

3/5-1
570
41

ISSN 0013—2144

EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA
TOIMETISED

ИЗВЕСТИЯ

АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР

PROCEEDINGS

OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE ESTONIAN SSR

**BIOLOGIA
БИОЛОГИЯ**

BIOLOGY

35 | 3

1986

SISUKORD

<i>Rein Teinberg</i> . Pullide geneetilise väärtuse hindamise mõningad teoreetilised põhimõtted ja praktilised tulemused. <i>Resümee</i>	188
<i>Jüri Vaiga, Siiri Vaiga</i> . Valkude ja nukleiinhapete fraktsioonilise koosseisu muutused tibu segatüüpi skeletilihase ontogeneesis. <i>Resümee</i>	192
<i>Tiit Paaver</i> . Donaldsoni vikerforelli valkude geneetilise muutlikkuse madal tase. <i>Resümee</i>	197
<i>Aare Kuusik, Luule Metspalu, Külli Hiiesaar, Tiit Kaal, Öie Haldre, Evi Pihu, Enok Sein</i> . Vastse lisakasvujärgu esilekutsumine vahaleedikul (<i>Galleria mellonella</i>) juvenoidide ja ekdisoidide abil nende bioaktiivsuse määramiseks. <i>Resümee</i>	205
<i>Erika Mägi</i> . Teraviljade mõjust kaera-kiduussi <i>Heterodera avenae</i> Wollenweberi paljunemismääradele. <i>Resümee</i>	212
<i>Vello Jaaska</i> . Nisu tüüpi sünteetiliste amfidiploidide isoensüümanalüüs. <i>Resümee</i>	220
<i>Malle Mandre, Jüri Martin, Alla Kangur, Liivi Laur, Elvi Pihlakas</i> . Füsioloogilise biokeemilistest aspektidest põllukultuuride reageerimisel tehnogeensele koormusele. <i>Resümee</i>	232
<i>Hella Kink</i> . Põhja-vee ratsionaalne kasutamine ja kaitse Eesti NSV põllumajandusmaastikel. <i>Resümee</i>	244
<i>Aada Teedumäe</i> . Eesti lubjakivide ja dolomiitide kasutusvõimalustest põllumajanduses. <i>Resümee</i>	250

ÜLEVAATEID

<i>Hugo Remmelg</i> . Kalakasvatuse probleemid vabariigi siseveekogudes	252
<i>Urmas Sutrop</i> . Noorteadlaste konverents Harkus	253



© Kirjastus «Perioodika», ENSV TA Toimetised. Bioloogia, 1986

TOIMETUSKOLLEGIUM: ENSV TA akadeemikud H. Haberman, E. Parmasto (esimees) ja A. Pung, ENSV TA korrespondentliige H. Simm (aseesimees), bioloogiadoktorid A. Laisk, U. Margna ja O. Priilinn, bioloogiakandidaadid J. Martin ja M. Saarma. Toimetuse aadress: 200105 Tallinn, Estonia pst. 7. Tel. 605-792.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ: академики АН ЭССР Э. Пармasto (председатель), А. Пунг и Х. Хаберман, член-корреспондент АН ЭССР Х. Симм (зам. председателя), доктора биологических наук А. Лайск, У. Маргна и О. Прийлинн, кандидаты биологических наук Ю. Мартин и М. Саарма.

Адрес редакции: 200105 Таллин, бульвар Эстония, 7. Тел. 605-792.

Ajakiri ilmub kord kvartalis.

Журнал выходит один раз в квартал.

Peatoimetaja M. Raudsepp. Toimetajad L. Sein ja K. Adamson, tehniline toimetaja V. Holtmann, korrektor N. Kudrina.

Сдано в набор 20/III 1986. Подписано в печать 21/VII 1986. Печатная бумага 70×108/16. Печ. л. 5,25+0,125 вкл. Усл. печ. л. 7,53. Уч.-изд. л. 8,61. Тираж 670. МВ-07219. Заказ № 1489. Типография им. X. Хейдеманна, Тарту, Юликооли 17/19. I. Издательство «Периодика». Таллин, Пярнуское шоссе, 8.

Материалы этого номера представлены Комиссией по научным основам Продовольственной программы при Президиуме Академии наук Эстонской ССР.

Общим собранием Академии наук Эстонской ССР в октябре 1982 года были определены основные направления и проблемы исследований научных учреждений академии по выполнению заданий Продовольственной программы СССР, одобренной на майском (1982 г.) пленуме Центрального Комитета КПСС. В настоящее время институты академии сосредотачивают значительное внимание, силы и средства на решении проблем повышения продуктивности сельского хозяйства. Исследования ведутся по разработке научных основ рационального использования земельных и водных ресурсов, по биологическим методам защиты растений от вредителей и болезней, по генетическим основам селекции сельскохозяйственных растений и животных, а также по разработке сохраняющих белок консервантов силоса и другим проблемам.

В Академии наук ЭССР рассмотрены возможности расширения исследований по увеличению производства кормового белка — соответствующие предложения переданы Агропромышленному комитету ЭССР. Определенная работа проводится по экономическому, социальному и правовому обеспечению Продовольственной программы. Так, ученые нашей академии активно участвовали в разработке предложений по совершенствованию системы управления и хозяйственного механизма функционирования АПК на союзном, республиканском и районном уровнях. Ведущие ученые академии являются членами научно-технического Совета АПК Эстонской ССР, а также членами других советов и комиссий системы АПК. Академией наук ЭССР совместно с ВАСХНИЛ проведены совещания по научным проблемам реализации Продовольственной программы для выяснения резервов растениеводства и животноводства.

На заседаниях Президиума Академии наук Эстонской ССР рассмотрены ход выполнения научно-исследовательских работ по задачам Продовольственной программы, меры по дальнейшему развитию научно-исследовательских и опытно-конструкторских работ по растениеводству в научных учреждениях академии, а также дополнительные меры, направленные на ускорение научно-технического прогресса в АПК Эстонской ССР.

Первый этап реализации Продовольственной программы пройден. Завершены и обобщены намеченные на XI пятилетку исследования в научных учреждениях Академии наук ЭССР. Ряд результатов успешно используется на практике или передан для внедрения. В настоящем номере журнала часть их найдет отражение. XXVII съезд Коммунистической партии Советского Союза определил задачи на современном уровне и дал конкретные и четкие указания по участию в выполнении крупных программ, в том числе Продовольственной программы. Задача ученых Академии наук ЭССР — существенно увеличить свой вклад в исследования и практические разработки по этой важной для нашей страны программе, а также повысить точность координации и интенсивность совместных работ академии с республиканскими и союзными организациями.

К. К. РЕБАНЕ,

Президент Академии наук Эстонской ССР

Оскар ПРИИЛИНН, Эраст ПАРМАСТО

ОСНОВНЫЕ ИТОГИ НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ, НАПРАВЛЕННЫХ НА РЕШЕНИЕ ВАЖНЕЙШИХ ЗАДАЧ ПРОДОВОЛЬСТВЕННОЙ ПРОГРАММЫ

В XI пятилетке научными учреждениями Академии наук Эстонской ССР достигнуты значительные успехи в выполнении исследований по Продовольственной программе СССР. Претворяя в жизнь решение Общего собрания Академии наук Эстонской ССР от октября 1982 года о задачах по выполнению Продовольственной программы, научные учреждения академии разработали и передали для внедрения несколько десятков предложений и рекомендаций, реализация которых способствует повышению продуктивности растениеводства и животноводства. Остановимся на некоторых из них.

В Институте геологии разработана методика сравнительной оценки состояния системы почва—поверхностная вода—грунтовая вода в переувлажненных условиях нечерноземной зоны, и выявлены возможности успешного развития сельского хозяйства в этих условиях с возможно меньшим ущербом для окружающей среды (Х. Кинк и др.). В Таллинском ботаническом саду (Ю. Мартин и др.) разработаны методические основы экологической оценки состояния окружающей среды. Полученные геологами и экологами результаты служат основой эффективного использования земельного фонда и применяются в проектных организациях и непосредственно в хозяйствах республики.

Исследования по почвенной микробиологии с точки зрения сохранения и повышения плодородия почв ведутся в Институте экспериментальной биологии, где изучены строение и функционирование микробных сообществ почв в условиях интенсивного земледелия при разных режимах внесения минеральных удобрений. На основе этих исследований разработано методическое руководство индикации денитрифицирующей способности почвы. Метод позволяет выявить отрицательные последствия высоких доз азота и может быть рекомендован к применению для установления оптимальных норм вносимых минеральных удобрений (О. Рыс, Л. Мурдам и др.).

Залог повышения продуктивности растениеводства — рациональное применение минеральных удобрений. В связи с открытием и планируемым освоением крупного Раквереского фосфоритного месторождения институты АН ЭССР включились в выполнение республиканской комплексной научно-технической программы «Рациональное использование фосфоритных месторождений ЭССР» (рук. М. Вейдерма). Проводятся работы по геологии и экономике освоения этих месторождений, а также по определению и прогнозированию влияния горных работ на состояние окружающей среды и по разработке природоохранных мероприятий. Важным достижением в этой области является освоение производства качественного фосфоритного концентрата и двойного суперфосфата из фосфоритов Маардуского месторождения. С целью обеспе-

чения сельского хозяйства республики сложными удобрениями, имеющими оптимальное соотношение питательных компонентов, анализируются возможности получения таких удобрений из фосфоритов ЭССР. Результаты используются в ПО «Сланцехим» им. В. И. Ленина.

В последние годы большое внимание стали уделять исследованиям по защите растений, в частности биологическим методам борьбы с вредителями и болезнями сельскохозяйственных посевов. Так, в Институте химии разработана технология и составлена проектная документация для организации на Опытном заводе Института химии опытного производства новых феромонных средств для борьбы с шелкоунами, а также инсекто-гормональных препаратов для борьбы с вредителями защищенного грунта (К. Лээте и др.). Два феромонных препарата переданы в государственное испытание. Они испытывались на 45 опытных станциях защиты растений в РСФСР, на Украине, в Молдавии, Латвии, Эстонии — на площади 400 тыс. га.

В Институте зоологии и ботаники разработана оригинальная методика лабораторного определения действия ювеноидов на физиологическое состояние и развитие насекомых — паразитов растений. Изучены десятки синтезированных в Институте химии препаратов, в том числе высокоэффективный препарат стерилизующего действия ювеноид АЮГ-80А, и рассмотрены возможности применения его в борьбе с тепличной белокрылкой — опасным вредителем тепличных культур. Установлены оптимальные концентрации растворов для обработки, а также степень фитотоксичности различных концентраций препарата. Выявлены физиологические механизмы репродуктивной диапаузы шелкоунов и возможности применения феромонных ловушек для прогноза их численности в Эстонии и сроков полета, а также основные типы полета самцов шелкоунов на феромонный источник, определено соотношение числа феромонных ловушек и количества личинок на единицу площади земли для прогноза численности шелкоунов (А. Куузик и др.).

Сотрудники Института зоологии и ботаники в тесном сотрудничестве с учеными Йыгеваской селекционной станции выявили ряд нематодоустойчивых сортов картофеля, ячменя и овса. Они установили, что в Эстонии встречается только один поражающий картофель тип нематоды — Ro 1, на борьбу с которым и были успешно направлены усилия ученых (Э. Кралль и др.).

Продолжается развитие общей теории паразитоустойчивости растений. Установлено (А. Рийспере и др.), что в основе гостальной специфичности паразитов растений лежит адаптация их пищеварительных энзимов к макромолекулярному составу растительных тканей. Среди расщепляющих энзимов особое место занимают протеолитические ферменты, обладающие высокой специфичностью к субстрату. Устойчивость тканей растений обусловлена изменениями в нативной структуре белков.

В Институте экспериментальной биологии выработана методика повышения концентрации диагностических вирусных антисывороток путем выделения, очистки и концентрирования гамма-глобулиновой фракции (антител) антисыворотки. Институт продолжает изготавливать и передавать хозяйствам АПК республики антисыворотки против важнейших вирусов картофеля в объеме, позволяющем проведение одного миллиона анализов. Исходный материал для семеноводства картофеля в республике, оздоровленный методами термотерапии и апикальномеристой культуры в лаборатории оздоровления сельскохозяйственных культур и биотехнологии Эстонского научно-исследовательского института земледелия и мелиорации, проверяется вирусологами Института экспериментальной биологии в отношении зараженности вирусами (У. Хёдреярв, М. Агур и др.). Для выведения новых свободных от

вирусов сортов картофеля был изучен используемый в селекционной работе исходный материал, из которого было выделено 12 свободных от вирусов семян (А. Тийтс). Они переданы Йыгеваской селекционной станции для использования в селекции.

Новые методы для определения вирусов картофеля разрабатываются в Институте химической и биологической физики. Здесь выделены моноклональные антитела для диагностики вирусов X, Y, S и M картофеля (М. Саарма и др.). Результаты внедряются в колхозе Ярва-Яани Пайдеского района ЭССР.

Большой урон зерновому хозяйству, как известно, приносят грибные заболевания. Защита хлебных злаков от них все еще относится к числу нерешенных биологических проблем. В Институте экспериментальной биологии совместно с Всесоюзным институтом растениеводства им. Н. И. Вавилова установлена генетическая природа устойчивости к бурой ржавчине у более чем 140 сортов и образцов мягкой яровой пшеницы, причем обнаружено, что устойчивость к заболеванию у большинства генотипов контролируется одним геном — Lr 23 (Х. Пеуша и др.). Выявлен новый эффективный ген устойчивости — Lr Н. Методические указания по созданию устойчивых к бурой ржавчине сортов мягкой яровой пшеницы переданы через ВАСХНИЛ всем селекционным центрам СССР.

В Институте экспериментальной биологии доказана перспективность использования в селекционной работе дикого вида пшеницы *Triticum militinae* для повышения устойчивости мягкой пшеницы к грибным заболеваниям. Полученные методом хромосомной технологии устойчивые к болезням линии будут переданы Всесоюзному институту растениеводства для дальнейшего использования (Т. Шнайдер).

В Институте зоологии и ботаники продолжается изучение эволюционной изменчивости ферментов у хозяйственно-важных родов бобовых и злаков с целью выявления их генетических ресурсов. Установлено, что изоферментный анализ аспартат-аминотрансферазы может быть использован маркерами в селекции многолетнего люпина (Велло Яаска, Вильве Яаска).

Одной из мало изученных и сложных проблем в селекции зерновых культур является наличие отрицательных корреляций между хозяйственно-важными признаками. В Институте экспериментальной биологии обнаружено, что в результате химического мутагенеза существенно изменяются естественные коррелятивные связи, препятствующие отбору перспективного селекционного материала по полезным признакам. На основе химического мутагенеза разработан комплекс эффективных приемов для преодоления у зерновых культур нежелательных корреляций между некоторыми парами важных селекционных признаков (О. Прийлинн). Полученные на основе многолетних исследований более продуктивные, устойчивые к болезням и с высоким качеством зерна, мутантные линии пшеницы, ячменя и ржи переданы научно-исследовательским институтам и селекционным станциям страны для использования в селекционной работе (О. Прийлинн, Т. Орав, Х. Реммельг и др.).

Ряд полезных для производства результатов получен учеными Академии наук Эстонской ССР в области фотосинтеза. Разработанные в Институте физики методы лазерной спектроскопии позволяют с высокой точностью оценить скорость переноса энергии возбуждения между молекулами хлорофилла и определить эффективность первичных процессов фотосинтеза (К. Ребане, Р. Авармаа и др.). Результаты экспериментальных исследований и математического моделирования процессов газо- и водообмена, полученные в Институте астрофизики и физики атмосферы, позволяют сделать некоторые важные выводы отно-

сительно факторов, лимитирующих фотосинтез и рост растений (А. Лайск, Х. Молдау и др.). В Институте экспериментальной биологии разработан принципиально новый подход к количественной оценке состояния биохимической системы ассимиляции углерода при разных сочетаниях условий внешней среды (О. Кээрберг и др.). Все эти исследования направлены, в итоге, на создание комплексной теории фотосинтетической деятельности растений — процесса, лежащего в основе продуктивности сельскохозяйственных культур. Уже сейчас некоторые из этих исследований дают немалый экономический эффект. Внедрение предложений Института экспериментальной биологии по улучшению фотосинтетической деятельности тепличных растений путем регулирования микроклимата в оранжереях позволило в тепличных хозяйствах Эстонии существенно повысить продуктивность и качество овощных и цветочных культур (А. Паэ). Методы дистанционного зондирования посевов, разработанные в Институте астрофизики и физики атмосферы, дают возможность в широком масштабе оценить состояние сельскохозяйственных культур и прогнозировать урожай зерновых за месяц до уборки (Ю. Росс и др.). Весьма перспективными для решения актуальных задач биотехнологии и ветеринарии являются приборы лазерной диагностики, разрабатываемые в Институте физики.

В СКБ вычислительной техники Института кибернетики разработана и в совхозе Саку внедрена автоматическая система регулирования температуры и влажности зерна в шахтных зерносушилках (Ю. Уммер).

Ведущей отраслью сельского хозяйства Эстонской ССР в соответствии с ее природными особенностями является молочное животноводство. Поставлена задача по максимальному обеспечению потребности крупного рогатого скота полноценными пастбищными и полевыми травами при минимальном расходе зерна. На решение этого вопроса в течение последних десяти лет направлены совместные усилия ряда научных работников Академии наук Эстонской ССР и Эстонского НИИ земледелия и мелиорации, опубликовавших серию статей во всесоюзной и республиканской печати (И. Эйхфельд, Р. Тоомре, Х. Олдер). Поднятые ими вопросы кормодобывания, особенно вопросы развития культурных пастбищ для крупного рогатого скота, являются актуальными для всей Нечерноземной зоны Советского Союза. Внедрение рекомендуемых мероприятий позволяет успешно решить одну из сложнейших проблем животноводства — проблему кормового белка. Это одновременно дает возможность более рационально использовать ресурсы зерна.

Для получения сбалансированных протенном кормовых рационов Институтом экономики предлагается внедрить мобильную технологию производства белковых кормов с использованием разнообразных белковых отходов промышленности и других источников. На основании анализа разработанной модели производства кормового белка проведены балансовые расчеты и технико-экономические обоснования сделанных предложений (В. Аасмяэ).

Для дальнейшего увеличения производства растительного белка требуется улучшить семеноводство кормовых растений, богатых белками. С этой целью в Институте зоологии и ботаники изучаются возможности использования диких пчел-одиночек для опыления люцерны. Разработаны специальные гнездилища с целью увеличения их численности (В. Маавара, А. Мартин и др.).

В Институте зоологии и ботаники создана крупная коллекция чистых культур дереворазрушающих грибов — перспективных продуцентов кормовых белков из отходов переработки древесины. Десятки отобранных штаммов грибов переданы ВНИИ гидролиз для проведения

полупромышленных опытов, а ряд штаммов — Институту химии древесины АН Латвийской ССР для проведения опытов по использованию отходов целлюлозной промышленности. Производство кормовых белков с использованием мицелиальных грибов является новым перспективным направлением, развитие которого позволяет избежать загрязнения среды при производстве белковой массы (Л. Ярва, Э. Пармасто и др.).

Планируется реорганизация грибного хозяйства лесов Эстонии; составляется справочник по съедобным и ядовитым дикорастущим грибам республики (К. Каламезс, М. Власма).

Для повышения продуктивности животноводства большое значение имеет широкое использование результатов генетических исследований молочного скота. Так, метод селекционных индексов, разработанный генетиками животных Института экспериментальной биологии, в 1985 г. внедрен во всех 158 племенных хозяйствах республики (около 100 тыс. коров). Применение этого метода повышает эффективность селекции молочного скота в 1,5 раза (обычный отбор дает 1%, а по селекционному индексу — 1,5%). Успешно внедряются в хозяйствах республики также новые программы ЭВМ по оценке генетической ценности быков-производителей (Р. Тейнберг).

Важное значение для выявления резервов в животноводстве имеют также физиологические исследования. Физиологи Института экспериментальной биологии, изучая механизмы взаимосвязанности регуляторного воздействия щитовидной железы и надпочечников у жвачных животных на сердечно-сосудистую систему, показали, что одним из факторов адаптации к стрессовым ситуациям окружающей среды является активация центральных регуляторных механизмов. Увеличивая синтез и выделение тормозных факторов (серотонин и др.), можно содействовать адаптации организма жвачных животных к стрессовым ситуациям, наблюдаемым при содержании их в условиях крупных животноводческих комплексов, и направлено воздействовать через гормональные адаптивные механизмы на стрессовые состояния животного организма. Достигнутые результаты свидетельствуют также о необходимости введения в практику животноводства лимфотропного метода лечения ряда бактериальных заболеваний (Х. Айнсон). В результате изучения эффективности использования корма бройлерными цыплятами предложены рационы подкормки с физиологически обоснованным содержанием незаменимых аминокислот в белке (Т. Мянд).

В Институте химии разработан и в опытное производство внедрен лечебный препарат простагландин $\text{PGF}_2\alpha$. Этот биологически активный препарат используется для регуляции половых циклов у сельскохозяйственных животных и лечения послеродовых воспалений. Также разработан метод химического синтеза нового лутеолитического препарата. Препарат передан для широкого испытания в хозяйства республики с целью синхронизации случки у коров (Ю. Лилле).

