{N n_L}, \quad K_2 = \frac{n_2}{n_1 n_L},$$

$$n_1 + 2n_2 = n - n_L, \quad (9)$$

$$n_1 + n_2 = N_0 - N.$$

Экспериментально определяя зависимость $N = N(n)$ и при $n \rightarrow 0$ полагая $n_2 \approx 0$, из (9) получаем

$$K_1 = \frac{N_0 - N}{N(n + N - N_0)}. \quad (10)$$

При $n \rightarrow \infty$, решая (9) с учетом (10), имеем

$$K_2 = \frac{N_0 - N - n_L K_1 N}{n_L^2 K_1 N},$$

$$n_L = \frac{2(N_0 - N) - n}{K_1 N - 1}. \quad (11)$$

Решения (10), (11) системы (9) реализовывались на ЭВМ путем подгонки вычисленных с помощью K_1 и K_2 значений N к экспериментальным.

При образовании в растворе трех типов комплексов $[ML]$, $[ML_2]$ и $[ML_3]$ систему (5) можно привести к виду:

$$K_1 = \frac{n_1}{N n_L}, \quad K_2 = \frac{n_2}{n_1 n_L}, \quad K_3 = \frac{n_3}{n_2 n_L},$$

$$n_1 + 2n_2 + 3n_3 = n - n_L, \quad (12)$$

$$n_1 + n_2 + n_3 = N_0 - N.$$

Как и в предыдущем случае, при $n \rightarrow 0$, полагая $n_2, n_3 \approx 0$, из (12) получаем

$$K_1 = \frac{N_0 - N}{N(n + N - N_0)}. \quad (13)$$

При $n \rightarrow \infty$, решая (12) с учетом (13), имеем

$$K_2 = \frac{3(N_0 - N) - (n - n_L) - 2n_1}{n_1 n_L},$$

$$K_3 = \frac{(N_0 - N) - (n_1 + n_2)}{n_2 n_L}, \quad (14)$$

$$n_1 = \{ - (2K_1 N - 1) + \sqrt{(2K_1 N - 1)^2 - 4K_1 K_2 N [n - 3(N_0 - N)] / 2K_1 K_2 N} \}$$

Для решения данной системы уравнений по известным экспериментальным точкам в неявной форме строится аналитическая зависимость $N = N(n)$ и из ее производных определяются ступенчатые константы образования.

Введем для удобства расчета следующие функции:

$$U = \frac{N_0}{N} = 1 + K_1 n_L + K_1 K_2 n_L^2 + K_1 K_2 K_3 n_L^3, \quad (15)$$

$$V = \frac{n}{N} = \frac{1}{N_0 n_L} + K_1 n_L + 2K_1 K_2 n_L^2 + 3K_1 K_2 K_3 n_L^3.$$

Таким образом, мы имеем зависимость $U = f(V)$. Тогда уравнения (13) и (14) можно записать в виде:

$$K_1 = \frac{A}{N_0} \frac{1}{1 - A},$$

$$K_2 = \left[B \left(\frac{1}{N_0} + K_1 \right)^2 + 2A \frac{K_1}{N_0} \right] \frac{1}{2K_1(1 - 2A)}, \quad (16)$$

$$K_3 = \left[C \left(\frac{1}{N_0} + K_1 \right)^3 + 6B \left(\frac{1}{N_0} + K_1 \right) \left(\frac{K_1}{N_0} + 2K_1 K_2 \right) + 6A \frac{K_1 K_2}{N} \right] \frac{1}{6K_1 K_2 (1 - 3A)},$$

где введены обозначения:

$$\frac{dU}{dV} \Big|_{n=0} = A, \quad \frac{d^2 U}{dV^2} \Big|_{n=0} = B, \quad \frac{d^3 U}{dV^3} \Big|_{n=0} = C.$$

Как и предыдущий, этот метод реализуется на ЭВМ.

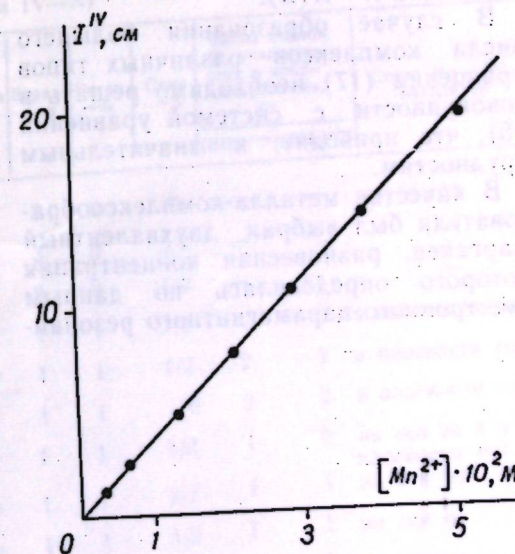
Общий недостаток предложенных подходов — их большая чувствительность к разбросу экспериментально определяемых величин. Однако если константы устойчивости комплексов являются относительно большими величинами ($pK_1 \geq 6,0$), то чувствительность к разбросу снижается и значения ступенчатых констант образования комплексов определяются с достаточно большой точностью.