Для нужд животноводства в Институте химической и биологической физики в сотрудничестве с сельскохозяйственными научными учреждениями разработана технология производства новых эффективных видов консервантов травяных кормов (Э. Липпмаа и др.).

В Институте кибернетики и в его СКБ вычислительной техники разработана автоматическая система управления производством, которая внедрена на Пайдеском молочном комбинате (Р. Хавел). Разработана автоматическая система составления рационов кормов и распределения их животным (Ю. Шарашкин), которая используется на крупной ферме опытного хозяйства «Эрика» Эстонской сельскохозяйственной академии.

Благодаря внедрению рекомендаций ученых Института зоологии и ботаники оз. Виртсъярв стало водоемом с образцовым промыслом цен-

ных видов рыб. В 1986 г. Совету Министров ЭССР передано научно обоснованное предложение развития рыбного хозяйства Псковско-Чудского озера. Осуществление разработанного плана позволит довести годовой улов в денежном выражении до 2—3 млн. руб. Разработаны рекомендации по развитию рыбного хозяйства Нарвского водохранилища, Валгаского рыбхоза и ряда более мелких озер (Э. Пиху, А. Мяэметс, К. Кангур и др.). Выявлены перспективы селекции прудовых рыб в Эстонии; установлено, что наиболее подходящей породной группой карпа для прудов республики является антсласко-ропшинский гибрид (Х. Хаберман, Т. Паавер, К. Лаугасте и др.).

Определенный интерес представляют результаты исследований электрификации сельского хозяйства. Так, в Институте термофизики и электрофизики разработан конкретный прогноз электропотребностей сельских районов Эстонской ССР. Уточнены методологические основы выявления оптимальных направлений развития энергетики в сельских местностях, где энергетические системы рассматривались как часть региональных эколого-социальных экономических систем. Разработан метод оценки технических возможностей и экономической эффективности использования провальной мощности электростанций для выработки дополнительной электроэнергии в целях аккумуляторного электротеплоснабжения (Х. Барабанер, Ф. Коварская).

В Институте экономики дан прогноз развития сельского хозяйства республики до 1990 года, разработаны предложения по комплексному развитию материально-технической базы агропромышленного комплекса и выдвинуты основные направления научно-технического прогресса в растениеводстве и животноводстве (Я. Сепп и др.). Под руководством Р. Отсасона разработан и представлен директивным органам проект комплексного усовершенствования хозяйственного механизма в системе АПК. В Институте экономики разработаны также предложения для внутрихозяйственного хозяйственного хозяйствования, они рекомендованы АПК Эстонской ССР для внедрения в хозяйствах республики (Х. Паюпуу).

XXVII съезд Коммунистической партии Советского Союза поставил перед учеными новые задачи на современном уровне. Подчеркнуто, что главным рычагом интенсификации народного хозяйства служит кардинальное ускорение научно-технического прогресса, широкое внедрение техники новых поколений, принципиально новых технологий, обеспечивающих наивысшую производительность и эффективность. Предусматривается глубокая реконструкция народного хозяйства на основе новейших достижений науки и техники, перестройки хозяйственного механизма и системы управления.

Исходя из основных направлений экономического и социального развития СССР, одобренных на XXVII съезде КПСС, в агропромышленном комплексе в ближайшие годы предстоит обратить особое внимание на лучшее использование всех ресурсов, в особенности земельного и генетических фондов, а также на широкое внедрение биологических и биотехнологических методов. В научных исследованиях по биологическим наукам на первый план выдвинуто изучение генетического аппарата микроорганизмов, растений и животных, а также разработка методов генной и клеточной инженерии. Основной задачей научных исследований по биотехнологии является изучение возможностей культивирования живых клеток микроорганизмов, растений и животных для получения самой биомассы и продуктов жизнедеятельности этих организмов в интересах медицины, сельского хозяйства и промышленности. Ответственные задачи в этой области ставятся перед новым учреждением Академии наук Эстонской ССР — Биоцентром по генной и клеточной технологии.

Важной сферой применения результатов исследований по биотехнологии должно стать кормопроизводство. Многие хозяйства республики уже имеют в этой области положительный опыт. Широкое внедрение методов биотехнологии в кормопроизводстве обещает значительный экономический эффект.

Перед коллективами научных учреждений Академии наук Эстонской ССР первостепенной задачей является дальнейшее развитие исследований, способствующих ускорению научно-технического прогресса и интенсификации сельскохозяйственного производства. В связи с этим необходимо расширить совместные с сельскохозяйственными научными учреждениями исследования по важнейшим фундаментальным и прикладным направлениям науки. Опыт творческого содружества Академии наук с учреждениями ВАСХНИЛ и АПК служит основой дальнейших успехов по укреплению связи науки с практикой сельского хозяйства. Планы научно-исследовательских работ на ближайшие годы составлены на основе требований, поставленных перед наукой XXVII съездом Коммунистической партии Советского Союза.

*Комиссия по научным основам
Продовольственной программы при
Президиуме Академии наук Эстонской ССР*

Поступила в редакцию
31/III 1986

*Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР*

*Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР*

УДК 636.081.1

Рейн ТЕЙНБЕРГ

НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ И ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ОЦЕНКИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ БЫКОВ-ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ПО ПОТОМСТВУ

При существующих ныне в мире условиях разведения молочного скота (крупномасштабная селекция, применение искусственного осеменения с глубокозамороженной спермой относительно малого количества быков) самый существенный вклад в генетический прогресс популяции ожидается от точности оценки племенной ценности быков-производителей и от повышения интенсивности их селекции. Исследования Я. Ренделя и А. Робертсона (Rendel, Robertson, 1950) показали, что при искусственном осеменении от селекции отцов быков зависит 43% генетического прогресса популяции молочного скота, от селекции отцов коров — 18%, от селекции матерей быков — 33% и от селекции матерей коров — только 6%. Следовательно, 61% от общего генетического сдвига популяции по удою зависит от правильной селекции быков (отцов будущих быков и коров). Опубликованы еще более высокие цифры: 77% (Skjervold, Langholz, 1964) и 80% (Simon, 1970). Если учесть, что эффект селекции матерей будущих быков также осуществляется через быков, суммарный вклад от селекции быков-производителей в популяцию молочного скота достигает 90—95%. Это объясняет повышенное внимание на объективную оценку племенной ценности и точную селекцию быков-производителей в молочном скотоводстве, а также составление более точных методов оценки. Положения не меняет даже использование метода трансплантации эмбрионов — ожидаемого эффекта можно достигнуть лишь при помощи высокопродуктивных доноров зигот — матерей будущих быков-производителей. Наши теоретические расчеты показали (Тейнберг, Каск, 1985), что только при резком повышении интенсивности селекции среди коров-доноров (уменьшение доли отселектированных матерей будущего поколения от 90% до 10%, матерей быков от 6% до 1%, получение от одного донора в среднем 10 телят за год) можно ожидать сдвиг суммарного генетического уровня на 30%. К сожалению, такое повышение интенсивности отбора среди матерей пока невозможно, в лучшем случае мы можем ожидать генетического сдвига в пределах 10%. Повышение же интенсивности селекции быков может более существенно повысить эффективность селекции в целом.

Следует иметь в виду, что племенную ценность производителя наиболее точно можно оценить только через оценку его потомства. Точная оценка по предкам, боковым родственникам или по собственному фенотипу быка невозможна. Получить предварительные, приблизительные данные можно лишь в случае, когда имеется оценка отца быка по потомству. Приведем некоторые теоретические расчеты.

Точность оценки истинной племенной (генетической) ценности выражает корреляция между истинной племенной ценностью и данными фенотипического признака у самого животного или у его родственников (Le Roy, 1960; Pirchner, 1979)

$$r_{IA} = \sqrt{\frac{r_G^2 \cdot n \cdot h^2}{1 + (n-1)R}}, \quad (1)$$

где r_G — коэффициент генетического родства между оцениваемым животным и измеряемым фенотипическим признаком животного; n — количество зарегистрированных данных; h^2 — коэффициент наследуемости признака; R — коэффициент повторяемости признака при наличии данных нескольких периодов продуктивности.

Если племенная ценность животного оценивается по его продуктивности за один период лактации $r_{IA} = \sqrt{h^2}$, то при наличии n периодов

$$r_{IA} = \sqrt{\frac{nh^2}{1 + (n-1)R}},$$

причем $r_G = 1$.

Так, точность оценки племенной ценности коровы по количеству молочного жира за одну лактацию $r_{IA} = h = \sqrt{h^2} = \sqrt{0,25} = 0,5$, если $h^2 = 0,25$, $R = 0$, а за три лактации

$$r_{IA} = \sqrt{\frac{3 \cdot 0,25}{1 + (3-1)0,4}} = 0,645,$$

если $R = 0,4$.

Для выведения селекционной ценности быка используется оценка молочной продуктивности его предков, боковых родственников и потомства (дочерей-полусестер). При оценке n дочерей быка, формула (1) принимает вид (так как генетическое родство между полусибсами по отцу $r_G = 0,25$):

$$r_{IA} = \sqrt{\frac{0,25nh^2}{1 + (n-1)r_{HS}}} = \sqrt{\frac{n}{n+a}}, \quad (2)$$

где фенотипическая корреляция между дочерьми одного быка (r_{HS}) при одинаковых условиях среды равняется.

$$r_{HS} = r_G \cdot h^2 = 0,25 \cdot 0,25 = 0,0625,$$

а величина $a = \frac{4-h^2}{h^2} = 15$ (при $h^2 = 0,25$).

При наличии 10 потомков точность оценки генотипа быка равняется

$$r_{IA} = \sqrt{\frac{0,25 \cdot 10 \cdot 0,25}{1 + (10-1)0,0625}} = 0,632 \text{ (или } 63,2\%),$$

при наличии 100 дочерей точность оценки повышается до 0,933 (93,3%).

Аналогичные вычисления показывают, что при 50 потомках точность оценки генетической ценности быка по количеству молочного жира равняется 0,877, при 70 дочерях — 0,907 и при 80 потомках — 0,918. Для объективной оценки быка по количеству молочного жира за лактацию достаточно данных 70—80 дочерей.

Если при оценке племенной ценности быка по 100 дочерям мы имеем и данные трех лактаций матери, трех лактаций матери матери, 100 дочерей отца матери и 100 дочерей отца, точность оценки повышается незначительно — только на 0,01 ($r_{IA}=0,94$) по сравнению с оценкой только 100 дочерей.

Теоретические расчеты показывают, что точную оценку общей племенной ценности быка можно дать по удою или по количеству молочного жира или белка ($h^2 \approx 0,25$) его дочерей, число которых должно быть не менее 70—100. При более высокой наследуемости признака (например, $h^2 \approx 0,5$) число дочерей может быть уменьшено до 50 (точность оценки $r_{IA}=0,937$), а при высокой степени наследуемости признака достаточно данных 30 дочерей ($r_{IA}=0,93—0,95$ при $h^2 \approx 0,7—0,8$).

По данным предков, точность оценки быка является недостаточной. Например, при наличии данных 100 дочерей отца, 100 дочерей отца матери, трех лактаций у матери и трех лактаций у матери матери, точность оценки достигает только 0,59.

На практике, однако, нельзя неограниченно повышать число проверяемых дочерей быков, а также число проверяемых быков, так как размер реальной популяции (число животных) является ограниченной величиной. Следует учесть, что максимальный генетический прогресс в популяции достигается точной оценкой быков, с одной стороны, и оптимальной интенсивностью селекции среди проверяемых быков, с другой. Если количество коров, осеменяемых спермой молодых быков стабильно, увеличение количества дочерей приведет к уменьшению числа проверяемых быков. Следовательно, с увеличением точности оценки племенной ценности (r_{IA}) одновременно снижается интенсивность селекции среди проверяемых быков (i), что в свою очередь снижает ожидаемый генетический прогресс в популяции. И наоборот, уменьшение числа дочерей проверяемых быков (n) хотя повышает интенсивность селекции среди быков, но снижает точность оценки их племенной ценности, что в свою очередь ведет к снижению генетического прогресса в популяции. Поэтому здесь следует вычислять оптимальное число 1) проверяемых быков, 2) потомков у быка, 3) коров, осеменяемых спермой молодых быков. Итак, генетический прогресс зависит как от коэффициента наследуемости признака (h^2), так и от величины банка спермы на проверенного быка.

Для установления оптимальной величины группы дочерей А. Робертсон (Robertson, 1957) рекомендует использовать т.н. соотношение проверки (англ. testing ratio), которое учитывает точность оценки быка по числу дочерей и интенсивность селекции по доле отселектированных быков.

Сейчас в эстонской черно-пестрой породе насчитывается 115 000 коров. Рекомендуемая доля коров, осеменяемых молодыми быками (N) составляет 30—60% (Skjervold, Langholz, 1964; Lindhe, 1968; Кузнецов, 1979, 1984; Басовский, 1983). Мы использовали 35%, т.е. около 40 000 коров. Для осеменения популяции планируется 25 лучших проверенных быков (S).

Соотношение проверки ($K=N/S$) в таком случае составляет

$$K = \frac{40000}{25} = 1600.$$

Доля отобранных для осеменения быков из проверенных (p) при $n \approx 100$ дочерей равняется

$$p = \frac{S}{N/n} = \frac{25}{40000/100} = 0,0625 \text{ или } 6,25\%.$$

Оптимальным количеством эффективных дочерей (ω) (Robertson, 1957) следует считать

$$\omega = K \cdot p = 1600 \cdot 0,0625 = 96,$$

которое вычисляется по формуле

$$\omega = \frac{n_d \cdot n_c}{n_d + n_c},$$

где n_d — число дочерей быка; n_c — число сверстниц. В нашем примере это соответствует в среднем 1000—3000 сверстницам (при наличии 100 дочерей у быка).

Оценка племенной ценности быков-производителей проводится не по одному признаку. Число селекционных признаков достигает десяти и больше. Разные модели селекционных индексов (СИ) (Басовский, 1983; Басовский, Прохоренко, 1984; Попов и др., 1984; Тейнберг, 1971, 1974; Тейнберг, Каск, 1980) помогают свести под один показатель (индекс) и дать комплексную оценку многим разным признакам животного. При использовании СИ суммарный генетический прогресс повышается в среднем в 1,5—2 раза (Завертяев, Волгин, 1984). Вопросы применения СИ нами рассмотрены раньше (Тейнберг, 1971, 1974, 1983), поэтому здесь мы не будем останавливаться на теоретических основах их вычисления. СИ использован нами для определения общей (суммарной) генетико-экономической ценности быков-производителей по средним данным их дочерей.

Материал и методика

Начиная с 1981 г. на станциях искусственного осеменения ЭССР нами проводится оценка по ценности дочерей быков-производителей эстонской черно-пестрой породы. При оценке применяется составленная нами единая система программ ЭВМ, в которую входят 7 основных и 35 подпрограмм (Teinberg, 1983). В качестве исходных данных используется молочная продуктивность коров племенных хозяйств I, II и III классов, записанная на магнитные ленты ЭВМ (ВЦ АПК ЭССР в Тарту и Саку). Ниже приводятся результаты оценки за 1983—1984 гг. Всего в 1983 г. оценили 85 быков и 7920 их дочерей, а в 1984 г. — 98 быков и 11 833 дочерей. Быки оценивались по методу сравнения их дочерей (минимальное число 10) со сверстницами внутри стада, а также по среднему СИ их дочерей. При оценке племенной ценности учитывали следующие селекционные признаки: удой за 305 дней лактации (1), содержание жира в молоке (2), количество молочного жира (3), содержание белка (4), количество белка (5), живую массу (6), скорость молокоотдачи (7).

Достоверность разницы между средними показателями дочерей быка и их сверстницами проверялась t -критерием

$$t = \frac{\bar{P}_d - \bar{P}_c}{s_0} \sqrt{\frac{n_d \cdot n_c}{n_d + n_c}},$$

где $\bar{P}_d$ — средняя по дочерям; $\bar{P}_c$ — средняя по сверстницам, а s_0 — средняя ошибка разности

$$s_0 = \sqrt{\frac{SS_d + SS_c}{n_d + n_c - 2}}.$$

Для оценки предсказанной разности, показывающей, на какую вели-

чину продуктивность будущих дочерей производителя будет выше или ниже средней продуктивности стада, разница по удою, количеству молочного жира и белка была умножена на коэффициент регрессии b_i (Кузнецов, 1982; Басовский, 1983)

$$b_i = \frac{w}{w + a},$$

где w — эффективное число дочерей.

Использованные СИ по семи признакам были следующие (Тейнберг, 1985):

$$\text{СИ} = 0,0018d_1 + 328,052d_2 + 0,965d_3 + 38,452d_4 + 4,655d_5 + \\ + 0,989d_6 + 70,825d_7$$

для хозяйств, где проводился контроль содержания белка молока (d_1 — d_7 — отклонения признаков у дочерей быка от среднего по сверстницам внутри стада), и

$$\text{СИ} = 0,074d_1 + 204,930d_2 + 2,553d_3 + 0,880d_6 + 55,671d_7$$

для хозяйств, где контроль отсутствовал.

Результаты исследования

При оценке племенной ценности быков-производителей эстонской чернопестрой породы учитывали только тех быков, у которых число эффективных дочерей было не менее 60 (как минимум, в четырех хозяйствах), разница в их удою по сравнению со сверстницами статистически достоверна ($P \leq 0,05$) и средний СИ свыше 50 баллов (таблица). За 1983—1984 гг. быками-лидерами оказались Марлон ЭСНФ 3402 и Грандбой ЭСНФ 3299. По среднему СИ они значительно опережают остальных быков. В 1984 г. высокие показатели СИ (свыше 100) были еще у Габриэля ЭСНФ 3460, Грегора ЭСНФ 3461 и Геро ЭСНФ 3626.

Анализируя данные таблицы, можно видеть, что ранг быка не совпадает с рангом его дочерей ни по их среднему удою по сравнению со сверстницами, ни по количеству молочного жира и белка за лактацию. Это происходит потому, что уровень содержания жира в молоке, как сильно наследуемый признак ($h^2 \approx 0,7$), оказывает особое влияние на СИ дочерей, как и повышение количества молочного жира.

По сравнению со сверстницами наибольшее повышение удою было у дочерей Габриэля, Грандбоя, Марлона и Грома, наивысшее количество молочного жира и белка — у дочерей Грандбоя, Марлона и Габриэля, самый высокий уровень количества молочного белка у дочерей Грома. Живую массу дочерей повысили Гренадер, Геро и Гром. Скорость молокоотдачи выше у дочерей Грандбоя, Грегора, Гренадера и Хассо.

От всего количества оцененных производителей названным* выше требованиям удовлетворяло в 1983 г. около 6% и в 1984 г. 12%. Следовательно, быков-лидеров в популяции бывает около 10%. Для достижения максимального генетического прогресса в популяции следует проверить по потомству как можно больше молодых быков.

Выводы

1. Точная оценка генетической ценности оптимального числа быков-производителей для станций искусственного осеменения является ключевым вопросом при повышении эффективности селекции молочного скота.

Оценка генетической ценности лучших быков-производителей эстонской черно-пестрой породы по данным их дочерей

Кличка и номер быка по ГПК	Номер лактации и число хоз-в	Число дочерей и сверст- ниц	Разница между дочерями и сверстницами							Средний СИ дочерей
			Удой, кг	Молоч- ный жир, кг	Содер- жание жира, %	Молоч- ный белок, кг	Содер- жание белка, %	Живая масса, кг	Скорость молоко- отдачи, кг/мин	
1983 год										
Марлон 3402	1-3	647	487	24,5	0,10	23,5	0,08	7,6	0,04	179,552
Грандбой 3299	9	3128	685	25,6	-0,03	16,2	-0,07	1,7	0,12	115,475
	24	6874	371	12,7	-0,05	12,5	-0,03	8,1	0,03	72,009
Фрико 3343	1-3	140	400	16,9	0,02	11,6	-0,02	-24,1	0,09	67,376
Фравар 3339	13	3766	483	10,6	-0,19	17,4	0,04	17,8	0,03	58,857
	3	108								
Гром 3519	4	616								
	1	83								
1984 год										
Марлон 3402	1-3	530	555	26,6	0,09	22,9	0,03	1,5	±0	172,114
Грандбой 3299	9	2810	748	29,8	-0,01	19,2	-0,07	3,5	0,05	138,011
	25	6976	909	23,8	-0,20	26,4	-0,05	6,6	-0,08	110,727
Габриэль 3460	1-3	266	411	16,3	0,02	—	—	12,5	0,22	102,709
Грегор 3461	9	2919	384	16,3	0,04	11,6	-0,02	19,7	-0,12	101,515
	1-3	370	388	8,8	-0,14	16,0	-0,06	25,0	0,11	78,852
Геро 3626	8	3189	489	13,9	-0,11	17,6	-0,04	2,8	0,02	73,780
	1	67	417	18,0	0,04	12,0	-0,03	-24,7	-0,07	65,626
Гренадер 3393	4	1033	293	8,6	-0,04	11,0	-0,02	4,0	0,07	61,339
	1-3	426	152	6,5	0,01	5,1	0,08	17,3	0,10	57,148
Гром 3519	9	3285	212	9,2	0,01	4,3	-0,02	9,5	0,11	53,948
	1-3	210	288	14,7	0,06	—	—	-9,1	-0,17	51,089
Фенол 3675	10	2593								
	1	63								
Фрико 3343	5	1127								
	1-3	138								
Брам 3526	13	4050								
	1-3	379								
Хассо 3522	8	2176								
	1-3	174								
Онааль 3333	7	2707								
	1-3	212								

2. Для достижения максимального генетического прогресса в популяции молочного скота следует оценивать по потомству в 6—10 раз больше молодых быков, чем их необходимо иметь для осеменения. Количество дочерей у оцениваемого быка должно быть не менее 70—80, желательно 100, число эффективных дочерей 90—100.