Во многих случаях в системах возможно образование, наряду с обычными комплексами типа $[ML]$, полиядерных комплексов вида $[M_p L_p]$. В таком случае расчет констант устойчивости значительно усложняется и возникает необходимость использования индивидуального подхода на основе каких-либо общих закономерностей. На наш взгляд, наиболее удачным обобщением, позволяющим определить константы устойчивости комплексов, является функция вида

$$\bar{Q}_k = \frac{1}{p} - \frac{n}{N_0}, \quad (17)$$

где $p = 1, 2, 3, \dots$, величина, определяющая число образующихся в системе комплексов.

Если рассмотреть частный случай образования в растворе двух комплексов типа $[ML]$ и $[M_2 L]$, который, по



Зависимость интенсивности четвертой линии сверхтонкой структуры спектра ЭПР от концентрации ионов марганца (11) в растворе

Константы устойчивости координационных соединений марганца(II) с глицином

Состав комплекса	lgK ₁	
	По данным литературы	По данным настоящей работы
1:1	4,10 [7]	2,94
	3,00 [6]	
	2,71 [5]	
	2,83 [8]	
	1,69 [3]	
	4,03 [4]	
1:2	3,00 [1]	1,76
	1,60 [7]	
	2,04 [5]	
	2,00 [8]	
1:3	1,89 [4]	0,87
	0,77 [5]	
	1,07 [4]	

всей вероятности, наиболее распространен, то мы получим систему двух уравнений:

$$\begin{aligned}\bar{Q}_1 &= 1 - \frac{n}{N_0}, \quad p=1, \\ \bar{Q}_2 &= \frac{1}{2} - \frac{n}{N_0}, \quad p=2,\end{aligned}\quad (18)$$

которая легко преобразуется к виду

$$\begin{aligned}\bar{Q}_1 &= f([M]^2), \\ \bar{Q}_2 &= f([M]).\end{aligned}\quad (19)$$

Систему уравнений (19) можно достаточно легко решить графическим методом, зная экспериментальную зависимость $N=N(n)$.

В случае образования большего числа комплексов различных типов уравнения (17) необходимо решать в совокупности с системой уравнений (5), что приводит к значительным трудностям.

В качестве металла-комплексобразователя был выбран двухвалентный марганец, равновесная концентрация которого определялась по данным электронного парамагнитного резонан-

са, так как интенсивность линий сверхтонкой структуры спектра ЭПР, обусловленная гексакоординированными аквакомплексами марганца(II), пропорциональна концентрации последних (рис.).

Оценка соответствия экспериментальных результатов, полученных в настоящем исследовании, с литературными данными (табл.) вызывает определенные затруднения, связанные с отсутствием достаточно точной информации о влиянии ионной силы раствора на комплексообразование. Проводить пересчет на какие-то определенные стандартные условия не приходится, однако все же следует отметить существование достаточно большого различия между величинами констант устойчивости комплексов марганца(II), полученными при одинаковых условиях, но различными методами (например, в [6—8] $\mu=0,1$ М KNO₃). Данные этой работы также отличаются от известных значений, но все же наблюдается удовлетворительное совпадение результатов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Власова Н. Н., Давиденко Н. К. // Журн. неорганич. химии. 1985. Т. 30. № 7. С. 1738—1744.
2. Неорганическая биохимия/Пер. с англ. Под ред. Вольпина и Яцимирского. М., 1978. Т. 1.
3. Симеонова Т., Станчева П. // Науч. тр. Пловдив. ун-т. 1974. Т. 12. № 3. С. 135—140.
4. Chabard J.-L., Besse G., Pepin D., Petit J., Berger J.-A. // Bull. Soc. Chim. France. 1975. N 9—10. Part 1. P. 1943—1946.
5. Childs C. W., Perrin D. D. // J. Chem. Soc. A. 1969. N 7. P. 1039—1044.
6. Gergely A. // Magyar kém. folyóirat. 1967. V. 73. N 10. P. 459—463.
7. Jokl V., Majer J. // Chem. Zvesti. 1964. R. 18. N 8. S. 584—596.
8. Mui K.-K., McBryde W. A. E., Neiboer E. // Canadian J. Chem. 1974. V. 52. N 10. P. 1821—1833.

Поступила 24.03.86

С. С. БУДНИКОВ, М. Ю. ГОРБАЧЕВ,
И. Б. БЕРСУКЕР

КВАНТОВО-ХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СТРУКТУРЫ ТРАНС-ДИБОРАТНЫХ КОМПЛЕКСОВ ХРОМА (III) И СКАНДИЯ (III) С ТЕТРААЗАМАКРОЦИКЛИЧЕСКИМ ЛИГАНДОМ — [14]анN₄

В последнее десятилетие большой интерес проявляется к комплексам переходных металлов с синтетическими азотсодержащими макроциклическими лигандами. Это во многом обусловлено их своеобразием: стабилизацией необычных спиновых и зарядовых состояний ионов металлов-комплексобразователей [6, 8], а также отсутствием систематического теоретического изучения данного класса соединений [7].

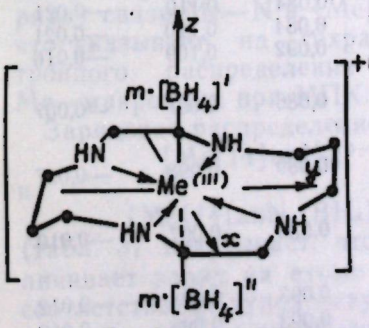
Модифицированным методом полного пренебрежения дифференциальным перекрыванием (ППДП) нами было рассчитано электронное строение транс-дигоратных комплексов Cr (III) и Sc (III) с тетраазамакроциклическим лигандом — [14]анN₄ (обозначаемых в дальнейшем для краткости [Me[14]анN₄]³⁺ и [Me[14]анN₄(BH₄)₂]⁺; табл. 1). Выбор метода расчета был обусловлен его пригодностью для корректного описания электронного стро-

ения координационных макроциклических систем переходных металлов [1, 3, 4]. Расчетный базис исследуемых соединений состоял из атомных орбиталей (АО) всех валентных электронов. Используемая при расчетах система координат приведена в табл. 1.

Результаты расчета

Наиболее важные результаты расчета комплексов [Me[14]анN₄]³⁺ и [Me[14]анN₄(BH₄)₂]⁺ представлены в табл. 2—4. Как следует из табл. 2, общая энергия исследуемых систем (табл. 1) существенно зависит от способа координирования анионов [BH₄]⁻ на аксиальной оси. Самым устойчивым по полной энергии является низкоспиновый комплекс Cr(III) с монокоспидальной координацией (МПК) анионов [BH₄]⁻ по аксиаль-

Таблица 1. Система координат, способ координирования и нумерация атомов углерода метиленовых групп в комплексах [Me[14]анN₄]³⁺ (системы I—III) и [Me[14]анN₄(BH₄)₂]⁺ (системы IV—X)

Общая структурная формула комплексов	№ структуры	Металл — Me	Заряд — п	Число — m	Спин — S	Число атомов Н, участвующих в координировании, от		Связи Me — На находятся
						[BH ₄] ⁻	[BH ₄] ⁺	
 Me = Cr, Sc — CH₂-группа	I	Sc	3	0	0	—	—	—
	II	Cr	3	0	3/2	—	—	—
	III	Cr	3	0	1/2	—	—	—
	IV	Cr	1	1	1/2	2	2	2 в плоскости yoz ⁶
	V	Cr	1	1	1/2	2	2	2 в плоскости хоз
	VI	Sc	1	1	0	2	2	2 в плоскости хоз
	VII	Cr	1	1	1/2	1	2	2 на оси oz и в плоскости хоз
	VIII	Cr	1	1	3/2	1	1	1 на оси oz
	IX	Cr	1	1	1/2	1	1	1 на оси oz
	X	Sc	1	1	0	1	1	1 на оси oz

Примечание: а—у всех комплексов [Me[14]анN₄(BH₄)₂]⁺ атомы бора и металла расположены на оси oz; б—на биссектрисах углов, образованных осями oy и oz.

Таблица 2. Энергетические параметры и порядки

№ системы	Полная энергия, ат. ед.	Энергия ВЗМО, ат. ед.	Тип ВЗМО	Энергия НСМО, ат. ед.	Тип НСМО
I	-155,203	-0,9722	σ_{CB} C—H	-0,5480	d_{xz}
II	-158,714	-0,7189	$d_{x^2-y^2}$	-0,5837	d_{z^2}
III	-158,843	-0,7211	d_{yz}	-0,5862	$d_{x^2-y^2}$
IV	-173,212	-0,3129	d_{xz}	-0,1421	d_{z^2}
V	-173,258	-0,3137	d_{yz}	-0,1427	$d_{x^2-y^2}$
VI	-170,983	-0,5981	$\sigma_{\text{B-H}}^{\text{CB}}$	-0,1621	d_{xz}
VII	-174,393	-0,3408 -0,3684	d_{yz}	-0,1876	d_{xz}
VIII	-175,385		$d_{x^2-y^2}$	-0,1970	d_{z^2}
IX	-175,518	-0,3702	d_{yz}	-0,2356	$d_{x^2-y^2}$
X	-172,205	-0,6344	$\sigma_{\text{B-H}}^{\text{CB}}$	-0,2060	d_{xz}

Примечание: а—H_K — участвующий в координировании атом водорода аниона [BH₄]⁻; б—здесь и в табл. 3, 4, атом водорода, в знаменателе—через два.