3. При оценке суммарной племенной ценности быков-производителей по нескольким селекционным признакам целесообразно пользоваться линейными СИ, которые учитывают коэффициент наследуемости признаков, их генетические и фенотипические корреляции, фенотипическое варьирование и относительную экономическую ценность.

4. Быками-лидерами в эстонской черно-пестрой породе за 1983—1984 гг. по результатам оценки их потомства являются Марлон ЭСНФ 3402, Грандбой ЭСНФ 3299, Габриэль ЭСНФ 3460, Грегор ЭСНФ 3461 и Геро ЭСНФ 3626.

ЛИТЕРАТУРА

- Басовский Н. З. Популяционная генетика в селекции молочного скота. М., 1983.
- Басовский Н. З., Прохоренко П. Н. Повышение эффективности крупномасштабной селекции молочного скота за счет использования достижений популяционной генетики. — В кн.: Популяционно-генетические основы селекции молочного скота. 4. Л., 1984, 4—15.
- Завертяев Б. П., Волгин В. И. Справочник зоотехника-селекционера по молочному скотоводству. М., 1984.
- Кузнецов В. М. Методические основы разработки и оптимизации программ селекции в молочном скотоводстве. — Дис. канд. с.-х. н. Л., 1979.
- Кузнецов В. М. Оценка быков по качеству потомства (методические рекомендации). Л., 1982.
- Кузнецов В. М. Методические основы оценки племенной ценности производителей при крупномасштабной селекции молочного скота. — В кн.: Популяционно-генетические основы селекции молочного скота. Л., 1984, 31—40.
- Попов В. П., Шкирандо Ю. П., Тымчук В. В. Эффективность оценки племенной ценности животных при использовании селекционных индексов. — В кн.: Популяционно-генетические основы селекции молочного скота. Л., 1984, 15—25.
- Тейнберг Р. Р. О возможностях применения селекционных индексов при селекции молочного скота. — Генетика, 1971, 7, № 5, 61—68.
- Тейнберг Р. Р. Теоретические основы определения генетических параметров популяций и селекционных индексов и их использование при отборе молочного скота в Эстонской ССР. — Дис. докт. с.-х. н. Тарту, 1974.
- Тейнберг Р. Использование генетических параметров и селекционных индексов при крупномасштабной селекции молочного скота. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1983, 32, № 1, 40—48.
- Тейнберг Р. Новые селекционные индексы. — В кн.: Создание нового типа черно-пестрой эстонской породы. Таллин, 1985, 13—14.
- Тейнберг Р., Каск В. Селекционные индексы и их оптимизация на теоретических моделях. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1980, 29, № 4, 277—289.
- Тейнберг Р., Каск В. О возможном повышении эффективности селекции молочного скота при трансплантации эмбрионов. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1985, 34, № 4, 257—261.
- Le Roy, H. L. Statistische Methoden der Populationsgenetik. Basel — Stuttgart, 1960.
- Lindhe, B. Model simulation of AI-breeding within a dual purpose breed of cattle. — Acta Agric. Scand., 1968, 18, 33—41.
- Pirchner, F. Populationsgenetik in der Tierzucht. Hamburg — Berlin, 1979.
- Rendel, J., Robertson, A. Estimation of genetic gain in milk yield by selection in a closed herd of dairy cattle. — J. Genet., 1950, 50, 1—8.
- Robertson, A. Optimum group size in progeny testing and family selection. — Biometrics, 1957, 13, 442—450.
- Simon, D. L. Erstellung und Einsatz einer simulierten Rinderpopulation als Instrument der Tierzüchtungslehre. — Z. Tierz. Züchtungsbiol., 1970, 87, 42—55.
- Skjervold, H., Langholz, H. J. Factors affecting the optimum structure of A. I. breeding in dairy cattle. — Z. Tierz. Züchtungsbiol., 1964, 80, 25—40.
- Teinberg, R. Veiste jõudlusandmete seleksioon — geneetilise analüüsi programmid kasutamise tulemusi ja perspektiive. — Loomakasvatuse arendamise edasisi ülesanded Eesti NSV-s toitlusprogrammi valguses. EPA tead. konv. teesid, Tartu, 1983, 3—4.

PULLIDE GENEETILISE VÄÄRTUSE HINDAMISE MÕNINGAD TEOREETILISED PÕHIMÕTTED JA PRAKTILISED TULEMUSED

Artiklis on toodud teoreetilised arvutused optimaalse järglaste arvu leidmiseks pullide aretusväärtuse hindamisel, samuti kontrollitavate noorpullide suhtelise osatähtsuse määramiseks, lähtudes populatsiooni maksimaalsest geneetilisest progressist. Leiti, et maksimaalse geneetilise nihke saavutamiseks piimatoodangus tuleb noorpulle hinnata 6—10 korda rohkem, kui neid hiljem kasutada planeeritakse, kusjuures tütarde arv pulli aretusväärtuse täpseks hindamiseks peab olema 70—80. Pulli üldise aretusväärtuse määramiseks mitme valikutunnuse põhjal on soovitatav kasutada selektsiooniindeksi meetodit, võrreldes pulle nende tütarde keskmise selektsiooniindeksi põhjal. Selgitati eesti mustakirju tõu viis liiderpulli 1983/84. aasta jõudluskontrolli andmetel.

Rein TEINBERG

SOME THEORETICAL PRINCIPLES AND PRACTICAL RESULTS OF THE ESTIMATION OF BULLS' BREEDING VALUE BY PROGENY TESTS

The results of theoretical calculations concerning the optimum number of progeny per bull, and also the optimum number of young bulls tested in dairy cattle population are presented, proceeding from the task to achieve the maximum genetic progress in a population. It was stated that for the maximum genetic gain in milk yield the number of tested young bulls must exceed 6—10 times the number of the tested bulls needed for insemination. Sufficient accuracy of estimating the bulls' breeding value can be attained with 70—80 daughters per bull. For the estimation of the breeding value of bulls, the method of selection indices is recommended, which includes several selection characters simultaneously. The mean selection index used was:

$$SI = 0.018d_1 + 328.052d_2 + 0.965d_3 - 38.452d_4 + 4.655d_5 + 0.989d_6 + 70.825d_7,$$

where d_1 — d_7 are the differences between the mean of bulls' daughters and their contemporaries (d_1 — 305-day lactation milk yield; d_2 — fat, per cent; d_3 — fat, kg; d_4 — protein, per cent; d_5 — protein, kg; d_6 — body mass, kg; d_7 — milking speed, kg/min).

As a result of the investigation, five top-bulls in 1983 and 12 best bulls in 1984 were estimated (Table). The relative milk yield was highest with the daughters of Holstein-Friesian bulls Grandboy 3299 (+748 kg), Gabriel 3460 (+909 kg), Marlon 3402 (+555 kg), Grom 3519 (+489 kg) and Gregor 3461 (+411 kg). The fat and protein percentage in the milk of these bulls' daughters was, as a rule, lower than that of their contemporaries. The selection index was highest in the daughters of the bulls Marlon 3402 (+171.1), Grandboy 3299 (+138.0), Gabriel 3460 (+110.7), Gregor 3461 (+102.7), and Gero 3626 (+101.5). Those were the five best bulls of the Estonian Black-and-White Breed in 1984, and they were recommended for being used as sires of the bulls in the next generation.

УДК 57.017.645 : 591.175.7

Юри ВАЙГА, Сийри ВАЙГА

ИЗМЕНЕНИЯ ФРАКЦИОННОГО СОСТАВА БЕЛКОВ И НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ МЫШЦ СМЕШАННОГО ТИПА В ОНТОГЕНЕЗЕ ЦЫПЛЯТ

Функциональный профиль любой мышцы сказывается на ее макро-структуре, в гистологическом строении и характере иннервации. Скелетная мускулатура позвоночных состоит из смешанных мышц, содержащих волокна фазного, тонического или промежуточного типа. В зависимости от выполняемой функции один тип волокон превалирует над другими. В эмбриональной стадии развития мышечная ткань характеризуется достаточной однородностью и ее дифференциация начинается только после установления нервных связей. Известно, что скелетные мышцы у цыплят оснащаются функциональной иннервацией на 14—15-й день эмбрионального развития (Gordon и др., 1977). В результате этого формируются специфические черты отдельных волокон, выражающиеся в изоферментном составе белков миофибрилл, уровне АТФазной активности актомиозинового комплекса и характере энергетического обмена (Разумовская, Дамбинова, 1981).

Особенности дифференциации фазных и тонических волокон скелетных мышц млекопитающих в настоящее время изучены наиболее. Установлено (Иванов и др., 1967; Яковлев, Макарова, 1980; Итина, 1981), что фракционный белковый состав мышц тонического типа отличается от фазного более высоким содержанием белков группы стромы и саркоплазмы и более низким — миофибрилл (за исключением тропомиозина). Онтогенез и биохимический состав мышц смешанного типа изучены слабее. Из мышц многих позвоночных менее всего известны особенности фракционного состава различных типов мышц птиц. Являются ли икроножные мышцы птиц в сравнении с грудными по типу сокращения и строения более тоническими, различаются ли они по фракционному составу белков, пока не установлено. Целью настоящей работы было изучение белкового и нуклеинового обмена мышечной системы цыплят в динамике постэмбрионального онтогенеза.

Материал и методика

Исследования проводили на гибридных цыплятах-бройлерах кросса «Балтика-6» в возрасте 1—30 дней. Белки икроножной мышцы (*m. gastrocnemius*) фракционировали количественно по И. Иванову и др., (1967) с применением некоторых модификаций (Вайга, 1977). Белок во фракциях саркоплазмы (Сп), миозина (М) и актомиозина (АМ) определяли микробиуретовым методом, АТФазную активность по нарастанию в пробах концентрации неорганического фосфата — методом Лоури и Лопеса в модификации В. Скулачева (Никулина, 1965). Использовали следующую инкубационную среду: 2,5 мМ АТФ, 2,5 мМ Ca^{2+} или 2,5 мМ Mg^{2+} + 0,02 мМ Ca^{2+} , 0,05 М трис-НСl буферного

раствора (рН 7,2—9,0), глицин-NaOH (рН 9,2—9,8) и 0,3 мг/мл белка. Нуклеиновые кислоты экстрагировали из гомогенизированной ткани стандартным гидролизом по методу Шмидта—Таннхаузера и определяли по А. Спирину (1958).

Результаты и обсуждение

Анализ данных показывает (рис. 1а), что наибольший прирост содержания белка в икроножной мышце в онтогенезе (1—30 дней) наблюдается во фракциях миофибриллярных белков — от $37,1 \pm 2,1$ до $72,1 \pm 8,5$ мг/г (94%) во фракциях М и от $45,3 \pm 4,5$ до $107,2 \pm 11,8$ мг/г (132%) во фракциях АМ. Количество белков саркоплазмы за этот период увеличивается от $40,5 \pm 3,4$ до $56,1 \pm 4,4$ мг/г, т. е. на 38%. В фазной грудной мышечной ткани прирост содержания саркоплазматических и актомиозиновых белков к 30-му дню постэмбрионального развития составляет 90 и 480% (Вайга, 1977). Столь существенная разница в скорости аккумуляции основных фракций мышечных белков между грудной и икроножной мышцами цыплят обусловлена, в основном, относительно высоким содержанием этих белков в последней непосредственно после вылупления. Особенности динамики содержания миофибриллярных белков икроножной мышцы можно объяснить онтогенетическим своеобразием развития ее сократительной функции. К моменту вылупления икроножная мышца достигает весьма высокой степени функциональной дифференциации, а в ходе дальнейшего развития претерпевает сравнительно небольшие изменения. В грудной мышце преобладают фазные волокна, аккумуляция миофибриллярных белков происходит в основном в постэмбриональный период. При изучении генезиса основных физиологических и гистологических показателей скелетных мышц (скорость сокращения, качественный и количественный состав волокон ткани) установлены значительные различия в степени их зрелости (Melichna и др., 1974; Яковлев, Макарова, 1980). Результаты нашего исследования свидетельствуют, что дифференциация волоконного состава в пользу фазного типа происходит также после вылупления.

Спад интенсивности процессов биосинтеза миофибриллярных белков в раннем постэмбриональном периоде отражается на динамике содержания нуклеиновых кислот в изучаемой ткани (рис. 1, б). Так, содержание суммарной нуклеиновой кислоты за 30-дневный период постепенно снижается на 33%, что обусловлено уменьшением содержания как РНК, так и ДНК в икроножной мышце. Установленная нами динамика соответствует данным других авторов (Никитин, 1972; Melichna и др., 1974), и по всей вероятности вызвана увеличением количества тканево-

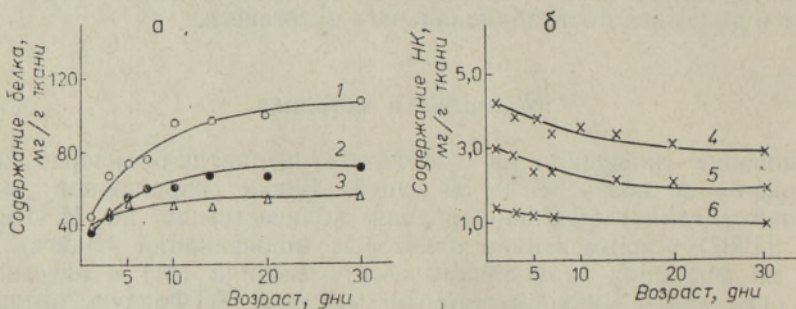


Рис. 1. Динамика содержания белка (а) и нуклеиновых кислот (б) в икроножной мышце цыплят в ранний постэмбриональный период. 1 — актомиозин, 2 — миозин, 3 — белки саркоплазмы, 4 — суммарное содержание НК, 5 — содержание РНК, 6 — содержание ДНК.

специфического белка. Непосредственно после вылупления цыплят в грудной мышце наблюдается повышение содержания нуклеиновых кислот, которое продолжается пять дней (70%), затем отмечается медленное уменьшение (к 30-му дню достигает 19%) (Вайга, Вайга, 1982).

При изучении зависимости АТФазной активности фракций М и АМ от рН обнаружена их относительно низкая энзиматическая активность в физиологических условиях (рН=7,5: ионная сила 0,15) (рис. 2, а). По мере роста цыплят миозиновая АТФазная активность обеих фракций значительно возрастает. Эта т.н. щелочная активация миозиновой АТФазы является критерием наличия миофибриллярных белков, свойственных фазным волокнам (Лебедева и др., 1978; Unsworth и др., 1982). В отличие от указанных авторов, наблюдавших рост степени щелочной активации миозина в онтогенезе скелетных мышц млекопитающих, миозиновая АТФазная активность фракции М и АМ икроножной мышцы при рН 9,5, оптимальной для миозина, увеличивается независимо от возраста цыплят в 2,5—3,0 раза. Актомиозиновая АТФазная активность максимальна при физиологических условиях среды и свидетельствует о свойственной актомиозину рН-зависимости (рис. 2 б). У 30-дневных цыплят энзиматическая активность во фракции АМ значительно увеличивается. Из этого можно предполагать, что рост содержания белков актомиозинового комплекса происходит за счет изоформ быстрого миозина.

Динамичность содержания выделенных фракций и АТФазные свойства их указывают на то, что белки миофибрилл накапливаются в фазных волокнах в постэмбриональном периоде развития икроножной мышцы. Известно, что миофибриллы тонических волокон скелетных мышц лягушки нерастворимы в Веберовом растворе (Васильева и др., 1976). По-видимому, белки миофибрилл тонических волокон смешанной икроножной мышцы цыплят переходят в солевые растворы с высокой концентрацией. Это вероятно, тем более, что уровень их содержания при вылуплении цыплят весьма высок, достигая почти 50% соответствующего показателя зрелой ткани. Хотя на основании полученных результатов пока еще трудно представить механизм распределения отдельных типов волокон в икроножной мышечной ткани, с определенной уверенностью можно сказать, что в ней, по сравнению с грудной мышцей, к началу постэмбрионального периода объем гетеросинтеза в значительной мере уменьшается.

Результаты нашего исследования свидетельствуют о гетерохронности в процессе развития отдельных разновидностей скелетных мышц цыплят, приводящих к большей зрелости мышц конечностей.

ЛИТЕРАТУРА

- Вайга Ю. А. Постнатальная динамика содержания и фракционного состава сократительных белков грудной мышцы цыплят. — Изв. АН-ЭССР. Биол., 1977, 26, № 3, 243—246.
Вайга Ю. А., Вайга С. А. Особенности обмена белков и нуклеиновых кислот в грудной мышце цыплят с различной направленностью продуктивности. — Тез. докл. Всесоюз. симп. по биохимии с.-х. животных. Витебск, 1982, 36—37.

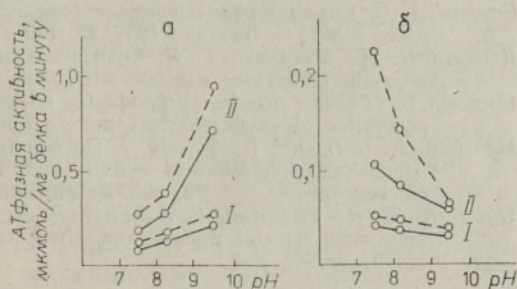


Рис. 2. Зависимость миозиновой АТФазной (а) и актомиозиновой АТФазной (б) активностей миозина (сплошная) и актомиозина (пунктир) от рН инкубационной среды у 1-дневных (I) и 30-дневных (II) цыплят.

- Васильева В. В., Лапина Л. Ф., Ушаков В. Б. Экстрагируемость и фракционный состав сократительных белков из фазных и тонических мышечных волокон лягушки. — В кн.: Биопизика и биохимия мышечного сокращения. М., 1976, 40—43.
- Иванов И. И., Кеериг Ю. Ю., Брагин В. И., Зайцев А. Е., Небышинец В. К., Хайкина Л. И., Шиндин В. А. Изменения фракционного состава белков различных типов мускулатуры в онтогенезе кролика. — Ж. эвол. биохим. и физиол., 1967, 3, 193—199.
- Итина Н. А. Изменения скорости сокращения скелетных мышц и свойств миозина в онтогенезе позвоночных. — Ж. эвол. биохим. и физиол., 1981, 17, 205—212.
- Лебедева Н. А., Соловьев А. Л., Ефимова Л. Ф. Особенности ферментных свойств актомиозина в эмбриогенезе. — Укр. биохим. журн., 1978, 50, 419—423.
- Никитин В. Н. Макромолекулярные аспекты старения. — В кн.: Ведущие факторы онтогенеза. Киев, 1972, 6—42.
- Никулина Г. Н. Обзор методов колориметрического определения фосфора по образованию молибденовой сини. — М.—Л., 1965.
- Разумовская Н. И., Дамбинова С. А. Биохимические аспекты участия нервной системы в развитии и специализации скелетных мышц. — В кн.: Проблемы миогенеза. Л., 1981, 160—174.
- Спирин А. С. Спектрофотометрическое определение суммарного количества нуклеиновых кислот. — Биохим., 1958, 23, 159—175.
- Яковлев Н. Н., Макарова Т. Н. Функциональная и метаболическая дифференциация волокон скелетных мышц. — Физиол. ж. СССР, 1980, 66, № 8, 1129—1144.
- Gordon, T., Purves, R. D., Vrbova, G. Differentiation of electrical and contractile properties of slow and fast muscle fibres. — J. Physiol., 1977, 269, 535—547.
- Melichna, J., Gutmann, E., Syrový, I. Developmental changes in contraction properties, adenosine triphosphatase activity and muscle fibre pattern of fast and slow chicken muscle. — Physiol. Bohemoslovaca, 1974, 23, 511—520.
- Unsworth, B. R., Vitzmann, F. A., Fitts, R. H. A comparison of rat myosin from fast and slow skeletal muscle and effect of disuse. — J. Biol. Chem., 1982, 257, 15129—15136.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
28/VIII 1985

Jüri VAIGA, Siiri VAIGA

VALKUDE JA NUKLEIINHAPETE FRAKTSIOONILISE KOOSSEISU MUUTUSED TIBU SEGATÜÜPI SKELETILIHASE ONTOGENEESIS

Valgu ja nukleiinhapete sisalduse dünaamika alusel kirjeldatakse tibu skeletilihase segatüüpi varast postembrüonaalset ontogeneesi. Täheledatai koospetsiifiliste valkude ja nukleiinhapete varasemat akumulatsiooni, võrreldes rinnalihase analoogiliste näitajatega. See on aluseks jalalihase varasemale bioloogilisele küpsusele.

Jüri VAIGA, Siiri VAIGA

ONTOGENETIC CHANGES IN THE FRACTIONAL COMPOSITION OF PROTEIN AND NUCLEIC ACID IN THE LEG MUSCLE OF CHICKEN

The histochemical homogeneity of chicken embryonic muscle tissue has already been shown by several authors. The different postembryonic changes in the physiological properties of the fast and slow avian muscles have been stated to base on the progressive increase in the percentage of phasic or tonic fibres, respectively. In the present paper the postembryonic period of development of the mixed leg muscle (m. gastrocnemius) has been studied on the basis of the dynamics of the protein and nucleic acid content. The results show marked differences between both the breast and the leg muscles immediately after hatching. The low speed of the accumulation of specific myofibrillar proteins in the leg muscle in comparison with the breast muscle is due to the high level of those proteins after hatching. The low rate of tissue specific protein biosynthesis is corroborated by a 33% decrease of the nucleic acid content, evidently due to the reduction of the ribosome number. The postembryonic dynamics of the myofibrillar protein fraction ATPase activity provides an evidence of the formation of the fast isomyosins in the phasic fibres. Results show that the ontogenetic shift in the accumulation of specific proteins and nucleic acids in the leg muscle takes place earlier than in the breast muscle. Evidently this may cause a greater biological maturity of the leg muscle in newly hatched chicken.

УДК 575.174 : 597 : 553.2

Тийт ПААВЕР

ЗАНИЖЕННЫЙ УРОВЕНЬ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ БЕЛКОВ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ ДОНАЛЬДСОНА

Радужная форель является важным и широко распространенным объектом товарного рыбоводства. Она происходит с западного побережья Северной Америки, но интродуцирована на все континенты. Сейчас в мире выведено множество пород (линий) этой рыбы. Одной, наиболее известной, является быстрорастущая порода, созданная профессором Л. Р. Дональдсоном при Вашингтонском университете в США. Ее основой послужили две местные популяции стальноголового лосося из реки Колумбия, улучшенные многолетней интенсивной селекцией на темп роста, высокую плодовитость и быстрое созревание. Хорошие результаты были достигнуты при выращивании этой породы в США (Donaldson, Joyner, 1983), в ФРГ и Японии (Новоженин, 1983), однако наблюдались и трудности при ее воспроизводстве. Форель Дональдсона хорошо зарекомендовала себя в Финляндии, где ее гибриды с «местной» радужной форелью отличались высокими показателями роста (Sumari и др., 1984).

В 1982 г. рыбы этой породы были завезены и в Советский Союз. Из партии оплодотворенной икры одну часть (12 500 шт.) передали рыболовецкому колхозу им. С. М. Кирова. Полученную молодь выпустили в опытную установку «Биорек» с замкнутой системой водоиспользования, где она в постоянно теплой воде дала хороший прирост. Но искусственное воспроизводство этой породы иногда связано с трудностями. Икра форели Дональдсона очень чувствительна к механическим воздействиям, и выход личинок может оказаться меньшим, чем у рыб из местного стада радужной форели.

Одной из причин низкой выживаемости икры могла быть долгая напряженная селекция на темп роста, сопровождаемая резким снижением величины стада и инбридингом. Такая односторонняя селекция могла привести к утрате значительной части генетической изменчивости популяции. Исходя из этого, мы попытались оценить уровень изменчивости белков эстонского стада радужной форели Дональдсона.

Материал и методика

Материал брали из экспериментальной установки с замкнутым циклом водоиспользования «Биорек» рыболовецкого колхоза им. Кирова в 1983 и 1985 гг., а также из рыбхоза Роосна-Аллику в 1985 г. В 1983 г. исследовали двухгодовиков изначального (интродуцированного в виде икры) поколения, достигших к тому времени уже значительных размеров. В 1985 г. в «Биореке» исследовали сеголеток второго поколения весом около 70 г. В Роосна-Аллику пробы брали из хвостового плавника и из икры производителей, принадлежащих к исходной популяции.

Анализу подлежал обычный комплект генетических маркеров, исследованный нами и в других популяциях радужной форели (Paaver, Lilleorg, 1984) — т.е. общий белок мышц и сыворотки крови, лактатдегидрогеназа (ЛДГ) мышц, печени и крови, эстераза (ЭСТ) мышц и печени, малатдегидрогеназа (МДГ), глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (Г-3-ФДГ), фосфоглюкомутаза (ФГМ) и аспаратаминотрансфераза (ААТ) мышц, супероксиддисмутаза (СОД) печени. Исследовался и белок желтка икринок. Электрофорез в вертикальном блоке 7% полиакриламидного геля проводили в прерывистой трис-глициновой буферной системе с рН 8,7. Общий белок окрашивали амидочерным, ферменты — по общепризнанной методике (Shaw, Prasad, 1970).

Результаты. Радужная форель Дональдсона имеет четыре полиморфные белковые системы. Легко интерпретировать электрофоретическую картину СОД, состоящую из одной полосы у гомозигот и трех у гетерозигот. У форели Дональдсона выявили два аллеля одного гена СОД. Растворимая МДГ у лососевых определяется четырьмя генами. У радужной форели полиморфными оказались два из них, кодирующие быстрые изоферменты (Busack и др., 1979; Gyomard, 1981). Аллели этих генов совпадали по электрофоретической подвижности. Генотип каждого локуса поэтому невозможно установить, и они учитывались вместе как один дубликатный локус МДГ-3,4. У форели Дональдсона встречались два аллеля этого локуса. Такая же изменчивость наблюдалась по полиморфному белку сыворотки крови — параальбумину (Gall, Bentley, 1981). Этот белок тоже определяется, по-видимому, дублицированным локусом с идентичными аллелями обоих генов. В отличие от МДГ, которая является димером и дает спектры из трех полос у гетерозигот, параальбумин, очевидно, мономерный белок, и его спектры состоят из двух или одной полосы. В нашем материале встречались выборки, состоящие только из гетерозигот. Поэтому генетические основы полиморфизма этого белка нельзя считать окончательно выясненными. Известно также, что фенотипы этого белка различаются по приспособительному значению (Яблоков, Варзегова, 1982). Полиморфным был и белок желтка икринок радужной форели. Его спектры состояли из пяти главных и нескольких минорных полос у предполагаемых гомозигот, и из девяти — у гетерозигот. У обычного для форели Дональдсона фенотипа вся пятерка фракции движется к аноду быстрее, чем у альтернативных гомозигот. Мономорфными у форели Дональдсона были все пять генов ЛДГ, два гена растворимой и два митохондриальной МДГ, два гена растворимой и два митохондриальной ААТ, один ген Г-3-ФДГ, ЭСТ и ФГМ.

Выведенная Л. Р. Дональдсоном порода радужной форели генетически сильно отличается от обычной прудовой формы форели. Рядом с данными по форели Дональдсона (таблица) представляются частоты аллелей полиморфных белков в двух стадах радужной форели обычной эстонской линии, а также интродуцированных в Эстонию американского стальноголового лосося и японской радужной форели. Видно, что у форели Дональдсона отсутствует изменчивость по печеночной эстеразе, мышечной ФГМ и Г-3-ФДГ, а также утеряны некоторые аллели СОД и МДГ. Частоты имеющихся аллелей СОД и МДГ в сравнении с другими популяциями радужной форели очень низкие. Только параальбумин и белок желтка яиц имеют одинаково высокий уровень изменчивости во всех исследованных группах. Но у форели Дональдсона преобладал другой (быстрый) фенотип белка желтка икринок, являющийся редким у эстонской форели. По своему генетическому профилю близким к радужной форели Дональдсона оказался только чистый американский стальноголовый лосось. У обоих отсутствовали медленные аллели СОД и МДГ, и частота быстрого аллеля

Частоты аллелей и гетерозиготность в некоторых стадах радужной форели в Эстонской ССР

Популяция, хозяйство, год	Частоты аллелей													Средняя гетерозиготность $\bar{H}$		
	СОД			МДГ			ЭСТ		ФГМ		Г-3-ФДГ		ААТ			
	130	100	60	a	b	c	a'	100	90	100	90	115	100		100	90
1. Радужная форель Дональдсона «Биорек», 1983	0,02	0,98	—	0,81	0,19	—	—	1,00	—	1,00	—	—	1,00	1,00	—	0,031
«Биорек», 1985	0,04	0,96	—	0,88	0,12	—	—	1,00	—	1,00	—	—	1,00	1,00	—	0,033
Роосна-Аллику, 1985	0,05	0,95	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2. Американский стальной ноголовый досось Роосна-Аллику, 1982	0,29	0,71	—	0,98	0,02	—	—	0,83	0,17	1,00	—	0,01	0,99	1,00	—	0,033
3. Эстонское стадо радужной форели Роосна-Аллику, 1984	0,13	0,84	0,03	0,76	0,18	0,05	0,001	0,72	0,28	0,95	0,05	—	1,00	1,00	—	0,086
Вохня, 1984	0,13	0,83	0,04	0,65	0,32	0,03	—	0,64	0,36	0,97	0,03	—	1,00	0,95	0,05	0,069
4. Японская радужная форель Роосна-Аллику, 1982	0,31	0,67	0,01	0,73	0,20	0,07	—	0,76	0,24	0,80	0,20	0,04	0,96	1,00	—	0,092

эстеразы была завышена. Эти различия объяснимы, если учесть, что порода форели Дональдсона происходит из стальноголового лосося из бассейна р. Колумбия, а обычная прудовая форель — из популяций, населяющих реки Калифорнии.

На основе данных по 19 локусам нами была вычислена средняя гетерозиготность исследованных популяций. Учитывались только белки с известной генетической основой. Высокоизменчивые параальбумин и белок желтка яиц были исключены из анализа, поскольку их истинная гетерозиготность неизвестна. Кроме того, последняя система определялась только у производителей. Из-за небольшого числа исследованных генов наши данные в первую очередь могут быть использованы для выявления относительной оценки уровня изменчивости. Они менее пригодны для получения абсолютной оценки гетерозиготности популяции радужной форели. Все же эти расчеты близки к оценкам американских и западноевропейских авторов (Busack и др., 1979; Gyomard, 1981), и показывают, что уровень генетической изменчивости эстонской радужной форели значительно не отличается от характерной для американских и западноевропейских стад прудовой радужной форели. Гетерозиготность форели Дональдсона намного ниже обыкновенного для радужной форели уровня — 3,3%. Такая же гетерозиготность наблюдается и для интродуцированного в Эстонию американского стальноголового лосося. Поскольку популяции стальноголового лосося из р. Колумбия довольно изменчивы (Milner и др., 1980), бедность генофонда предков не может быть причиной низкого уровня изменчивости форели Дональдсона. Нельзя исключать и влияние эффекта основателя. Если стадо культивируемой форели сформировано на базе небольшой выборки из одной локальной популяции, это приведет с собой потерю более редких генотипов. Сильно заниженный уровень изменчивости белков радужной форели из хозяйства Вашингтонского университета (т. е. форель Дональдсона) был обнаружен Ф. Аллендорфом уже в 1970-е годы (Allendorf, Utter, 1979). По его данным, полиморфными у радужной форели Дональдсона являются только МДГ (эти же два аллеля, что и у нас) и ИДГ, а СОД, ФГМ и Г-3-ФДГ, обычно полиморфные у радужной форели, оказались мономорфными. Средняя гетерозиготность этой популяции равнялась 2%, а в других стадах американских форелевых хозяйств она колебалась между 5,5% и 9,8%. Ф. Аллендорф однозначно связал низкую выживаемость икры форели Дональдсона с ее заниженным уровнем генетической изменчивости, считая причиной последнего долгую напряженную селекцию и небольшие объемы популяции. Довольно низким по сравнению с другими стадами радужной форели оказался уровень изменчивости белков и в финской популяции форели Дональдсона (Sumari и др., 1984). Средняя гетерозиготность на 20 локусов у нее равнялась 8,4%, а в местных стадах — 9,6—11,6%. Можно заключить, что генетическая структура популяции форели Дональдсона всегда сходная.

Таким образом, вполне достоверно, что потеря части генетической изменчивости породы радужной форели, выведенной профессором Л. Р. Дональдсоном, является результатом интенсивной селекции и связанных с этим больших колебаний эффективной величины популяции — т. н. «горлышек бутылки», пропускавших только наиболее распространенные аллели. Низкий уровень изменчивости белков свойственен всем популяциям форели Дональдсона и часто сопровождается низкой выживаемостью икры. Трудности, наблюдаемые при воспроизводстве форели Дональдсона в Эстонии, поэтому, наверное, не связаны только с местными условиями или особенностями местного стада.

ЛИТЕРАТУРА

- Новоженкин Н. П. Рыбоводно-биологические особенности новых форм форели в связи с их рыбохозяйственным освоением в отечественном форелеводстве. — Сб. науч. тр. ВНИИ пруд. рыб. хоз-ва, 1983, № 38, 21—37.
- Яблоков А. Г., Варзегова С. А. Оценка шестилетних производителей радужной форели по некоторым белкам сыворотки крови. — Сб. науч. тр. НИИ оз. и речн. рыб. хоз-ва, 1982, № 188, 39—52.
- Allendorf, F.; Utter, F. Population genetics of fish. — In: Fish Physiology, 1979, 8, 407—454.
- Busack, C. A., Halliburton, R., Gall, G. A. Electrophoretic variation and differentiation in four strains of domesticated rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — Can. J. Genet. Cytol., 1979, 21, N 2, 165—174.
- Donaldson, L. R., Joyner, T. The salmonid fishes as a natural livestock. — Scientific American, 1983, 249, N 1, 49—56.
- Gall, G. A., Bentley, B. Para-albumin polymorphism: an unlinked two locus system in rainbow trout. — J. Heredity, 1981, 72, N 1, 22—26.
- Gyomard, R. Electrophoretic variation in four populations of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — Can. J. Genet. Cytol., 1981, 23, N 1, 33—47.
- Milner, E. B., Teel, D. J., Utter, F. Columbia River Stock Identification Study. Final Report of Research. — U. S. Fish and Wildlife Service, National Oceanic and Atmospheric Administration. Northwest and Alaska Fisheries Center. Seattle, 1980, 1—69.
- Paaver, T., Lilleorg, A. Electrophoretic variation of proteins and genetic differentiation in some stocks of rainbow trout from Estonian fish hatcheries. — Proc. Acad. Sci. ESSR. Biol., 1984, 33, N 2, 108—116.
- Shaw, C. R., Prasad, R. Starch gel electrophoresis of enzymes — a compilation of recipes. — Biochem. Genet., 1970, 4, N 2, 297—320.
- Sumari, O., Siitonen, L., Linder, D. Valtakunnallinen kirjolohen rodunjalostusohjelma. — Riistan ja Kalatalouden tutkimuslaitoksen monistettuja julkaisuja, 1984, N 30, 1—36.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
6/XII 1985

Tiit PAAVER

DONALDSONI VIKERFORELLI VALKUDE GENEETILISE MUUTLIKKUSE MADAL TASE

Eestisse sissetoodud kiirekasvulisele vikerforelli tõule, mille aretas professor L. R. Donaldson USA-s, on iseloomulik väga madal valkude geneetilise muutlikkuse tase — 3%. Ka erineb tema genofondi koosseis enamuse harilike vikerforelli populatsioonide omast. Muutlikkuse taseme languse põhjuseks tuleb pidada ühekülgse intensiivse selektsiooni mõju.

Tiit PAAVER

THE LOW LEVEL OF GENETIC VARIABILITY OF THE DONALDSON RAINBOW TROUT STRAIN

The L. R. Donaldson strain of rainbow trout introduced in Estonia is characterized by a very low level of genetic variability of proteins. There are significant differences between the Donaldson trout and the usual populations of hatchery-reared Estonian trout in respect to the genetic composition of their gene pool and the average heterozygosity. The loss of genetic variability in the Donaldson strain is caused by intensive selection and reduced population size.

УДК 595.7—11

Ааре КУУЗИК, Лууле МЕТСПАЛУ, Кюлли ХИЙЕСААР,
Тийт КААЛ, Ёйе ХАЛДРЕ, Эви ПИХУ, Энок СЕЙН

ИНДУКЦИЯ СУПЕРЛИЧИНOK *GALLERIA MELLONELLA* ВОЗДЕЙСТВИЕМ ЮВЕНОИДОВ И ЭКДИЗОИДОВ С ЦЕЛЬЮ ПЕРВИЧНОЙ ОЦЕНКИ ИХ БИОАКТИВНОСТИ

Механизмы метатетелий (сохранение личиночных признаков во время метаморфоза) и протетелий (преждевременный метаморфоз), вызванные воздействием ювенильного гормона (ЮГ) и аналогами ЮГ (АЮГ) хорошо известны, хотя названные явления изучены главным образом у немногочисленных видов чешуекрылых *Lepidoptera* и жуков *Coleoptera*. На основе индукции метатетелических, т.е. промежуточных личиночно-куколичных и куколично-имагинальных форм разработаны общеизвестные биотесты для первичной оценки ювеноидов, причем наиболее часто тест-объектом служат пчелиная огневка *Galleria mellonella* и мучной хрущак *Tenebrio molitor*. Однако в случае биотеста, проведенного в личиночно-куколичных промежуточных формах *G. mellonella*, невозможно получить максимального балла, т.е. перфектной дополнительной личиночной линьки (ДЛЛ) на дополнительный личиночный возраст (ДЛВ) или т.н. суперличинки, поскольку обработку ювеноидом проводят в то время, когда часть эпидермальных клеток уже утратила чувствительность к ЮГ, а другая — нет, что и приводит к образованию интермедиатов. У гусениц *G. mellonella* последнего (VII) возраста этот т.н. критический период индукции промежуточных форм продолжается всего лишь 20—24 ч, до и после этого срока ответы на АЮГ являются асимптоматическими и для получения адекватных баллов требуются уже увеличенные дозы АЮГ.

Уже из классических опытов пересаживания прилежащих тел (*corpora allata*) в начале последнего возраста гусениц *G. mellonella* известно, что это приводит к образованию ДЛВ (Pierpho, 1942). Аналогичные результаты получены при обработке ювеноидами гусениц в первый день после линьки на VII возраст (Sehnal, Schneiderman, 1973; Ciemiog и др., 1979). Из этих работ видно, что доля гусениц, прошедших ДЛЛ, зависит от применяемых доз и от ювенильно-гормональной активности препарата.

Более сложным является первичное испытание натуральных и синтетических аналогов гормона линьки — экдизоидов, из-за их ограниченного проникновения через покровы тела. Куколический биотест для экдизоидов основан на стимуляции склеротизации личиночной кутикулы у двукрылых *Diptera*, т.е. на ускорении экдизоидами процесса куколической линьки брюшной части, изолированной от передней части тела лигатурой.

Известно, что экдизоны в определенных условиях могут вызывать аналогичные ювенилизирующие эффекты как ЮГ, так и АЮГ (Schneiderman, 1971). Экдистерон вызывает синтез личиночной кутикулы при инъектировании в начале VII личиночного возраста (Hwang-Hsu и др., 1979).

Механизмы индукции ДЛВ у насекомых до сих пор недостаточно изучены и возможность использовать их в целях оценки гормональной активности ювеноидов и экдизондов остается пока нереализованной.

В настоящей работе обсуждаются гормональные механизмы формирования ДЛВ у *G. mellonella* и изучаются возможности биологического тестирования ювеноидов и экдизондов с помощью индукции ими ДЛВ.

Материал и методика

G. mellonella выращивали при температуре 30°C в постоянной темноте на искусственной диете (Sehnal, 1966) при относительной влажности 70—80%. В этих условиях VII возраст гусениц продолжался 180—190 ч, причем подвижные предкуколки в коконах появились через 152 ч, фартатные куколки через 172 ч. Случаев спонтанного возникновения ДЛВ (VIII возраст) не было. Возраст подопытных гусениц был определен с точностью ± 2 ч. Гусениц содержали в чашках Петри по 3 особи в каждой.

Ювеноиды синтезированы в Институте химии АН ЭССР. В опытах применяли главным образом препараты группы алкенилфениловых эфиров (Когерман и др., 1979) и алкил-1-хлор-3-метил-5-алкокси-2-пентенаминов (Лээтс и др., 1985). Экдистерон получен из Института химии растительных веществ АН УзбССР.

Ювеноиды растворяли в этаноле, раствор в объеме 1 мкл на 100 мг живого веса топикально наносили на спину гусениц.

Экдистерон в одних опытах растворяли и наносили таким же образом как ювеноид. В параллельных опытах экдистерон (25% раствор в воде) инъецировали в гусениц в объеме 0,5 мкл на 100 мг живого веса. Количество введенного в тело гусеницы раствора не превышало таким образом 2% общего его объема (сублетальным пределом считается 5%).

После обработки гусеницы содержались в тех условиях, что и до обработки.

Результаты опытов

Индукция ДЛЛ ювеноидами. Для изучения чувствительности гусениц VII возраста к АЮГ в отношении индукции ДЛВ от времени обработки использовали препарат АЮГ-80А (100 мкг/100 мг) (табл. 1). 0-дневные гусеницы (возрастом до 24 ч) проявляли более или менее однородную чувствительность и 70—80% из них проделывали ДЛЛ к 10-му дню обработки. Явные различия заключались лишь в сроках

Таблица 1

Появление ДЛЛ в зависимости от времени обработки после линьки на VII возраст дозой АЮГ-80А 100 мкг/100 мг *, %

Время обработки, г	Появление ДЛЛ в дни после обработки					Всего ДЛЛ
	1-й	3-й	5-й	8-й	10-й	
3	—	20	15	15	5	90
10	—	—	30	10	20	82
24	—	—	50	20	15	100
48	—	—	—	18	12	45
72	—	—	—	10	—	20

* $n=20-30$.