ной оси и наличием протяженной пятицентровой связи B—H—Cr—H—B (ось *oz* в табл. 1). Аналогичный по способу координирования анионов [BH₄]⁻ комплекс Sc(III) также наиболее стабилен. Из сравнения значений полной энергии следует, что самые устойчивые по энергии комплексы Cr(III) и Sc(III) с МПК (системы IX и X в табл. 2) примерно на 2 ат. ед. выгоднее комплексов с хелатным типом координирования анионов [BH₄]⁻, при котором каждый анион координируется с помощью двух атомов водорода. Однако сравнение собственных значений энергии и типа

высшей занятой молекулярной орбитали (ВЗМО) и низшей свободной молекулярной орбитали (НСМО) комплексов [Me [14]анN₄]³⁺ и [Me[14]анN₄(BH₄)₂]⁺ не позволяет однозначно ответить на вопрос о причине большей устойчивости комплексов с МПК [BH₄]⁻. Данное обстоятельство свидетельствует о том, что существенное влияние на физико-химические свойства исследуемых молекулярных систем оказывают молекулярные орбитали (МО) активной зоны [1].

Анализ приведенных в табл. 2 порядков связей в комплексах I—X да-

Таблица 3. Заряды на атомах в структурах (I—X)

№ структуры	Заряд на атоме, ед. эл. заряда								
	Me	N	B	H _K ^a	H _A	H _N ^b	C ₁	C ₂	C ₃
I	1,095	-0,165	—	—	—	0,150	0,079	0,103	-0,017
II	0,944	-0,144	—	—	—	0,153	0,084	0,110	-0,021
III	0,942	-0,144	—	—	—	0,153	0,084	0,110	-0,021
IV	0,014	-0,094	-0,161	0,060 ^a	-0,043	0,103	0,092	0,109	-0,016
V	0,037	-0,091	-0,163	0,074 0,066	-0,057 -0,043	0,103	0,086	0,097	-0,007
VI	0,085	-0,094	-0,185	0,053	-0,033 -0,048	0,104	0,089	0,098	-0,007
VII	0,190	-0,093	-0,201 -0,186	-0,005 0,081	-0,097 -0,040	0,115	0,088	0,097	-0,010
VIII	0,414	-0,101	-0,207	-0,008	-0,095	0,128	0,093	0,098	-0,012
IX	0,411	-0,101	-0,207	-0,008	-0,095	0,127	0,093	0,098	-0,012
X	0,563	-0,118	-0,229	-0,023	-0,093	0,129	0,090	0,094	-0,010

Примечание: а—H_K и H_A — соответственно участвующий и не участвующий в координировании атом водорода аниона [BH₄]⁻; б—H_N —нижний атом водорода в макроцикле; в —асимметрия зарядов на H_K (или H_A) обусловлена их асимметрией относительно атомов водорода при C₂ (см. табл. 1).

связей рассчитанных молекулярных систем

Энергия связи, ат. ед.		Порядок связи					
Me—N	Me—H	Me—N	Me—B	Me—H _K ^a	B—H _K	B—H	N—H
-0,3990	—	0,571	—	—	—	—	0,907
-0,2988	—	0,615	—	—	—	—	0,906
-0,2992	—	0,616	—	—	—	—	0,906
-0,0450	0,0734	0,405	0,679	0,335	0,600	0,903	0,947
-0,0524	0,0748	0,413	0,667	0,327	0,613	0,900	0,941
-0,1955	-0,0571	0,409	0,605	0,282	0,658	0,898	0,939
-0,1195	-0,0383 ^b	0,470	0,255	0,428	0,526	0,972	
	-0,0782		0,689	0,335	0,609	0,902	0,942
-0,1899	-0,0421	0,511	0,259	0,442	0,517	0,972	0,931
-0,1901	-0,0421	0,511	0,259	0,442	0,517	0,973	0,932
-0,3050	-0,1652	0,484	0,257	0,409	0,555	0,972	0,929

числители дроби соединения VII приведены значения величин, соответствующие координации [BH₄]⁻ через один