появления первых ДЛЛ. Гусеницы, обработанные 3 ч после линьки на VII возраст, начали линять на ДЛВ уже в 3-й день после обработки, а у особей, обработанных в 1-й день развития (возрастом 24—30 ч) первый ДЛВ был обнаружен лишь на 5-й день. У гусениц, обработанных в 3-й день развития (48—52 ч), процент ДЛЛ явно уменьшался. Исходя из проведенных нами опытов для определения зависимости индукции ДЛВ как от дозы, так и от АЮГ, в дальнейшем обрабатывали только 0-дневные гусеницы (3—20 ч).

Среди испытанных препаратов наибольшей активностью в отношении индукции ДЛЛ обладал АЮГ-80А и *p*-этил-6,7-эпоксигераниловый эфир. Для вызывания ДЛВ у 50% гусениц достаточно дозы 0,05 мкг д. в., в таком случае 1 мкг препарата вызывал 100% линьку на VIII возраст. Большинство гусениц линяли через 4—5 дней после обработки (табл. 2).

Таблица 2

Индукция ДЛЛ различными ювеноидами

Ювеноид	Индукция ДЛЛ, мкг/100 мг			Биотест ИД ₅₀	
	ИД ₅₀	ИД ₂₀	ИД ₁₀	«Тенебрио»	«Галлерия»
<i>p</i> -этилфенил-6,7-эпоксигераниловый эфир	0,05	0,001	0,001	0,01	—
<i>p</i> -хлорфенил-6,7-эпоксигераниловый эфир	0,1	0,005	0,005	0,06	—
<i>n</i> -(3-метил-5-изобутоксн)-2-пентенилморфолин	—	5	0,1	0,8	—
<i>n</i> -(3-метил-5-изопропоксн)-2-пентенилдибутиламин	—	10	1	20	1
<i>m</i> -метоксифенил-6-метилгераниловый эфир	—	—	—	50	—
<i>n</i> -(3-метил-5-изобутоксн)-2-пентенил-дибутиламин	—	—	—	1	50
АЮГ-80А	0,05	0,001	0,001	0,02	—

В случае индукции ДЛЛ межлиночный период (VII и VIII) сокращался почти вдвое по сравнению с нормальной длительностью VII возраста.

При использовании малых доз АЮГ или малоактивных препаратов, ДЛЛ не состоялась и ювенильно-гормональное действие проявлялось лишь в виде незначительной задержки метаморфоза (табл. 3).

Таблица 3

Индукция ДЛЛ экдистероном 0-дневных гусениц *G. mellonella* L.

Экдистерон (д. в.), мкг	ДЛЛ, %	
	Топикальная обработка	Инъекция
10	60	100
1	30	90
0,1	15	65
0,01	—	32
0,001	—	10
ИД ₅₀ *=5,6 (2—18)		ИД ₅₀ *=0,03 (0,1—0,01)

* Данные найдены пробитальным анализом. В скобках дан доверительный интервал при $P=0,05$.

Появление ДЛВ введением экдистерона. При поверхностной обработке экдистероном (0,01 мкг и меньше) ДЛВ не обнаруживался. Доза 0,1 мкг вызывала ДЛВ у 15% гусениц, 10 мкг — у 60% (табл. 3). Инъекцией экдистерона (0,01 мкг) была вызвана ДЛЛ у 30—35% особей, с увеличением доз процент ДЛЛ постепенно увеличивался (табл. 4). Для получения ДЛЛ у 90% особей достаточной оказалась доза 1 мкг.

Таблица 4

**Задержка метаморфоза в зависимости от дозы малоактивного ювеноида
N-3(-метил-5-изопропокси)-2-пентенил-дибутиламина**

Ювеноид, мкг/100 мкг	ДЛЛ, %	Длительность VII возраста, % от контроля	20 дней после обработки *, %				
			Гусеницы	Пред- куколка	Фарат- куколка	Куколка	Имаго
100	5	—	—	5	20	75	—
10	—	140	—	5	10	85	—
1	—	120	—	—	15	80	—
0,1	—	120	—	—	5	80	15
0,01	—	110	—	—	—	80	20
0,001	—	100	—	—	—	70	30

* (n=20).

При поверхностной обработке 0-дневных гусениц экдистероном (0,01 мкг) ДЛЛ не формировалась, при обработке же АЮГ-80А (в той же дозе) она формировалась у 30% гусениц на 8-й день. Использование смеси ювеноида и экдистерона повысило число особей с ДЛЛ до 60% (табл. 4).

Если АЮГ-80А был введен в 0-день развития гусениц поверхностно (0,01 мкг), экдистероны через два дня, то ДЛЛ получена у 25—30% особей. Ювеноид без экдистерона в названной дозе давал менее чем 5% ДЛЛ.

Индукция ДЛВ охлаждением. Сразу после линьки на VII возраст гусениц переносили в холодильник ($+10 \pm 1^\circ\text{C}$) и оставляли там в течение 48 ч, после этого содержали при 30°C в постоянной темноте. Первые линьки на ДЛВ наблюдались на 3-й день после возобновления питания, к 12-му дню развития ДЛЛ достигала уже 60%. В случае содержания гусениц (после охлаждения) при 20°C в течение десяти дней в условиях постоянной темноты ДЛЛ прошли 40% особей, а при постоянном свете — лишь 10%. Характерно, что головные капсулы после ДЛЛ, вызванные холодом, почти не менялись размером.

Обсуждение результатов

Механизм индукции ДЛЛ тесно связан с процессами метаморфоза и ДЛВ может состояться лишь при определенных гормональных условиях организма. В клеточном цикле существует лишь кратковременный период чувствительности к воздействию ЮГ и АЮГ, что совпадает с делением клеток и синтезом ДНК (Schneiderman, 1971). Если эти процессы в последнем личиночном возрасте происходят в присутствии ЮГ или АЮГ, то эпидермальные клетки программируются на личиночный синтез и развитие, т.е. проявляется эффект ювенилизации. Если же пролиферация эпидермальных клеток происходит без присутствия ЮГ,

то эпидермальные клетки приобретают компетентность к куколочному развитию (Буров, 1983).

Прекращение клеточного деления, что связано с началом выделения новой кутикулы, приводит к полной утрате чувствительности клеток к ЮГ (АЮГ). У гусениц *G. mellonella* эпидерм чувствителен к воздействию ЮГ только к тому времени, когда до синтеза новой кутикулы остается еще 12—24 ч. Клеточное деление у гусениц последнего возраста начинается после завершения трети этого возраста и основной митоз происходит в конце возраста, что и является критическим периодом, когда АЮГ вызывает широкую гамму личиночно-кукольных промежуточных форм. Однако в то время невозможно получить максимального эффекта — перфектного ДЛВ. Различная чувствительность клеток и тканей к АЮГ во время критического периода непременно приводит к нарушениям метаморфоза — в одних тканях происходит личиночный, в других — кукольный синтез (Sehnal, Schneiderman, 1973; Ciemiog и др., 1979).

У большинства видов насекомых пролиферация клеток в некоторых тканях начинается сразу после экдизиса на VII личиночный возраст, и в том случае ювеноидом невозможно индуцировать совершенный ДЛВ. Отклонением от этого правила является *G. mellonella*, у которой клеточное деление начинается только после завершения первой трети возраста, до этого весь эпидермальный регион обладает одинаковой чувствительностью к ЮГ (АЮГ). В случае сохранения в организме ЮГ или его аналога в начальный период VII возраста весь эпидерм сохраняет программу личиночного развития. Обычно у этого вида критическим периодом индукции перфектных ДЛЛ являются первые 54 ч (Slama, 1975; Sehnal, Schneiderman, 1973). По нашим опытам, критический период индукции ДЛВ у *G. mellonella* несколько короче и длится всего 35—40 ч (табл. 1). При индукции ДЛВ межличиночный период сокращается почти вдвое и ДЛЛ наступает уже на 4-й день развития VII возраста. Обработка ювеноидом в 0-день развития VII возраста может давать только альтернативный ответ — ДЛЛ либо происходит, либо нет, промежуточных личиночно-кукольных форм не возникает. Если из-за низкой ЮГ-активности препарата ДЛЛ не появляется, то личиночно-кукольная линька задерживается и совершение метаморфоза требует дополнительного времени в зависимости от дозы и активности АЮГ (Beck, 1971; Abdel-Aal, 1979).

Причиной индукции ДЛЛ является проторакотропный эффект АЮГ — резкое повышение физиологического титра ЮГ (ЮГ + АЮГ) может стимулировать преждевременное выделение гормона линьки, т. е. экдизона (Ciemiog и др., 1979). При нормальном развитии титр экдизона у *G. mellonella* в первые 4 дня VII возраста находится в минимуме, а первый пик экдизона появляется лишь на 5-й день развития (Magoу, Тагноу, 1978). ЮГ может оказать морфогенетическое воздействие лишь в присутствии гормона линьки, первый пик которого совпадает с периодом перепрограммирования эпидермальных клеток на дальнейший синтез (Hwang-Hsu и др., 1979), т. е. ЮГ определяет реакцию клеток-мишеней к экдизону (Schneiderman, 1971).

Таким образом, необходимым условием для индукции ювеноидами ДЛЛ является преждевременное выделение гормона линьки, вызванное проторакотропным действием АЮГ. Обработкой АЮГ удалось получить ДЛЛ у представителей различных семейств чешуекрылых, однако возникший ДЛВ часто оказывается несовершенным из-за признаков кукольного развития в придатках головы и крыловых имажинальных дисках. Такие особи не были способны заканчивать имажинальное превращение (Sieber, Benz, 1980; Bogus, Cymborowski, 1981; Cymborowski и др., 1982). Двухчасовое охлаждение 0-дневных гусениц

VII возраста при 0 °С ингибировало активность эстераз ЮГ, в результате чего ненормально высокий титр ЮГ в присутствии гормонов линьки привел к ДЛЛ (Reddy и др., 1979; McCaleb, Krishna-Kumaran, 1980).

Суммированное двухдневное действие холода и голодания привели к образованию ДЛВ, для дальнейшего развития потребовался 24—30-часовой период питания (при 30 °С), что, очевидно, необходимо для восстановления активности эстераз ЮГ. Дополнительные линьки, индуцированные у *G. mellonella* условиями среды, имеют сходные черты со стационарными линьками, происходящими во время диапаузы у многих огневок *Pyralididae*.

Главным физиологическим свойством экдизоидов является их способность искусственно вызывать протетелию и их действием стимулировать развитие эпидермальных клеток, а также индуцировать метаморфоз в диапаузирующих гусеницах и куколках (Slama и др., 1974). Однако в особых случаях экдизоиды оказывают аналогичный ювенилизирующий эффект как и ювеноиды. Обработка экдизоидом гусениц *G. mellonella* VII возраста вызывает полное сохранение личиночных признаков в ходе следующей линьки. Известно также, что инъекция экдизоидом в начале диапаузы *Chilo suppressalis* и *Diatraea grandiosella* вызывает нормальные стационарные линьки, характеризующие диапаузу этих видов (Yin, Chippendale, 1976; Chippendale, 1977; Chippendale, Yin, 1979).

Предполагаемый механизм индукции ДЛВ воздействием экдизоидов похож на механизм формирования ДЛЛ ювеноидами, так как в обоих случаях достигается совместное присутствие гормона линьки и ЮГ в начале VII возраста гусеницы. У 0-дневных гусениц *G. mellonella* последнего возраста в зависимости от дозы и гормональной активности препарата (экдизоида или ювеноида) формируются либо перфектные ДЛЛ, либо не следует морфогенетического ответа, и метаморфоз задерживается. Способность ювеноидов индуцировать ДЛЛ, вероятно, зависит от их персистентности в организме гусеницы и от способности оказывать проторакотропное действие.

Корреляция между введенной дозой АЮГ и процентом ДЛЛ отмечалась у *Ephestia cautella*, *Corcyra cephalonica* и *Tribolium castaneum*, причем сформировавшиеся ДЛЛ оказались перфектными и успешно прошли метаморфоз (Srivastava, Srivastava, 1983). Имеются также некоторые данные о зависимости индукции ДЛЛ от дозы гидропрена у гусениц *G. mellonella*, причем доза 0,01 мкг оказалась для этого недостаточной (Ciemioń и др., 1979).

Результаты настоящей работы не доказывают тесную корреляцию между данными ИД₅₀ по морфогенетическому биотесту и по биотесту индукции ДЛВ. Однако нет сомнения, что препараты с относительно высокой ЮГ-активностью (<0,1 мкг) по биотестам «тенебрио» и «галлерия» вызывали ДЛЛ у 50% гусениц — к таким относились препараты АЮГ-80А и *p*-этилфенил-6,7-эпоксигераниловый эфир (табл. 2). Для предварительной оценки ЮГ-активности большой группы препаратов достаточным оказалось применение одной единственной дозы (0,1 мкг/100 мг). Препараты, не способные индуцировать ДЛЛ даже у 20% особей одной серии, дальнейшего внимания не заслуживали, а с более активными целесообразно проводить обычные биотесты по морфогенетическим нарушениям.

Преимущество описанного нами метода испытания экдизоидов состоит в том, что он позволяет анализировать как ювеноиды, так и экдизоиды одним и тем же тест-объектом.

ЛИТЕРАТУРА

- Буров В. Н. Механизмы гормональной регуляции линьки и метаморфоза. — В кн.: Гормональная регуляция развития насекомых. Л., 1983, 44—63.
- Когерман А., Аммон К., Ранг К., Лэзтс К. Синтез АЮГ. 2. Алкилирование замещенных фенолов хлористым геранилдиметилфениламмонием. — Изв. АН ЭССР. Хим., 1979, 28, № 4, 257—260.
- Лэзтс К., Шмидт М., Каал Т., Куузик А., Вляимяэ Т. Синтез аналогов ювенильного гормона. 6. Получение и ювенильно-гормональная активность некоторых аминов, алкилированных 1-хлор-3-метил-5-алкокси-2-пентеном. — Изв. АН ЭССР. Хим., 1985, 34, № 3, 176—179.
- Abdel-Aal, Y. A. I. The effect of juvenile hormone analogue on the diapausing larvae of *Sesamia cretica* Led. (Lepidoptera, Noctuidae). — Inst. Pest Control, 1979, 21, N 3, 59—64.
- Beck, S. D. Growth and retrogression in larvae of *Tragoderma glabrum* (Coleoptera, Dermestidae). 2. Factors influencing pupation. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1971, 64, N 4, 946—949.
- Bogus, M. I., Cymborowski, B. Chilled *Galleria mellonella* larvae: mechanism of supernumerary moulting. — Physiol. Entomol., 1981, 6, N 4, 343—348.
- Chippendale, G. M. Hormonal regulation of larval diapause. — Ann. Rev. Entomol., 1977, 22, 121—138.
- Chippendale, G. M., Yin, C. M. Larval diapause of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*: further experiments examining its hormonal control. — J. Insect Physiol., 1979, 25, N 1, 53—58.
- Ciemior, K. E., Sehnal, F., Schneiderman, H. A. Moulting, growth and survival of *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera, Pyralidae) treated with juvenoids. — Z. angew. Entomol., 1979, 88, N 4, 414—425.
- Cymborowski, B., Bogus, M., Beckage, N. E., Williams, C. M., Riddiford, L. M. Juvenile hormone titres and metabolism during starvation — induced supernumerary larval moulting of the tobacco hornworm, *Manduca sexta* L. — J. Insect Physiol., 1982, 28, N 2, 129—135.
- Hwang-Hsu, K., Reddy, G., Krisna-Kumaran, A. Correlation between juvenile hormone esterase activity, ecdysone titre and cellular reprogramming in *Galleria mellonella*. — J. Insect Physiol., 1979, 25, N 1, 105—111.
- Maroy, P., Tarnoy, K. Moulting hormone during the last instar of *Galleria mellonella* larvae. — J. Insect Physiol., 1978, 24, N 3, 327.
- McCaleb, D. C., Krisna-Kumaran, A. Control of juvenile hormone esterase activity in *Galleria mellonella* larvae. — J. Insect Physiol., 1980, 26, N 1, 171—177.
- Piepho, H. Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie der Insektenmetamorphose über die Puppenhäutung der Wachsmotte *Galleria mellonella*. — Arch. Entwickl. — Mech. Org., 1942, 141, 367—393.
- Reddy, G., Hwang-Hsu, K., Krisna-Kumaran, A. Factors influencing juvenile hormone esterase activity in the wax moth *Galleria mellonella*. — J. Insect Physiol., 1979, 25, N 1, 65—71.
- Schneiderman, H. A. The strategy of controlling insect pests with growth regulators. — Mitteil. Schweizerischen Entomol. Gesellschaft., 1971, 44, N 1—2, 141—149.
- Sehnal, F. Kritisches Studium der Bionomie und Biometrik der in verschiedenen Lebensbedingungen gezüchteten Wachsmotte, *Galleria mellonella* L. — Ztschr. Wissenschaft. Zool., 1966, 174, 53—83.
- Sehnal, F., Schneiderman, H. A. Action of the corpora allata and of juvenilizing substances on the larval — pupal transformation of *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera). — Acta ent. bohemoslov., 1973, 70, N 5, 289—302.
- Sieber, R., Benz, G. The hormonal regulation of the larval diapause in the codling moth *Laspeyresia pomonella* (Lepidoptera, Tortricidae). — J. Insect Physiol., 1980, 26, N 8, 579—584.
- Slama, K. Some old concepts and new findings on hormonal control of insect morphogenesis. — J. Insect Physiol., 1975, 21, 921—935.
- Slama, K., Romanuk, M., Sorm, F. Insect Hormones and Bioanalogues. Wien—New York, 1974.
- Srivastava, U. S., Srivastava, R. C. Juvenoid — induced supernumerary larval instars certain stored grain insects. — Proc. Indian Acad. Sci. (Animal Sci.), 1983, 92, N 3, 263—276.
- Yin, C. M., Chippendale, G. M. Hormonal control of larval diapause and metamorphosis of the southwestern corn borer *Diatraea grandiosella*. — J. Exp. Biol., 1976, 54, N 2, 303—310.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
29/XII 1985

Институт химии
Академии наук Эстонской ССР

Aare KUUSIK, Luule METSPALU, Külli HIIESAAR,
Tiit KAAL, Oie HALDRE, Evi PIHU, Enok SEIN

VASTSE LISAKASVUJÄRGU ESILEKUTSUMINE VAHALEEDIKUL (*GALLERIA MELLONELLA*) JUVENOIDIDE JA EKDISOIDIDE ABIL NENDE BIOAKTIIVSUSE MÄÄRAMISEKS

Suure vahaleediku (*Galleria mellonella*) viimase (VII) kasvujärgu 3–20 tunni vanuste röövikute mõjutamine juvenoidide ja ekdisteroididega kutsus esile perfektsed lisakestmised (LK) ja lisakasvujärgu, kusjuures LK läbiteinud röövikute protsent sõltus preparaadi hormonaalse aktiivsuse tasemest ja doosist. Katsetatud 7 preparaadist osutusid kõige aktiivsemaks LK indutseerijaks JHA-80A ja p-kloorfenüül-6,7-epoksügeranüüleeter, millised formeerisid LK 50% isendeist 0,05 µg doosiga ($ID_{50}=0,05$). LK induktiooni järgi oli võimalik suhteliselt kiiresti kindlaks teha kõrge juvenoidse toimega ühendid ($ID_{50}>0,1$).

Ekdisterooniga manustamine andis analoogilisi tulemusi, kusjuures preparaadi süstitamisel oli ID_{50LK} tunduvalt väiksem kui pindmisel manustamisel.

LK indutseerimise eeldatav hormonaalne mehhanism juvenoidide puhul seisneb nende võimes avaldada protorakotroopset toimet, mille tagajärjel protorakaalnäärmed eritavad enneaegselt ekdisooni (kestumishormooni). Ekdisteroidide manustamisel saavutatakse juveniilhormooni ja kestumishormooni üheaegne sisaldus hemolümfis VII kasvujärgu algul, mille tagajärjeks ongi LK.

Aare KUUSIK, Luule METSPALU, Külli HIIESAAR,
Tiit KAAL, Oie HALDRE, Evi PIHU, Enok SEIN

INDUCTION OF SUPERLARVAE OF *GALLERIA MELLONELLA* BY JUVENOIDS AND ECDYSOIDS AS A BASIS FOR THEIR BIOLOGICAL ASSAYS

Galleria mellonella was reared on standard artificial diet at 30°C and in constant darkness. One-day-old last instar larvae were topically treated with diverse doses of seven compounds of different hormonal activity. Each experimental group consisted of 20–25 insects.

The production of perfect supernumerary larval moults (slm) by juvenoid treatment represents the most categorical juvenilizing effect in *G. mellonella*. Induction of slm by juvenoids is accompanied by an acceleration of moulting; however, the low doses of the juvenoid, failing to evoke a morphological effect, cause a prolongation of the last larval instar.

Only the early part (0-day old larvae) of the life of the last larval instar was sensitive to juvenoid action inducing perfect slm. Larval-pupal intermediates were not produced even when larger doses had been given to 0-day-old larvae (at 3–20 hrs). Treatments causing a development of perfect superlarva typically induced precocious moulting which was assumed as a prothoracotropic effect of the juvenoids. The perfect supernumerary instar larvae fed normally show a complete metamorphosis and produce pupae and adults.

The production of perfect supernumerary larvae depends on the dose; and namely it took place when the application of the juvenoid was performed within 3 hrs and 30 hrs. Juvenoids were applied topically in a 1 µl drop of ethanol. In the topical treatment the threshold dose for the production of perfect slm is only 0.001 µg of the juvenoid (JHA-80A) when 20% of 0-day-old larvae show that effect, while 50% of larvae of the same age show slm with 0.05 µg of the juvenoid.

Ecdysterone was injected into the body cavity in 0.5 µl of 10% ethanol water solution in an amount of 5 µg/100 mmg. The injection of ecdysterone produced juvenile hormone-like effects, when the treatments were made just after the last larval ecdysis (at 3–20 hrs). The injection of 0.01 µg ecdysterone yields perfect slm in 30% of cases and 90% with 1 µg. In topical treatment the threshold dose for the production of perfect slm was 0,1 µg, with 15% of 0-day-old larvae showing that effect.

УДК 632.651

Erika MÄGI

INFLUENCE OF CEREAL CROPS ON THE MULTIPLICATION RATE OF THE CEREAL CYST NEMATODE *HETERODERA AVENAE* WOLLENWEBER

Abundant research by several authors has been conducted into the biology and ecology of the cereal cyst nematode, the main agricultural pest in permanent cereal growing districts (Gair et al., 1968; Kerry, Hague, 1974; Meagher, 1977; Rivoal, 1979, 1983; Brown, 1984; et al.). Most of the effort has been directed to population studies in field conditions and multiplication investigations of the nematode in glasshouse experiments (Meagher, Brown, 1974; Graham, Stone, 1975; Kerry, Jenkinson, 1976; Cook, 1977; Spaull, Hague, 1978; Seinhorst, 1981; et al.).

The purpose of this study is to investigate the reproduction of the cereal cyst nematode in the Estonian SSR. It is evident that increasing the cereal growing areas leads to the distribution of the nematode. Nevertheless, in the Estonian SSR, the pest has been observed in light sandy soils, but not in heavy, poorly structured ones.

The results of our observations in a severely damaged cereal field and a pot experiment with *H. avenae* are presented here.

Material and methods

The investigations on the reproduction rate of the cereal cyst nematode were carried out in a field of the collective farm Paistu at Sultsi, Viljandi District. Twenty-five one-kilogramme soil samples, each containing 20 subsamples, were taken from the infested foci measuring 5—50 m², twice a season: in spring after sowing and in summer before harvesting.

The cysts were extracted from air-dried soil. The egg contents and free larvae in cysts were counted after crushing the cysts under a binocular microscope.

The relationships between the initial (P_i) and final (P_f) population levels per each season give information about the multiplication rate of the nematode. The mean densities of the eggs and larvae per 1 kg of soil in the infested field were calculated. The minimal and maximal amounts of eggs and larvae per cyst content were plotted against the cereal vegetation in 1978—1983.

A pot experiment was carried out in an unheated glasshouse where the diurnal temperature ranged from 10—25 °C. Five pots per crop, each containing 150 g of soil with 18 cysts, were sown with a single seed. The pots, including five unplanted controls, were placed in the glasshouse at the end of April. After two months of growing, the plants were removed in June in order to estimate the number of the white females on the roots. At the end of the experiment the proportion of hatched larvae and the multiplication rate of the nematode were calculated.

At the same time in spring, batches of 5 cysts of an approximately equal size, with root diffusates or soil water in five replicates, were tested

in laboratory so as to assess the number of the hatched larvae. The diffusates were obtained by diurnal leaching of cereal plants with intact roots in distilled water. The hatched larvae were counted at three-day intervals during 1.5 months.

Results

The results presented in Fig. 1 show that in a field where cereal crops were grown in six successive seasons the multiplication rate of *Heterodera avenae* increases in the fifth season to the maximal value (point 5). E_q is the logistic equilibrium point, showing neither an increase nor a decrease in population density. The fluctuation of the relation P_f/P_i about the equilibrium level is evident after permanent cultivation of barley. Winter rye (point 4) shows the minimal value of the multiplication rate; however, an appreciable increase of the P_f/P_i values was indicated in 1979, 1980 and especially in 1982, the first season after the cultivation of rye.

The sloping of the straight line N 1 drawn through the points of data under an angle of 33° ($\tan 0.649$) shows slight fluctuations and indicates an approach to the equilibrium. The angle of the slope of the second line — 78° ($\tan 4.705$) shows considerable fluctuations in comparison with the equilibrium level.

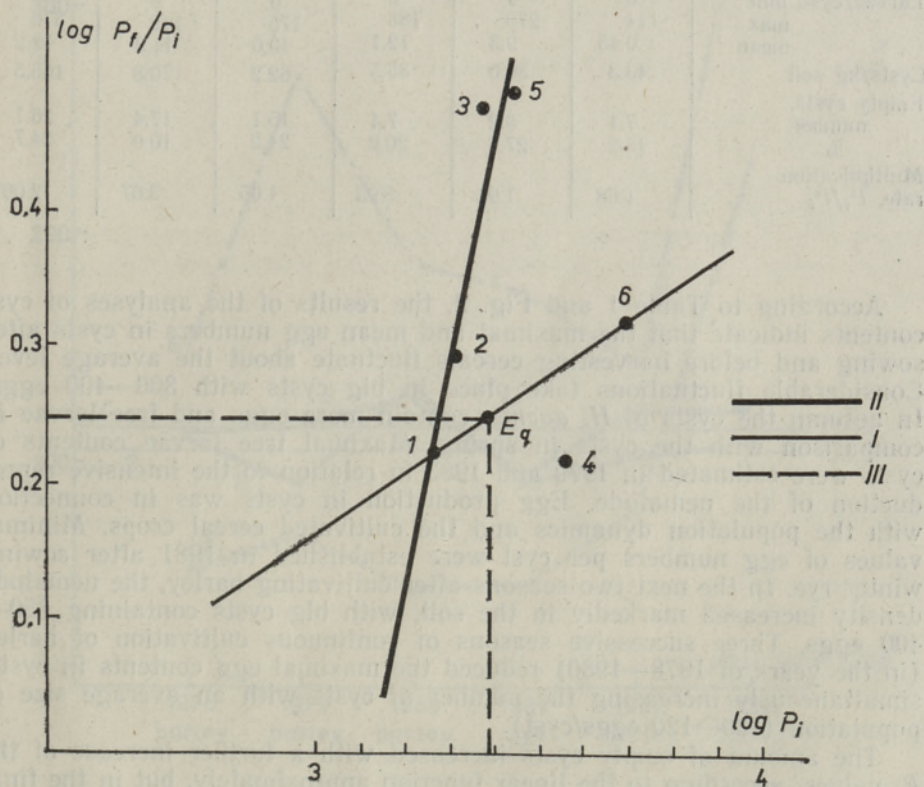


Fig. 1. Multiplication rate of *Heterodera avenae* in relation to initial population level after sowing. I — multiplication rate in 1978 and 1983, II — data in 1979, 1980 and 1982, III — coordinates of the E_q — point; E_q — logistic equilibrium point. Multiplication rates: 1 — in 1978, 2 — in 1979, 3 — in 1980, 4 — in 1981, 5 — in 1982, 6 — in 1983.

Table 1

Average rates of egg and cyst production by *Heterodera avenae* per kg of soil and the contents of cysts in relation to cereal growing years

Multiplication of the nematode	Years and crop					
	1978, barley	1979, barley	1980, barley	1981, rye	1982, barley	1983, barley
Initial population (eggs/kg soil)	1825±85.2	2038±90.2	2415±100.2	3574±119.4	2716±108.1	4910±140.1
Eggs/cyst, min	4	2	12	2	4	7
max	398	430	320	314	319	400
mean	109.3	92.4	135.5	89.4	101.7	108.6
Larvae/cyst, min	0	0	0	0	0	0
max	53	68	43	43	78	230
mean	2.3	4.7	2.5	10.0	14.4	27.5
Cysts/kg soil	30±7	24±5	32±3	44±7	38±5	57±4
Empty cysts, number	6.6	5.1	18.3	19.0	11.4	24.5
%	20.0	20.0	56.2	43.2	30.0	42.1
Final population (eggs/kg soil)	3081±111.0	4046±127.0	7140±168.4	3762±121.0	8360±182.8	10269±202.0
Eggs/cyst, min	7	8	2	5	3	7
max	452	411	376	315	413	423
mean	111.5	112.3	129.1	90.0	122.1	121.5
Larvae/cyst, min	0	0	0	0	0	0
max	114	270	188	175	142	370
mean	0.45	9.3	12.1	10.0	11.3	19.2
Cysts/kg soil	43.3	30.0	35.5	62.2	170.8	105.5
Empty cysts, number	7.1	8.2	7.4	15.1	17.4	26.1
%	18.2	27.6	20.0	24.2	10.0	24.7
Multiplication rate, P_i/P_i	1.68	1.98	2.95	1.05	3.07	2.09

According to Table 1 and Fig. 2, the results of the analyses of cyst contents indicate that the maximal and mean egg numbers in cysts after sowing and before harvesting cereals fluctuate about the average level. Considerable fluctuations take place in big cysts with 300—400 eggs. In autumn the cysts of *H. avenae* contain more eggs and free larvae in comparison with the cysts in spring. Maximal free larvae contents of cysts were estimated in 1979 and 1983 in relation to the intensive reproduction of the nematode. Egg production in cysts was in connection with the population dynamics and the cultivated cereal crops. Minimal values of egg numbers per cyst were established in 1981 after sowing winter rye. In the next two seasons after cultivating barley, the nematode density increased markedly in the soil, with big cysts containing 350—400 eggs. Three successive seasons of continuous cultivation of barley (in the years of 1978—1980) reduced the maximal egg contents in cysts, simultaneously increasing the number of cysts with an average size of population (100—120 eggs/cyst).

The amount of empty cysts increased with a further increase of the P_i values, according to the linear function approximately, but in the final populations of the last years the quantity of empty cysts was proportionally smaller.

The multiplication rate of *H. avenae* increased gradually to the figure in the year of 1980 but in 1981, after growing rye, it diminished to 1.05, and the maximal value was estimated after growing barley in 1982

(3.07). Nevertheless, the observed maximal nematode density in 1983 ($P_f=10269$) and the multiplication rate of the nematode decreased again to 2.09.

For determining the multiplication rate of the nematode in glasshouse conditions, a pot experiment with six cereal cultivars and maize was carried out. Table 2 demonstrates a high susceptibility of the tested cereal cultivars to *H. avenae*. On the roots of maize we estimated seven cysts

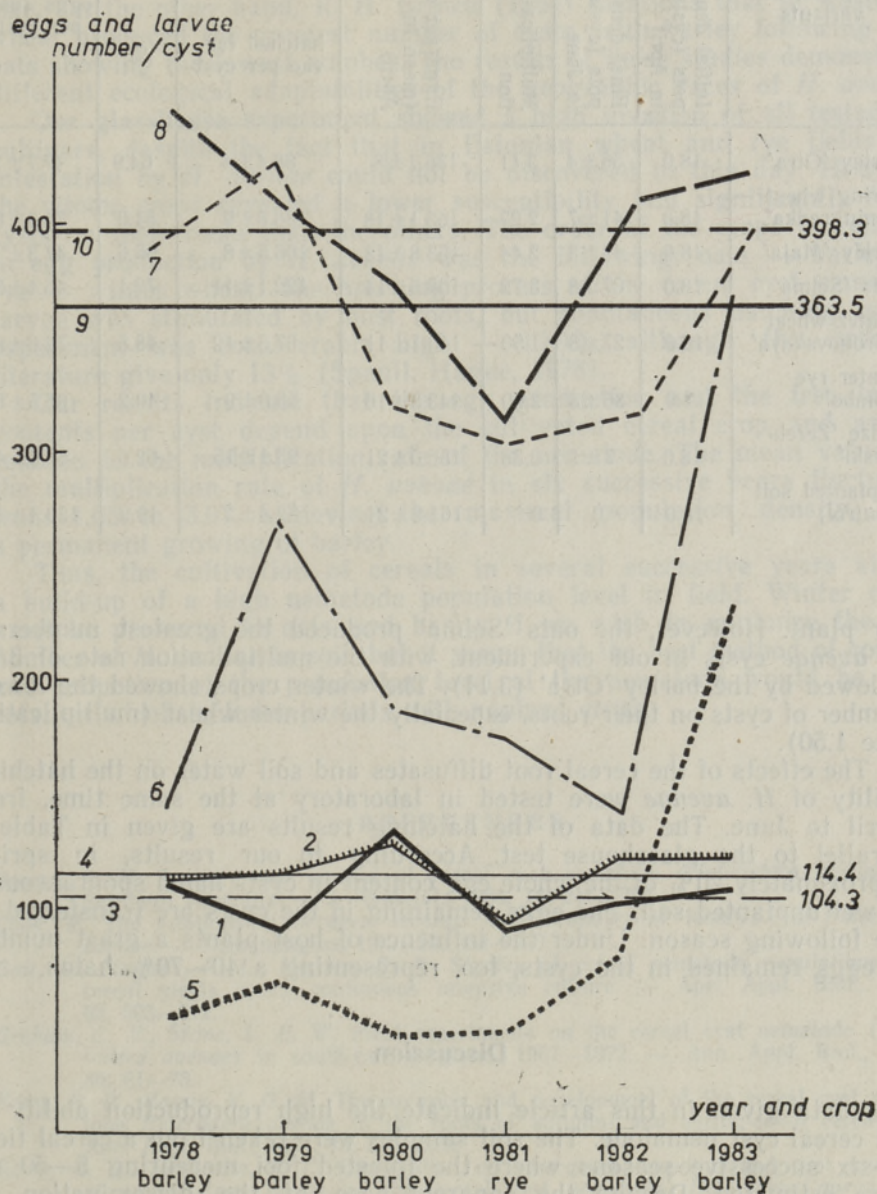


Fig. 2. *Heterodera avenae* cyst contents in 1978—1983. 1 — average egg number in spring (P_i), 2 — average egg number in cysts before harvesting (P_f), 3 — mean value of eggs/cyst in spring per 6 seasons (P_i), 4 — mean value of eggs/cyst before harvesting per 6 seasons (P_f), 5 — maximal larval number in cysts (P_i), 6 — maximal larval number in cysts (P_f), 7 — maximal egg number in cysts (P_i), 8 — maximal egg number in cysts (P_f), 9 — mean maximal value of egg number per 6 seasons (P_i), 10 — mean maximal value of egg number per 6 seasons (P_f).

Table 2

Reproduction and emergence of *Heterodera avenae* on six cereal cultivars and maize grown in Estonia

Experiment variants	Initial density in pots (cysts/plant) in April	Final density in pots (cysts/plant) in June	Multiplication	Eggs per cyst (mean in April)	Emergence of larvae (laboratory test)		Remaining eggs (mean per cyst)
					hatched larvae per cyst	%	
Barley 'Otra'	18.0	56±4	3.11	136.1±8	88.4±4	64.9	47.7±7
Spring wheat 'Leningradka'	18.0	41±7	2.27	163.1±18	88.8±9	54.0	74.3±6
Barley 'Maja'	18.0	44±3	2.44	153.8±13	106.5±8	68.6	47.3±3
Oats 'Selma'	18.0	67±8	3.72	168.5±14	122.1±11	72.1	46.4±3
Winter wheat 'Mironovskaya'	18.0	27±3	1.50	140.1±11	67.5±12	48.5	72.6±8
Winter rye 'Vambo'	18.0	36±3	2.00	143.5±16	58.0±9	40.2	85.5±5
Maize 'Zerebnovski'	18.0	7±1	0.38	150.0±21	93.1±15	62.0	56.9±4
Unplanted soil (control)	18.0	0	0	161.8±21	32.4±2	19.9	129.4±12

per plant. However, the oats 'Selma' produced the greatest number of *H. avenae* cysts in our experiment, with the multiplication rate of 3.72, followed by the barley 'Otra' (3.11). The winter crops showed the lowest number of cysts on their roots, especially the winter wheat (multiplication rate 1.50).

The effects of the cereal root diffusates and soil water on the hatching ability of *H. avenae* were tested in laboratory at the same time, from April to June. The data of the hatching results are given in Table 2 parallel to the glasshouse test. According to our results, in spring approximately 20% of the whole egg content in cysts hatch spontaneously in wet unplanted soil. The eggs remaining in the cysts are transferred to the following season. Under the influence of host plants a great number of eggs remained in the cysts, too, representing a 40—70% hatch.

Discussion

The data given in this article indicate the high reproduction ability of the cereal cyst nematode. The soil samples were taken from a cereal field in six successive seasons where the infested foci measuring 5—50 m² were estimated. Despite the apparent ease of the dissemination of *Heterodera avenae* by wind and agricultural implements, the areas adjacent to the diseased foci (even in the same field) did not get infested. As marked by J. W. Meagher (1968) and R. H. Brown (1984), the distribution of the nematode is mainly influenced by the soil type. The disease acquires a serious form in lighter soils.

The data of R. Cook (1977) indicate that in glasshouse experiments a minimum of 28 days of growing on the host plant was necessary

before egg production. Nevertheless, the females that were allowed to feed longer produced more eggs and formed larger cysts. Our results show that the optimal time for pot experiments was up to seven weeks.

According to B. R. Kerry and S. C. Jenkinson (1976), in England the oats were attacked most severely, followed by wheat and barley. A. M. Spaul and N. G. Hague (1978) agree that the early invasion was heavy in most of the oats cultivars, whereas barleys usually contained fewer nematodes. The differences in the invasions were not related to root size. On the other hand, R. H. Brown (1984) mentions that in Australia wheat produced the greatest number of cysts, with barley following and oats showing the lowest number. The results of those studies demonstrate different ecological adaptabilities of the geographic races of *H. avenae*.

Our glasshouse experiment showed a high invasion of all tested six cultivars, despite the fact that in Estonian wheat and rye fields the infestation by *H. avenae* could not be discovered to this day. However, the winter crops revealed a lower susceptibility and significantly fewer cysts on their roots than the others. The order of the crops in relation to egg production by *H. avenae* was the following: oats — barley — rye — winter wheat. The hatching process of the cereal cyst nematode larvae was stimulated by host roots, but spontaneous hatching in the experiment was considerably high — 19.9%, although the data of literature give only 13% (Spaul, Hague, 1978).

Our results indicate that the egg production and the free larvae contents per cyst depend upon the cultivated cereal crop and are in relation to the multiplication rate of the nematode. The mean values of the multiplication rate of *H. avenae* in six successive years fluctuated from 1.05 to 3.07, achieving the maximal population density after a permanent growing of barley.

Thus, the cultivation of cereals in several successive years allows a build-up of a high nematode population level in field. Winter crops must be preferred to oats and barley if we wish to minimize the egg number of *H. avenae* in soil, but it seems that the best method of control and reduction of the population level of the nematode would be crop rotation which includes periods with nonhost crops.

REFERENCES

- Brown, R. H. Ecology and control of cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) in Southern Australia. — J. Nematol., 1984, 16, 216—222.
- Cook, R. The relationship between feeding and fecundity of females of *Heterodera avenae*. — Nematologica, 1977, 23, 403—410.
- Gair, R., Mathias, P. L., Harvey, P. N. Studies of cereal nematode populations and cereal yields under continuous intensive culture. — Ann. Appl. Biol., 1968, 63, 503—512.
- Graham, C. V., Stone, L. E. W. Field experiments on the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) in south-east England, 1967—1972. — Ann. Appl. Biol., 1975, 80, 61—73.
- Kerry, B. R., Hague, N. G. M. The invasion and development of the cereal cyst nematode *Heterodera avenae* in the roots of autumn- and spring-sown cereals. — Ann. Appl. Biol., 1974, 78, 319—330.
- Kerry, B. R., Jenkinson, S. C. Observation on emergence, survival and root invasion of second-stage larvae of the cereal cyst nematode, *Heterodera avenae*. — Nematologica, 1976, 22, 467—474.
- Meagher, J. W. The distribution of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) in Victoria and its relation to soil type. — Austr. J. Exp. Agric. Anim. Husb., 1968, 8, 637—640.
- Meagher, J. W. World dissemination of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) and its potential as a pathogen of wheat. — J. Nematol., 1977, 9, 9—15.
- Meagher, J. W., Brown, R. H. Microplot experiments on the effect of plant hosts on populations of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) and on the subsequent yield of wheat. — Nematologica, 1974, 20, 337—346.