ет возможность сделать вывод о том, что во всех менее стабильных комплексах с хелатным типом координирования анионов [BH₄]⁻ на аксиальной оси порядок связи Me—N (и энергия) существенно меньше. Аналогичный вывод может быть сделан и относительно порядка связи Me—H. Важной особенностью исследуемых систем является наличие прямой связи Me—B. Поскольку по порядкам связи в макроцикле (например, порядок связи N—H в табл. 2) система полностью насыщена, то перераспределение электронной плотности при смене типа координирования анионов [BH₄]⁻ затрагивает, как и следовало ожидать, главным образом связи между металлом-комплексобразователем и атомами первой координационной сферы. Порядки связи Me—N в экваториальной плоскости комплексов Cr(III) и Sc(III) с МПК анионов [BH₄]⁻ более близки к порядку связи Me—N в [Me[14]анN₄]³⁺, что указывает на сохранение электронного распределения в системе Me—макроцикл при МПК.

Зарядовое распределение в [Me[14]анN₄]³⁺

и [Me[14]анN₄(BH₄)₂]⁺ (табл. 3) показывает, что МПК увеличивает заряд на атоме металла и соответственно кулоновскую составляющую в энергии взаимодействия Me—аксиальный лиганд. Сопоставление рассчитанных значений зарядов на экваториальных атомах азота с экспериментальными величинами, полученны-

ми с помощью метода рентгено-электронной спектроскопии [7], свидетельствует об адекватном описании электронного распределения исследуемых молекулярных систем методом ППДП, а также о корректности их геометрических характеристик, использовавшихся при расчетах. Геометрические параметры макроцикла были взяты из [9]. Расстояние между атомом бора и участвующим в координировании атомом водорода [BH₄]⁻ принималось равным расстоянию между атомом бора и мостиковым атомом водорода в диборане—B₂H₆ [5]; а расстояние Me—H оценено как сумма ковалентных радиусов металла-комплексобразователя и атома водорода [2].

Наиболее информативной электронной характеристикой комплексов [Me[14]анN₄]³⁺

и [Me[14]анN₄(BH₄)₂]⁺ является заселенность 3d—АО метал-лакомплексобразователя (табл. 4), позволяющая понять причину большей устойчивости МПК анионов [BH₄]⁻. Действительно, данный тип координирования позволяет реализовать экваториальную электронную заселенность 3d_{x²-y²} и 3d_{xy}—АО, максимальной приближенную к заселенности этих АО в гипотетическом комплексе [Me[14]анN₄]³⁺. Распределение электронной плотности на 3d—АО, расположенных вне плоскости макроцикла, также соответствует данному выводу. Вполне вероятно, что сделанный выше вывод о том, что максимальная

Таблица 4. Заселенности АО атомов Me, B и N в рассчитанных молекулярных системах

№ сис-темы	Заселенность АО металла							
	4s	4p _x	4p _y	4p _z	3d _{x²}	3d _{x²-y²}	3d _{xy}	3d _{xz}
I	0,37	0,38	0,39	0,21	0,11	0,04	0,35	0,02
II	0,45	0,45	0,45	0,24	0,09	1,01	0,35	1,01
III	0,45	0,45	0,45	0,24	0,09	0,04	0,35	2,00
IV	0,49	0,45	0,47	0,57	0,65	1,75	0,25	1,02
V	0,49	0,47	0,45	0,57	0,64	1,77	0,25	0,29
VI	0,42	0,41	0,39	0,50	0,47	0,04	0,28	0,31
VII	0,51	0,44	0,44	0,58	0,48	1,89	0,26	0,18
VIII	0,54	0,43	0,43	0,58	0,32	1,01	0,27	1,01
IX	0,54	0,43	0,43	0,58	0,32	0,03	0,27	2,00
X	0,47	0,37	0,37	0,52	0,33	0,03	0,29	0,02

Продолжение таблицы 4

№ сис-темы	3d _{xz}	Заселенность АО В				Заселенность АО N			
		2s	2p _x	2p _y	2p _z	2s	2p _x	2p _y	2p _z
I	0,03	—	—	—	—	1,22	1,42	1,38	1,15
II	1,01	—	—	—	—	1,20	1,41	1,38	1,16
III	1,00	—	—	—	—	1,20	1,41	1,38	1,16
IV	0,44	0,81	0,87	0,64	0,84	1,29	1,37	1,33	1,12
V	1,03	0,81	0,67	0,85	0,84	1,28	1,36	1,33	1,12
VI	0,11	0,82	0,69	0,85	0,83	1,29	1,37	1,33	1,12
VII	1,02	0,88	0,87	0,86	0,59	1,24	1,37	1,35	1,11
VIII	1,01	0,81	0,67	0,86	0,85	1,21	1,39	1,36	1,15
IX	0,99	0,88	0,88	0,86	0,58	1,21	1,39	1,36	1,15
X	0,03	0,88	0,88	0,86	0,61	1,23	1,39	1,36	1,14