- Rivoal, R. Biologie d'*Heterodera avenae* Wollenweber en France II. Étude des différences dans les conditions thermiques d'éclosion des races Fr₁ et Fr₄. — Revue Nématol., 1979, 2, 233—248.
- Rivoal, R. Biologie d'*Heterodera avenae* Wollenweber en France III. Evolution des diapauses des races Fr₁ et Fr₄ au cours de plusieurs années consécutives; influence de la température. — Revue Nématol., 1983, 6, 157—164.
- Spaull, A. M., Hague, N. G. M. Influence of cereal cultivar on the population dynamics of the cereal cyst-nematode, *Heterodera avenae*. — Nematologica, 1978, 24, 376—383.
- Seinhorst, J. W. Growth and yield of oats at a range of *Heterodera avenae* densities and under different watering regimes. — Nematologica, 1981, 27, 52—71.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Zoology and Botany

Received
Apr. 15, 1985

Erika MAGI

TERAVILJADE MÕJUST KAERA-KIDUSSI *HETERODERA AVENAE* WOLLENWEBER PALJUNEMISMÄÄRALE

On esitatud andmed aastail 1978—1983 teraviljapõllul tehtud vaatluste ja mullaproovide analüüsi tulemuste kohta. Samuti esitatakse vegetatsioonikatse tulemused Eesti NSV-s rajoonitavate teraviljade mõju kohta kaera-kiduussi paljunemismäärale kasvuhoonetingimustes.

Selgitati, et kaera-kiduussi paljunemismäär teraviljade iga-aastaselt kasvatamisel kõigub põllul kultuurist olenevalt 1,05 ja 3,07 vahel, nõukatses 1,50 ja 3,72 vahel. Nematoodide arvukuse absoluutväärtus mullas tõuseb odrakülvi järel pidevalt, saavutades kuuenda aasta lõpuks maksimumi. Seega kujunevad külvikordadeta põllul soodsad tingimused parasiidi populatsiooni järjekindlaks suurenemiseks.

Katsetingimustes nakatusid nii suvi- kui taliviljad, kuid viimaste puhul oli parasiidi paljunemismäär 1,5—2 korda väiksem. Parimaks peremeestaimeks kaera-kiduussile osutus kaer, sellele järgnesid oder, rukis ja talinisu.

Эрика МЯГИ

ВЛИЯНИЕ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР НА СТЕПЕНЬ РАЗМНОЖЕНИЯ ОВСЯНОЙ ЦИСТООБРАЗУЮЩЕЙ НЕМАТОДЫ *HETERODERA AVENAE* WOLLENWEBER

Изучение динамики степени размножения овсяной нематоды проводили в 1978—1983 гг. на зараженном поле в Вильяндийском районе, где зерновые культуры возделывались без севооборота. Результаты анализа почвенных проб показали, что средний уровень степени размножения овсяной нематоды колебался в зависимости от культивируемого растения-хозяина: 1,68 — ячмень (1978), 1,98 — ячмень (1979), 2,95 — ячмень (1980), 1,05 — рожь (1981), 3,07 — ячмень (1982) и 2,09 — ячмень (1983). Степень размножения нематоды при посеве ячменя постепенно увеличивалась, после возделывания ржи — резко уменьшалась до минимума, а после возделывания ячменя достигала максимального уровня.

Данные вегетационного опыта показали, что наилучшим растением-хозяином для овсяной нематоды в условиях эксперимента оказался овес (степень размножения 3,72) и ячмень (3,11). Результаты опыта подтвердили, что после возделывания озимых культур (рожь, пшеница) численность популяции овсяной нематоды возросла не больше чем в 1,5—2 раза, т.е. практически в 2 раза меньше, чем после яровых (овес, ячмень).

Процент вылупившихся личинок по отношению к их общему числу в цистах также показывал аналогичную корреляцию с возделываемыми видами зерновых. Так, у овса 'Селма' процент вылупившихся личинок — 72,1, ячменя 'Отра' — 64,9, озимой пшеницы 'Мионовская' — 48,5 и ржи 'Вамбо' — 40,2. Вылупление личинок в зараженной почве без растений (контроль) в конце эксперимента составляло около 20%.

УДК 633.1 : 575.1/3 : 577.15

Велло ЯАСКА

ИЗОФЕРМЕНТНЫЙ АНАЛИЗ СИНТЕТИЧЕСКИХ АМФИДИПЛОИДОВ ПШЕНИЧНОГО ТИПА

Современная селекция пшеницы основывается главным образом на использовании мирового генофонда культурных видов путем межсортовой и межвидовой гибридизации с последующим отбором ценных форм. Несмотря на большие успехи, селекция на основе генофонда только культурных видов пшениц имеет пределы своих возможностей. В ходе многовековой предшествующей селекции дошедшие до нас сорта пшеницы утратили многие гены, обеспечивавшие комплексную устойчивость к фитопатогенам и экстремальным условиям внешней среды у их дикорастущих сородичей (Feldman, Sears, 1981). Обеднение генофонда зерновых культур, их генетическая эрозия продолжается и в наши дни в связи с выращиванием на больших площадях ограниченного числа сортов интенсивного типа, дающих высокие урожаи в благоприятных условиях при точном соблюдении комплекса агротехнических мероприятий.

Для создания более устойчивых к неблагоприятным воздействиям сортов целесообразно привлечь в селекцию дикорастущих сородичей — носителей генов устойчивости. Известно (Мигушова, 1975), что культурные пшеницы по своей генетической природе являются аллополиплоидами, сочетающими геном А диплоидной пшеницы с геномами В и Д диких диплоидных видов близкородственного к пшенице рода эгилопса *Aegilops* L. Наши исследования показали (Яаска, 1974, 1976а; Jaaska, 1980), что культурные виды полиплоидных пшениц характеризуются поразительным постоянством генов, контролирующих изоферменты многих ферментов, и низким уровнем внутривидовой изменчивости аллельных изоферментов — аллозимов, по сравнению с дикорастущими видами и диплоидными сородичами-предшественниками. Было установлено (Яаска, 1974, 1976а; Jaaska, 1980, 1981), что современные диплоидные эгилопсы *Ae. speltoides* Tausch s. l. (incl. *Ae. aucteri* auct., non Boiss.) и *Ae. tauschii* Coss. (= *Ae. squarrosa* auct., non L.), предковые формы которых были донорами геномов В и Д культурных видов пшениц, являются «хранилищем» богатого аллельного генофонда ряда мономорфных у культурной пшеницы ферментов. Среди этих и близкородственных им природных видов эгилопса и пшеницы часто встречаются биотипы — носители генов устойчивости к фитопатогенам (Кравченко и др., 1976; Мигушова и др., 1980; Dhaliwal, Gill, 1982). Имеются примеры успешного переноса генов устойчивости от этих диплоидов в культурную гексаплоидную пшеницу (Dvořák, 1977; Dvořák, Knott, 1980; Kerber, Dyck, 1978).

Обогащение генофонда культурных видов пшеницы путем отдаленной межвидовой и межродовой гибридизации с выбранными генотипами дикорастущих сородичей, несущих гены устойчивости к болезням, вредителям и к неблагоприятным стрессовым условиям среды имеет большую реальную перспективу (Sharma, Gill, 1983). Рациональный путь

привлечения в селекцию полиплоидной культурной пшеницы генофонда ее диплоидных сородичей лежит через использование искусственно созданных, т. е. синтетических эгилопно-пшеничных и пшенично-эгилопсных амфидиплоидов в качестве связывающего звена для облегчения интрогрессии генов на полиплоидный уровень (Dewey, 1980).

Видоспецифичные изоферменты были успешно использованы (Яска, 1974, 1976а; Jaaska, 1978 и др.) для анализа геномного состава естественных полиплоидных видов пшеницы и эгилопса. В настоящей статье представлены данные, иллюстрирующие возможности использования некоторых разработанных нами изоферментных маркеров для геномного анализа синтетических межвидовых пшенично-пшеничных, эгилопно-пшеничных и пшенично-эгилопсных амфидиплоидов.

Материал и методика

Исследовали следующие амфидиплоиды и их родительские виды из коллекции отдела пшеницы Всесоюзного НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова:

1) японские амфидиплоиды *T. dicoccoides* x *Ae. tauschii* (образцы К-45954 и К-47747), *T. dicoccon* x *Ae. tauschii* (К-45917, К-45921), *T. durum* x *Ae. tauschii* (К-45918, К-45922, К-45923), *T. turgidum* x *Ae. tauschii* (К-45919), *T. boeoticum* x *Ae. uniaristata* (К-2248), *Ae. longissima* x *T. boeoticum* (К-2327), *Ae. sharonensis* x *T. boeoticum* (К-2328), *T. timopheevii* x *Ae. tauschii* (= *T. kiharae*, К-47897), *T. timopheevii* x *Ae. umbellulata* (К-45920);

2) синтетический амфидиплоид Д. Костова *T. timopheevii* x *T. monococcum* (= *T. timococcum*, К-43805) и его спонтанный природный аналог *T. zhukovskyi* (К-43063);

3) амфидиплоид О. Сорокиной *T. durum* x *Ae. longissima* (К-43644);

4) амфидиплоид Г. Иванова *Ae. tauschii* ssp. *strangulata* x *T. boeoticum* (= *T. palmovae* G. Ivanov);

5) амфидиплоиды Э. Таврина *T. durum* x *T. monococcum* и *T. cartholicum* x *T. monococcum*.

От проф. П. А. Гандиляна (Армянский сельхозинститут) были получены следующие созданные им новые амфидиплоиды:

1) *T. timopheevii* x *Ae. tauschii* (= *T. kiharae* Dorof. et Migush.);

2) *Ae. tauschii* x *T. urartu* (= *T. erebunii* Gandil.);

3) *T. sinskajae* x *T. urartu*, *T. monococcum* x *T. urartu*.

Ферментные экстракты из тканей 4—6 дневных этилированных проростков приготавливали и подвергали электрофорезу (ЭФ) или изoeлектрическому фокусированию (ИЭФ) в пластинках полиакриламида (ПАА) по ранее описанной методике (Яска, Яска, 1977; Jaaska, Jaaska, 1982). После ЭФ или ИЭФ гели окрашивали для выявления изоферментов кислой фосфатазы, алкогольдегидрогеназы, аспартат-аминотрансферазы и супероксиддисмутазы в гистохимических реакционных смесях (Яска, 1976а, б; Jaaska, 1978, 1981; Jaaska, Jaaska, 1982). Окрашенные гели (энзимограммы) фиксировали в смеси этиловый спирт—вода — концентрированная HCl (10:39:1) и фотографировали (фотопленка «Микрат 200»).

Изоферменты, контролируемые отдельными генными локусами, называются нами гетерозимами (Jaaska, Jaaska, 1984) и обозначаются заглавными буквами. Аллельные и гомеоаллельные (у полиплоидов) изоферменты гетерозимов, т. е. аллозимы и гомеозимы, обозначены цифровыми величинами ЭФ-подвижности (шкала 0—100) или изoeлектрических точек (ИЭТ) после буквенного символа гетерозима.

Кислая фосфатаза (фосфогидролаза ФГ-Б) колеоптиля молодых 4—6-дневных этилированных проростков синтетических амфидиплоид-

дов выявляет на ЭФ-энзимограммах (рис. 1) простое суммирование изофосфатаз, свойственных их родительским видам. На энзимограммах амфидиплоидов, полученных с участием *Ae. tauschii*, имеется характерный медленный дублет изофосфатаз и выявляются различия по изофосфатазам второго родителя. Многие изученные амфидиплоиды, полученные от скрещивания тетраплоидных эммеров (*T. dicoccoides*, *T. dicoccon*, *T. durum*, *T. turgidum*) с диплоидным эгилопсом *Ae. tauschii* имеют одинаковую энзимограмму (рис. 1, 2), свойственную и культурной гексаплоидной мягкой пшенице (Jaaska, 1969; Jaaska, Jaaska, 1970). Некоторые образцы амфидиплоидов (К-45922 и К-45923) все же имеют изменения в подвижности изофосфатаз, контролируемых тетраплоидным родителем.

Пшенично-эгилопсные амфидиплоиды, полученные на основе эммеров и *T. timopheevii*, выявили на энзимограммах (рис. 1) четкие различия по свойственным этим видам изофосфатазам. Синтетический амфидиплоид *T. timococsum* и его природный аналог *T. zhukovskyi* с западно-грузинского эндемичного ценоза «Зандури» имели одинаковую энзимограмму кислой фосфатазы (на рис. 1 не представлена) с изофосфатазами обоих родительских видов.

Диплоидные пшеницы *T. urartu* и *T. boeoticum* отличаются друг от друга по небольшому сдвигу в ЭФ-подвижности изофосфатаз (Яска, 1974, 1976а). Этот сдвиг сохраняется и на энзимограммах амфидиплоидов *Ae. tauschii* х *T. urartu* и *Ae. tauschii* *T. boeoticum* (рис. 1, 10—13), где наблюдается кодоминантное проявление изофосфатаз родительских видов.

Алкогольдегидрогеназа (АДГ-А) среди видов пшеницы и эгилопса имеет значительно меньшую аллозимную изменчивость, чем кислая фосфатаза, что ограничивает возможность применения этого фермента в геномном анализе амфидиплоидов. Известно (Яска, 1976б), что диплоидные пшеницы и эгилопсы имеют одинаковый по ЭФ-подвижности аллозим А56 (рис. 2, 1, 2), характерный и тетраплоидным пшеницам секции *Timopheevii*, тогда как тетраплоидным пшеницам группы эммера и гексаплоидам группы мягкой пшеницы характерен гетерозиготный триплетный фенотип А56/А62 (рис. 2, 3, 7). *T. zhukovskyi* и его синтетический аналог *T. timococsum* выделяются среди гексаплоидных пшениц гомозиготным фенотипом АДГ-А56, свойственным их родительским видам (рис. 2, 6).

Исключением на фоне общей эволюционной консервативности АДГ-А среди диплоидных пшениц и эгилопсов является фиксация у типового подвида *Ae. tauschii* уникального аллозима А61, имеющего четкий сдвиг в ЭФ-подвижности по сравнению с обычным аллозимом А56, характерным для остальных диплоидов и для подвида *Ae. tauschii* ssp. *strangulata* (рис. 2, 9—10 и 15—16). Наличие такого четкого диагностического различия позволяет уточнить, какой из двух подвидов был использован для получения амфидиплоидов (рис. 2) или участвовал в происхождении естественных аллополиплоидов (Jaaska, 1981).

Оба изученные нами образца амфидиплоида *T. timopheevii* х *Ae. tauschii*, японский и армянский, имели одинаковый гетерозиготный триплетный фенотип А56/А61 (рис. 2, 5, 8, 11). Такой результат показывает, что при создании обоих амфидиплоидов эгилопсовым родителем был *Ae. tauschii* ssp. *tauschii*, а также что АДГ-А у амфидиплоида проявляет свойство кодоминантного наследования дивергентных аллозимов родительских видов с появлением дополнительного гибридного изофермента промежуточной ЭФ-подвижности, что характерно для димерных ферментов.

Быстрый изофермент триплетного фенотипа полиплоидных пшениц А62 и аллозим А61 типового подвида *Ae. tauschii* имеют весьма незна-

чительный, но тем не менее уловимый на энзимограммах сдвиг в ЭФ-подвижности, отраженный в различной ширине триплетных фенотипов соответствующих амфидиплоидов (рис. 2, 7, 8, 10—12). Японские амфидиплоиды типа мягкой пшеницы, полученные от скрещивания тетраплоидного эммера с *Ae. tauschii*, как и сами мягкие пшеницы, имели триплетный фенотип А56/А62, характерный уже тетраплоидному родителю. Это означает, что геном D этих полиплоидов происходит от *Ae. tauschii* ssp. *strangulata* с обычным аллозимом А56.

У тетраплоидов *Ae. tauschii* x *T. boeoticum* и *Ae. tauschii* x *T. urartu* обнаружен гомозиготный однополосный фенотип А56 (рис. 2, 14, 17), соответствующий имеющимся сведениям об использовании при их синтезе подвида *strangulata*.

Аспартат-аминотрансфераза (ААТ) проростков выявляется на энзимограммах (рис. 3) в виде трех генетически независимых изоферментов — гетерозимов ААТ-А, ААТ-Б и ААТ-В. Закономерности эволюционной изменчивости гетерозимов ААТ среди естественных полиплоидов пшеницы и эгилопса и их диплоидных сородичей изучены нами ранее (Jaaska, 1976, 1981).

Было установлено, что два подвида *Ae. tauschii*, типовой и *strangulata* различаются не только по аллозимам АДГ-А, но также и по аллозимам ААТ-Б, что позволило уточнить донор генома D естественных полиплоидов на уровне подвида *Ae. tauschii*. Типовой подвид *tauschii* имеет медленный аллозим Б58, тогда как подвиду *strangulata* характерен быстрый аллозим Б62 (рис. 3, 7, 13, 14). Все диплоидные и тетраплоидные пшеницы, как и пшенично-пшеничные амфидиплоиды Э. Таврина и П. Гандиляна, имеют одинаковый гомозиготный фенотип аллозима Б58 (рис. 4, 1—4 и Jaaska, 1976). У всех видовых таксонов мягкой пшеницы, как и у их синтетических аналогов типа эммер x *Ae. tauschii* появляется расширенная зона ААТ-Б (рис. 3, 5, 6), состоящая из трех близких полос изоферментов. Из них две крайне соответствуют аллозимам Б58 и Б62, а промежуточная полоса гибридного изофермента указывает на димерную структуру ААТ-Б.

Выявление у большинства изученных образцов синтетических гексаплоидов типа мягкой пшеницы триплетного фенотипа Б58/62 указывает на кодоминантное проявление у них гомеоаллельных изоферментов обоих родительских видов — Б58 от тетраплоидного эммера и Б62 от *Ae. tauschii* ssp. *strangulata*. В отличие от этого, их образец К-45721, как и оба изученные образца амфидиплоида *T. kiharae* имели гомозиготный узкополосный фенотип с изоферментом Б58 (рис. 3, 8), что свидетельствует об использовании при их создании типового подвида *Ae. tauschii* в полном согласии с приведенными в предыдущем разделе данными по АДГ-А.

Наличие у синтетических амфидиплоидов *Ae. tauschii* x *T. urartu* и *Ae. tauschii* x *T. boeoticum* расширенной полосы ААТ-Б с триплетом Б58/Б62 (рис. 3, 12, 15) соответствует данным об использовании при их получении подвида *strangulata* и о кодоминантном проявлении гомеозимов родительских видов:

У естественного гексаплоида *T. zhukovskyi* и его синтетического аналога *T. timococcum* наблюдается гомозиготный фенотип аллозима Б58, характерный для родительских видов (рис. 3, 2, 9, 10).

Гетерозим ААТ-В обнаруживает гетерозиготный триплетный фенотип В38/В43 уже у тетраплоидных пшениц (рис. 3, 3, 4, 9). Это является результатом кодоминантного проявления гомеозима В38 генома А от диплоидной пшеницы (рис. 3, 1, 2) и гомеозима В43 генома В от эгилопса *Ae. speltooides* — единственного носителя аллозима В43 среди диплоидных эгилопсов секции *Sitopsis* (Jaaska, 1976).

Все изученные нами естественные и синтетические аллогексаплоид-

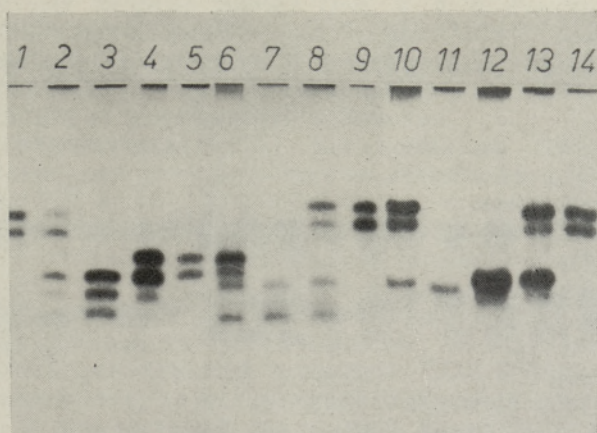


Рис. 1. Электрофоретические энзимогаммы кислой фосфатазы колеоптиля этиолированных проростков.

1 — *Ae. tauschii*, 2 — *T. dicoccon* x *Ae. tauschii*, 3 — *T. durum*, 4 — *T. durum* x *Ae. longissima*, 5 — *Ae. longissima*, 6 — *T. timopheevii* x *Ae. umbellulata*, 7 — *T. timopheevii*, 8 — *T. timopheevii* x *Ae. tauschii*, 9 — *Ae. tauschii*, 10 — *Ae. tauschii* x *T. boeoticum*, 11 — *T. boeoticum*, 12 — *T. urartu*, 13 — *Ae. tauschii*, x *T. urartu*, 14 — *Ae. tauschii*.

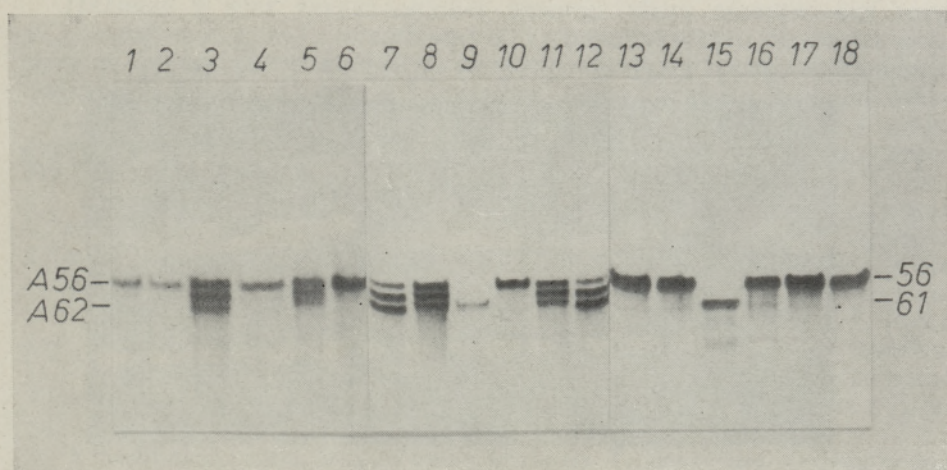


Рис. 2. Электрофоретические энзимогаммы алкогольдегидрогеназы.