устойчивость всего комплекса при координировании аксиального лиганда достигается в том случае, если в процессе координации сохраняется электронное распределение на 3d-АО металла, сформированное под влиянием макроцикла, может служить критерием для оценки стабильности комплексов других переходных металлов с насыщенными макроциклическими лигандами при различных способах координирования аксиальных внутрисферных лигандов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Берсукер И. Б. Электронное строение и свойства координац. соединений. Л., 1986.

2. Дей К., Селбин Д. Теоретическая неорганическая химия. М., 1976.
3. Жидомиров Г. М., Багатурьянц А. А., Абронин И. А. Прикладная квантовая химия. М., 1979.
4. Минкин В. И., Симкин Б. Я., Миняев Р. М. Теория строения молекул. М., 1979.
5. Некрасов Б. В. Основы общей химии. Т. 2. М., 1973.
6. Яцимирский К. Б., Корнилова А. П. // Успехи химии. 1984. Т. 53. № 2. С. 223—235.
7. Яцимирский К. Б., Лампека Я. Д. Физико-химия комплексов металлов с макроциклическими лигандами. Киев, 1985.
8. Jashina I. I., Shevchenko Ju. N. // Jour. of Thermal Analysis. 1985. V. 30. N 3. P. 319—329.
9. Marks T. J., Kolb J. R. // Chem. Rev. 1977. V. 77. № 2. P. 263.

Поступила 16.03.87

РЕФЕРАТЫ

УДК 581.174.1

О механизме и значении устьичных движений. Кушницренко М. Д. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 3—9.

Обсуждаются данные литературы об устьичной регуляции водного обмена растений и механизме их движения. Показано влияние внешних и внутренних факторов на движение устьиц, включая водный дефицит, свет, CO₂, а также роль регуляторов и ингибиторов роста в этом процессе. Отмечена перспектива дальнейших исследований по ряду направлений этой проблемы, в том числе фундаментальных и прикладных, в связи с разработкой способов экзогенной регуляции устьичных движений, а также селекцией. Библиогр. 40.

577.121.124:634.8:631.82

Изменения в азотно-углеводном обмене виноградной лозы под влиянием припосадочного внесения микроудобрений. Тома С. И., Велисар С. Г. // Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 9—13.

Установлено, что внесение в почву В, Мп, Zn и их двойных сочетаний на фоне NPK при посадке саженцев способствует повышению содержания общего и белкового азота, отношения белкового азота к небелковому. Ранней весной при оптимальном сочетании элементов питания в припосадочном удобрении повышается интенсивность ресинтеза крахмала. Изменения в содержании азотистых и углеводных соединений сопровождаются более высокой приживаемостью саженцев, улучшением роста и вызревания побегов, повышением морозоустойчивости растений. Действие припосадочного удобрения сохраняется в течение трех лет. Одновременное внесение в почву трех микроэлементов (NPK+BMnZn) оказывает отрицательное влияние на обмен веществ и приживаемость саженцев, что связано с ингибирующим действием высокой концентрации питательного раствора на корневую систему при недостаточном развитии надземной массы. Табл. 3, библиогр. 6.

УДК 631.559:631.1/4

Проблемы конструирования агрофитоценозов и программирование урожая кор-

мовых культур. Лупанку М. Ф., Лала М. Ф., Болокан Н. И., Кушницренко С. Н., Забриян Д. П. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 13—19.

Изложены результаты исследований по интродукции, конструированию агрофитоценозов кормовых культур и созданию интенсивных кормовых и зерно-кормовых севооборотов. Описаны агробиологическая и хозяйственная целесообразность возделывания двух новых интродуцированных культур — перко и райграса итальянского (многоукосного). Приведены схемы кормовых и зерно-кормовых севооборотов, основные параметры их продуктивности и использования ими природных ресурсов и невозможной энергии. Табл. 2, схема 1.

УДК 631.524.85—86

Применение концепций общей биологии в исследованиях по иммунитету растений. Балашова Н. Н. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 20—23.

Рассматриваются основные положения иммунитета с позиций общей биологии. Иммуитет, невосприимчивость, устойчивость, толерантность обеспечиваются особенностями молекулярного устройства, структурной и ультраструктурной организации, морфоанатомического строения организмов; механизмами, предотвращающими нарушение гомеостаза, темпа старения живых систем; эволюционно обусловленной взаимосвязью и взаимодействием устойчивости к патогенам и абиотическим факторам среды. Библиогр. 29.

УДК 575.26:631.52

Генетические особенности нового исходного материала для селекции гладиолуса. Мури А. В., Лысков В. Н. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 24—27.

Дан обзор многолетних исследований по использованию методов экспериментального мутагенеза и рекомбиногенеза в целях создания нового для селекции исходного материала гладиолуса. Показана возможность получения принципиально новых для культуры гладиолуса признаков, в том числе: ароматных, махровых, ремонтантных, муаровых и низкорос-

лых. Приведено описание 5 лучших форм, переданных в Госсортоиспытание. Табл. 4, библиогр. 9.

УДК 631.461 (478)

Микробиологические показатели оценки биогенности почв. Меренюк Г. В., Ильинская С. П., Ищенко Н. Ф., Волкова Д. А., Пресман Л. М. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 28—30.

Разработана принципиальная схема оценки почв МССР по единому интегрированному показателю — биогенности, выражаемой в баллах, и апробирована на основных почвах республики и отдельных ее хозяйств. Выявлены 4 категории биогенности, что свидетельствует о достаточно высокой чувствительности предлагаемого способа оценки почв по микробиологическим показателям. Установлено, что биогенность почв Молдавии находится в пределах 10—50 баллов в зависимости от типа почв. Табл. 1, библиогр. 9.

УДК 632.915

Некоторые подходы к регулированию фауны в агроценозах. Мунтяну А. И., Андреев А. В., Ганя И. М., Остафчук В. Г. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 31—34.

Рассматривается необходимость изыскания путей защиты растений, увеличения биологического разнообразия и создания устойчивых саморегулирующихся агробиоценозов. Выдвигаются концепции эволюционного и генетического подходов для регулирования численности вредных организмов при повышении устойчивости интенсивных агроценозов. Библиогр. 18.

УДК 576.895.121

Новый род линстовид (Cestoda: Cyclophyllidae). Спасский А. А. Известия Академии наук Молдавской ССР, Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 35—37.

Дается обоснование и диагноз нового рода циклофилидных цестод *Pseudolinstowia*, gen. n., типовой вид — *Pseudolinstowia semoni* (Zschokke, 1896) comb. n., syn.: *Taenia semoni*. Zschokke, 1896, *Linstowia semoni* (Zschokke, 1896) от сумчатых млекопитающих Австралийской зоогеографической области. Подрод *Linstowia* (*Paralinstowia*) признается самостоятельным родом. В результате в границах рода *Linstowia* остаются лишь гельминты однопроходных (Monotremata). Библиогр. 2.

УДК 619.616.993.193.599.9

Серологическая диагностика саркоцистоза. Данышина М. С., Чебан Л. Н., Абрамян Э. Н. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 37—42.

Проведен анализ литературных данных отечественных и зарубежных авторов о слож-

ности получения активного саркоцистозного антигена, о значении титров к саркоцистозным антигенам, по которым можно с уверенностью судить о заражении животных. Авторами данной статьи впервые изучена вегетативная стадия саркоциста, выращенная на полусинтетической питательной среде. Использование саркоцистозного антигена поможет широкому выявлению субклинической хронической формы саркоцистоза, а также подтверждению диагноза острого саркоцистоза с выраженным проявлением клинических признаков. Табл. 2, библиогр. 9.

УДК 547.95; 612.08.15

Особенности пластического обеспечения систем нейрон—глия при действии стрессовых факторов. Хайдарлиу С. Х. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 43—49.

Дана комплексная оценка динамики, величины и направленности изменений содержания РНК и белков в клеточных элементах систем нейрон—глия различных отделов нервной системы при действии стресс-факторов различной природы. Между сдвигами содержания РНК и белков выявлена сильная корреляционная связь. Обосновано положение о региональной специфике сдвигов пластического обеспечения нейронов, зависящей от характеристик стрессоров, изучаемых отделов мозга и состояния организма. Изменения содержания изученных биополимеров и пространственных взаимоотношений между клетками носят адаптивный характер и направлены на повышение потенциальных возможностей пластического обеспечения нейронов при стрессе. Табл. 1, библиогр. 15.

УДК 57.043.636.082.31:591.463.1

Структурно-биохимические и функциональные особенности гамет самцов сельскохозяйственных животных при криоконсервации. Наук В. А. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 49—54.

Сформулировано положение, объясняющее особенности криоповреждения гамет самцов сельскохозяйственных животных нарушением биомембран (акросомальная, плазматическая, митохондриальная), которые предопределяются соотношениями их основных компонентов, устойчивостью связей белково-липидных комплексов, усилением перекисного окисления липидов, а также условиями технологической обработки спермы животных при криоконсервации. Библиогр. 4.

УДК 56:591 (119:478.9)

Фауна и биоценозы позднего кайнозоя Молдавии. Давид А. И., Негадаев-Никитов К. Н. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 55—60.

Дано обоснование целесообразности комплексного исследования фауны и биоценозов позд-

него кайнозоя Молдавии. Рассмотрены результаты изучения фауны (млекопитающих, моллюсков и остракод) и растений, воссозданы биоценозы раннего плейстоцена Нижнего Приднестровья, разработаны формализованные модели палеобиоценозов. Библиогр. 12.

УДК 551.584

К оценке агроклиматических ресурсов территории Молдавии. Константинова Т. С. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 61—67.

Приводятся результаты исследований влияния климатических условий отдельных межфазных периодов на урожайность различных по спелости гибридов кукурузы. Описаны подходы оценки агроклиматического потенциала территорий с пересеченным рельефом. Табл. 2, библиогр. 4., ил. 4.

УДК 541.49:546.733:547.497.2

Координационные соединения родия(III) с тиосемикарбазонами бензоилмуравьиной и глиоксалево-кислот. Гербазу Н. В., Вережан А. В., Болога О. А., Шкурпелю А. И. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 68—71.

Приведены данные по синтезу и исследованию координационных соединений родия(III) с тиосемикарбазонами, содержащими карбоксильную группу. В зависимости от pH среды выделены два типа соединений $[Rh(HL)_2]Cl \cdot 2H_2O$ и $NH_4[RhL_2] \cdot H_2O$, где $H_2L = H_2NC(S)NHNC(=O)OH$ — тиосемикарбазон глиоксалево-кислот соответственно ($R = H, CH_3, C_6H_5$). Установлено, что при комплексообразовании лиганды используют набор донорных атомов (N, S, O) и располагаются в двух взаимно перпендикулярных плоскостях. Исследованы процессы термической диссоциации на воздухе и в инертной атмосфере, кинетика процессов разложения комплексов в неизотермических условиях и рассчитаны кинетические параметры. С помощью СКР-спектров изучено распределение электрон-

ной плотности при образовании связи металл—лиганд. Табл. 2, библиогр. 13, ил. 1.

УДК 543.422.27:546.712

Комплексообразование марганца(II) с аминокислотами. Батыр Д. Г., Исак В. Г., Берсукер Г. И., Аботару Л. Ф., Кильминин С. В., Шамес А. И. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 71—74.

Разработан теоретический метод расчета констант устойчивости комплексных соединений на основе известных значений равновесных концентраций ионов металла. На примере координационных соединений марганца(II), равновесная концентрация которого определялась методом электронного парамагнитного резонанса, рассчитаны константы устойчивости его комплекса с глицином и проведено сравнение полученных результатов с литературными данными. Табл. 1, библиогр. 8, ил. 1.

УДК 541.128

Квантово-химическое исследование структуры транс-диборатных комплексов хрома(III) и скандия(III) с тетраазамакроциклическим лигандом — $[14]anN_4$. Будников С. С., Горбачев М. Ю., Берсукер И. Б. Известия Академии наук Молдавской ССР. Серия биологических и химических наук, 1987, № 5. С. 75—78.

На основе расчета электронной структуры транс-диборатных комплексов Cr(III) и Sc(III) с тетраазамакроциклическим лигандом — $[14]anN_4$ модифицированным методом ППДП показано, что наиболее предпочтительный способ координации анионов $[BH_4]^-$ на аксиальной оси — формирование протяженной пятицентровой связи $B-H-Me-H-B$ ($Me = Cr, Sc$). Основным фактором, влияющим на устойчивость исследованных комплексов, является сохранение при данном способе координации электронного распределения на $3d-4f$ металлов сформированного в комплексе металла-комплексообразователя с насыщенным макроциклическим лигандом в отсутствие аксиальных лигандов. Табл. 4, библиогр. 9.

КИШИНЕВ «ШТИНЦА» 1987

Редактор Л. Д. Танасевская
Обложка художника Н. А. Абрамова
Художественный редактор Э. Б. Мухина
Технический редактор В. В. Марин
Корректоры О. А. Жеру, Н. Ю. Кирьякова

Сдано в набор 17.09.87. Подписано к печати 15.10.87. АБ03503. Формат 70×108^{1/16}.
Бумага типографская № 1. Литературная гарнитура. Печать высокая. Усл. печ.
л. 7,0. Усл. кр.-отт. 9,1. Уч.-изд. л. 7,15. Тираж 720. Заказ 1234. Цена 95 коп.

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

Адрес редколлегии: 277028, Кишинев, ул. Академика Я. С. Гросула, 1, тел. 21-77-06.

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