1 — *T. monococcum*, 2 — *T. timopheevii*, 3 — *T. dicoccon*, 4 — *Ae. tauschii* ssp. *strangulata*, 5, 8, 11 — *T. timopheevii* x *Ae. tauschii*, 6 — *T. timopheevii* x *T. monococcum*, 7 — *T. aestivum*, 9, 15 — *Ae. tauschii* ssp. *tauschii*, 10, 16 — *Ae. tauschii* ssp. *strangulata*, 12 — *T. dicoccon* x *Ae. tauschii*, 13 — *T. boeoticum*, 14 — *Ae. tauschii* x *T. boeoticum*, 17 — *Ae. tauschii* x *T. urartu*, 18 — *T. urartu*.

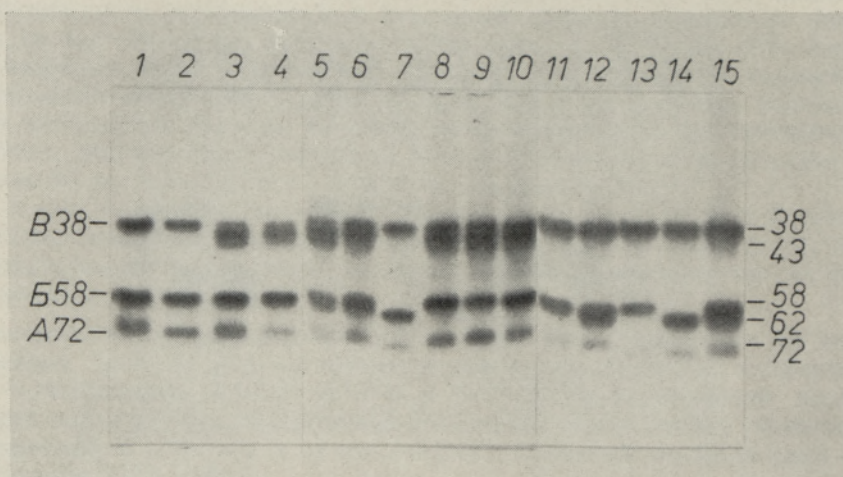


Рис. 3. Электрофоретические энзимогаммы аспартат-аминотрансферазы.

1 — *T. monococcum* x *T. urartu*, 2 — *T. sinskajae* x *T. urartu*, 3 — *T. carthlicum* x *T. monococcum*, 4 — *T. durum* x *T. monococcum*, 5 — *T. aestivum*, 6 — *T. dicoccon* x *Ae. tauschii*, 7 — *Ae. tauschii* ssp. *strangulata*, 8 — *T. timopheevii* x *Ae. tauschii*, 9 — *T. timopheevii*, 10 — *T. zhukovskyi*, 11 — *T. urartu*, 12 — *Ae. tauschii* x *T. urartu*, 13 — *Ae. tauschii* ssp. *tauschii*, 14 — *Ae. tauschii* ssp. *strangulata*, 15 — *Ae. tauschii* x *T. boeoticum*.

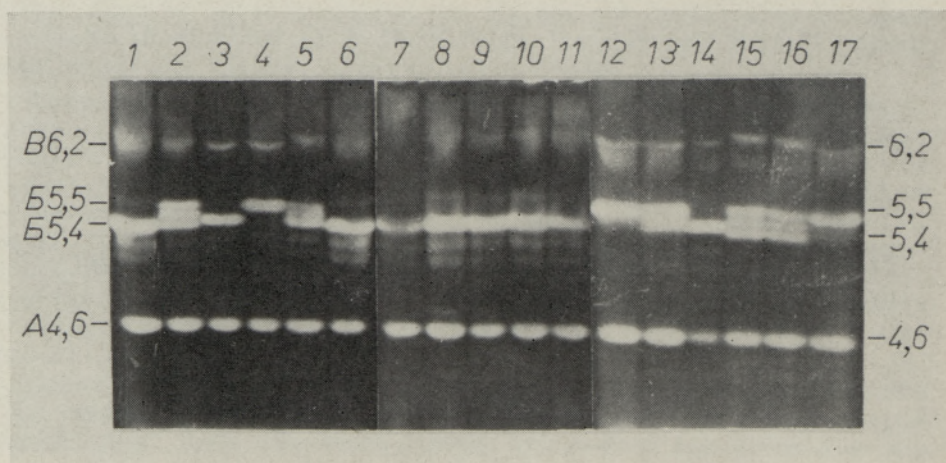


Рис. 4. Изоэлектрические энзимогаммы супероксиддисмутазы.

1 — *Ae. tauschii*, 2 — *Ae. tauschii* x *T. boeoticum*, 3 — *T. urartu*, 4 — *T. boeoticum*, 5 — *T. zhukovskyi*, 6 — *T. aestivum*, 7 — *T. dicoccon*, 8 — *T. dicoccon* x *Ae. tauschii*, 9 — *Ae. tauschii* x *T. urartu*, 10 — *T. timopheevii* x *Ae. tauschii*, 11 — *T. timopheevii*, 12, 17 — *T. monococcum*, 13 — *T. monococcum* x *T. urartu*, 14 — *T. urartu*, 15 — *Ae. longissima* x *T. boeoticum*, 16 — *Ae. sharonensis* x *T. boeoticum*.

ные пшеницы также показали характерный для тетраплоидного родителя триплетный фенотип В38/43 (рис. 3, 5, 6, 8—10). В отличие от этого тетраплоидные амфидиплоиды *Ae. tauschii* x *T. urartu*, *Ae. tauschii* x *T. boeoticum*, *Ae. longissima* x *T. boeoticum*, *Ae. sharonensis* x *T. boeoticum* имели гомозиготный фенотип аллозима В38 (рис. 3, 11—15), характерный для их родительских диплоидов.

Супероксиддисмутаза (СОД) выявляется на ЭФ- и ИЭ-энзимограммах в виде двух доминирующих по активности и одного минорного гетерозимов СОД-А, СОД-Б и СОД-В (см. ахроматические полосы негативного окрашивания на рис. 4). Закономерности эволюционной изменчивости гетерозимов СОД у видов пшеницы и эгилопса известны (Jaaska, 1982).

Хлоропластный гетерозим СОД-А не обнаруживает ЭФ-изменчивости среди видов пшеницы и эгилопса и поэтому не подходит для геномного анализа. Цитоплазматический гетерозим СОД-Б также эволюционно весьма консервативен, за исключением выявления дивергентного аллозима Б5,5 у дикорастущей диплоидной пшеницы *T. boeoticum* и ее культурной формы *T. monococtum* s. str. (рис. 4, 4). Другая дикая диплоидная пшеница *T. urartu* имеет аллозим Б5,4 (рис. 4, 3), характерный всем полиплоидным пшеницам, за исключением *T. zhukovskyi* (рис. 4, 5—7).

Изоферментный анализ СОД-Б, особенно методом ИЭФ, позволяет диагностически различить два морфологически сходных вида дикой диплоидной пшеницы — *T. boeoticum* и *T. urartu*, а также уточнить, какой из них участвует в качестве донора генома А полиплоидных пшениц (Jaaska, 1982) и синтетических амфидиплоидов. Метод ИЭФ обладает несколько большей разрешающей способностью по сравнению с электрофорезом, выявляя небольшой, но воспроизводимый сдвиг ИЭТ СОД-Б *T. urartu* и диплоидных эгилопсов (рис. 4).

Наличие у всех тетраплоидных пшениц обеих генетических групп (*T. turgidum* s. l. и *T. timopheevii* s. l.) однополосного фенотипа аллозима Б 5,4 говорит в пользу их монофилетического происхождения от предковой формы *T. urartu* в качестве донора генома А и указывает на различие генома А *T. boeoticum* (Jaaska, 1982). Появление у естественного аллогексаплоида *T. zhukovskyi* и его синтетического аналога *T. timococtum* гетерозиготного триплетного фенотипа Б 5,5/5,4 (рис. 4, 5) обусловлено добавлением к геному тетраплоидного родителя *T. timopheevii* с гомеозимом Б 5,4 генома А диплоидной пшеницы *T. monococtum* (Б 5,5). Тот же триплетный фенотип обнаружен у всех синтетических амфидиплоидов, полученных с участием *T. monococtum* и *T. boeoticum*: у *T. palmovae* (рис. 4, 2), *Ae. longissima* x *T. boeoticum*, *Ae. sharonensis* x *T. boeoticum* (рис. 4, 14—15) и *T. boeoticum* x *Ae. uniaristata*, а также у пшенично-пшеничных амфидиплоидов *T. monococtum* x *T. urartu*, *T. sinskajae* x *T. urartu*, *T. carthlicum* x *T. monococtum*, *T. durum* x *T. monococtum*.

У амфидиплоидов, в получении которых *T. boeoticum* не участвовал, к примеру у *T. erebunii* (рис. 4, 9), на энзимограммах выявляется однополосный фенотип Б 5,4 (рис. 4, 7—11).

Обсуждение

Полученные результаты показывают, что как у синтетических амфидиплоидов пшеничного типа, так и у естественных аллополиплоидов наблюдается кодоминантное наследование электрофоретически дивергентных изоферментов (гомеозимов), контролируемых гомеоаллельными генами (гомеоаллелями) составных геномов полиплоида и родительских видов. При этом у мономерных ферментов (ФГ-Б) наблюдается прос-

тое суммирование родительских изоферментов, а у димерных ферментов (АДГ-А, ААТ-Б, ААТ-В и СОД-Б) появляется дополнительный гибридный изофермент с промежуточной подвижностью. Аллополиплоидия приводит к фиксации гетерозиготности в локусах ферментов, имеющих дивергентные аллозимы (гомеозимы) у диплоидных предшественников.

Из полученных данных следует, что электрофоретический изоферментный анализ может служить эффективным методом проверки синтезируемых новых амфидиплоидов, их генетической стабильности и сохранности в последующих поколениях. Среди проанализированных нами амфидиплоидов встречались отдельные образцы с возвращением на родительский уровень (*T. timopheevii* вместо *T. zhukovskyi*) или с ошибочной идентификацией (*T. boeoticum* x *Ae. longissima* s. l. вместо *T. boeoticum* x *Ae. tauschii*).

Залогом успеха изоферментного анализа амфидиплоидов является правильный выбор маркерных изоферментов, которые должны иметь диагностически значимые и электрофоретически четко выявляемые различия у родительских генотипов или видов полиплоида. Это предполагает знания закономерностей эволюционной внутри- и межвидовой изменчивости изоферментов у родительских видов амфидиплоидов. В данной работе мы исходили из результатов наших ранее опубликованных и цитированных работ по эволюционной изменчивости изоферментных маркеров для видов пшеницы и эгилопса. Было установлено (Jaaska, 1969, 1976, 1980), что отдельные ферменты и их гетерозимы существенно различаются по степени и характеру внутри- и межвидовой аллозимной изменчивости среди видов пшеницы и эгилопса. Это обусловлено независимой мозаичной эволюцией генов, контролирующих отдельные гетерозимы и ферменты. Отсюда следует различная значимость отдельных гетерозимов в качестве диагностических изоферментных маркеров в генетическом анализе естественных полиплоидов и синтетических амфидиплоидов. Каждый вид характеризуется своей системой внутривидовой генетической изменчивости изоферментов с ограниченным числом частых аллозимов полиморфных гетерозимов, среди которых только единичные проявляют диагностическую видоспецифичность. Полиморфные гетерозимы могут, однако, иметь значение для более специфического генетического анализа амфидиплоидов на уровне внутривидовых генотипов.

Немаловажное значение при проведении изоферментного анализа амфидиплоидов имеют и правильный выбор стадии развития и ткани растения для приготовления ферментных экстрактов. Нами показано (Яаска, 1976а), что степень реализации генетической информации гомеоаллелей отдельных ферментов у полиплоидных пшениц меняется в зависимости от ткани и стадии развития растения. Так, в coleoptile и первичном корне проростка тетраплоидной пшеницы наблюдается кодоминантное проявление изофосфатаз гомеоаллелей обоих составных генотипов, тогда как в ткани листа обнаруживаются изофосфатазы только одного генома, что указывает на доминирование в этой ткани одного гомеоаллеля (Яаска, 1976а). При проведении геномного анализа полиплоидов по изоферментам важно учитывать закономерности онтогенетической регуляции изоферментов, зависимость от стадии и условий прорастания.

В заключение отметим, что изоферментный анализ применим не только для первичных амфидиплоидов, т. е. для амфидиплоидов, но и для селекционного материала, получаемого в результате последующего скрещивания амфидиплоидов с сортами или с выбранными моносомными или телосомными хромосомальными линиями культурных видов полиплоидной пшеницы с целью интрогрессии только ограниченной

части генетического материала от дикого диплоида в культурный полиплоид. Видоспецифичные изоферменты с известной хромосомальной локализацией могут служить генетическими маркерами для более точной хромосомальной идентификации интрогрессии генетического материала от дикого вида в культурный полиплоид через промежуточную стадию амфидиплоида.

К настоящему времени установлена точная хромосомальная локализация для многих диагностических гомеозимов мягкой пшеницы (Hart, 1983), в том числе и для всех использованных нами в этой работе гетерозимов. Нужно заметить, что число маркерных изоферментов все еще недостаточно для удовлетворения всех нужд и задач селекции, но их число постоянно увеличивается в результате новых исследований. Поэтому открываются более обширные перспективы для использования изоферментов в качестве молекулярно-генетических маркеров в анализах селекционного материала культурных и полиплоидных видов пшеницы на основе отдаленной гибридизации и синтетических амфидиплоидов.

Автор выражает искреннюю благодарность Э. Ф. Мигушовой, Э. А. Таврину и проф. П. А. Гандилянцу за предоставление для исследования образцов амфидиплоидов.

ЛИТЕРАТУРА

- Кравченко В. И., Ямалеев А. М., Мигушова Э. Ф. Об устойчивости эгилопсов к пыльной головне. — С.-х. биол., 1976, 11, № 5, 706—710.
- Мигушова Э. Ф. К вопросу о происхождении геномов пшеницы. — Тр. по прикл. бот., генет. и селекции ВНИИ растениеводства, 1975, 55, № 3, 3—26.
- Мигушова Э. Ф., Суханбердина Э. Х., Кравченко В. И. Устойчивость эгилопсов к мучнистой росе. — Тр. по прикл. бот., генет. и селекции ВНИИ растениеводства, 1980, 68, № 1, 111—117.
- Яаска В. Происхождение тетраплоидных пшениц по данным электрофоретического изучения ферментов. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1974, 23, № 3, 201—220.
- Яаска В. Геном- и тканеспецифическая регуляция изоферментов эстеразы и кислой фосфатазы у тетраплоидных пшениц при прорастании. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1976а, 25, № 2, 132—145.
- Яаска В. Алкогольдегидрогеназа полиплоидных пшениц и их диплоидных сородичей. К филогенезу тетраплоидной пшеницы. — Генетика, 1976б, 12, № 11, 22—28.
- Яаска В., Яаска В. Изоферменты эстеразы у дикорастущего и культурного ячменя. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1977, 26, № 4, 292—301.
- Dewey, D. R. Some applications and misapplications of induced polyploidy to plant breeding. — In: Polyploidy: Biological Relevance. New York, 1980, 445—470.
- Dhaliwal, H. S., Gill, K. S. Screening and utilization of wild-wheat germplasm for rust resistance. — Wheat Inform. Serv., 1982, N 54, 39—42.
- Dvořák, J. Transfer of leaf rust resistance from *Aegilops speltoides* to *Triticum aestivum*. — Can. J. Genet. Cytol., 1977, 19, N 1, 133—141.
- Dvořák, J., Knott, D. R. Chromosome location of two leaf rust resistance genes transferred from *Triticum speltoides* to *T. aestivum*. — Can. J. Genet. Cytol., 1980, 22, N 3, 381—389.
- Feldman, M., Sears, E. R. The wild gene resources of wheat. — Sci. Amer., 1981, 244, N 1, 98—109.
- Hart, G. Hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.). — In: Isozymes in Plant Genetics and Breeding. Part B. Amsterdam, et al., 1983, 35—56.
- Jaaska, V. Electrophoretic studies of seedling phosphatases, esterases and peroxidases in the genus *Triticum* L. — ENSV TA Toim. Biol., 1969, 18, N 2, 170—183.
- Jaaska, V. Aspartate aminotransferase isoenzymes in the polyploid wheats and their diploid relatives. On the origin of tetraploid wheats. — Biochem. Physiol. Pflanzen, 1976, 170, N 8, 159—171.
- Jaaska, V. Electrophoretic study of acid phosphatase isoenzymes in the grass genus *Aegilops* L. — Biochem. Physiol. Pflanzen, 1978, 172, N 1—2, 133—153.
- Jaaska, V. Electrophoretic survey of seedling esterases in wheats in relation to their phylogeny. — Theor. Appl. Genet., 1980, 56, N 5, 273—284.
- Jaaska, V. Aspartate aminotransferase and alcohol dehydrogenase isoenzymes: Intra-specific differentiation in *Aegilops tauschii* Coss. and the origin of the D genome polyploids in the wheat group. — Plant Syst. and Evol., 1981, 134, N 4, 259—273.

- Jaaska, V., Jaaska, V. Biochemical data on the origin of Transcaucasian endemic wheats. — ENSV TA Toim. Biol., 1970, 19, N 4, 344—354.
- Jaaska, V., Jaaska, V. Isoenzymes of superoxide dismutase in barley. — Biochem. Physiol. Pflanzen, 1982, 177, N 4/5, 375—386.
- Jaaska, V., Jaaska, V. Isoenzymes of aromatic alcohol dehydrogenase in rye and triticale. — Biochem. Physiol. Pflanzen, 1984, 179, N 1—2, 21—30.
- Kerber, E. R., Dyck, P. L. Resistance to stem and leaf rust of wheat in *Aegilops squarrosa* and transfer of a gene for stem rust resistance to hexaploid wheats. — In: Proc. 5th Int. Wheat Genet. Symp. New Delhi, 1978, 358—364.
- Sharma, H. S., Gill, G. S. Current status of wide hybridization in wheat. — Euphytica, 1983, 32, N 1, 17—31.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
16/XII 1985

Vello JAASKA

NISU TUUPI SÜNTEETILISTE AMFIDIPOIDIDE ISOENSÜÜMANALÜÜS

Real *Aegilops* sp. x *Triticum* sp., *Triticum* sp. x *Aegilops* sp. ja *Triticum* sp. x *Triticum* sp. liikidevahelistel sünteetilistel amfidiploididel ja nende vanemliikidel uuriti happelise fosfataasi, alkoholi dehüdrogenaasi, aspartaadi aminotransferaasi ja superoksüüdi dismutaasi isoensüümide koosseisu, kasutades elektroforeesi või isoelektrilise fokuseerimise meetodeid polüakrüülamiidgeelis.

Amfidiploididel täheldati vanemliikidele iseloomulike homoeoalleelsete isoensüümide (homoeosüümide) kodominantset päritavust ja ilmumist ensüüogrammil. Sealjuures vanemliikide monomeersete ensüümide isoensüümid lihtsalt summeerusid, kuna dimeersel ensüümidel ilmus täiendav vahepealse elektroforeetilise liikuvusega hübriidne isoensüüm. Amfidiploide iseloomustab heterosügootsuse fikseerumine ja heterosügootne elektroforeetiline fenotüüp vanemliikidel divergeerunud ensüümidel.

Järeldatakse, et liigispetsiifiliste ja polümorfsete isoensüümide elektroforeetilis analüüsi võib kasutada nii liikidevaheliste primaarsete amfidiploidide kui ka nende vahendusel saadud polüploidse nisu selektsioonimaterjali genoomseks ja geneetiliseks analüüsiks, looduslikelt diploididelt introgresseeritud geneetilise materjali tuvastamiseks.

Vello JAASKA

ISOENZYME ANALYSIS OF SYNTHETIC AMPHIDIPOIDS OF THE WHEAT TYPE

Polyacrylamide gel electrophoretic or isoelectric isoenzyme patterns of acid phosphatase, alcohol dehydrogenase, aspartate aminotransferase, and superoxide dismutase were studied in a number of synthetic interspecific amphidiploids (*Aegilops* sp. x *Triticum* sp., *Triticum* sp. x *Aegilops* sp., *Triticum* sp. x *Triticum* sp.) and in their parental species.

Codominant inheritance of electrophoretically divergent homoeoallelic isoenzymes (homoeozymes) of parental species and composite genomes was recorded in all amphidiploids studied. Monomeric enzymes revealed simple additivity of homoeozymes, whereas an additional isoenzyme of intermediate electrophoretic mobility appeared in dimeric enzymes. Amphidiploids are characterized by fixation of heterozygosity revealed by the appearance of heterozygous electrophoretic phenotypes of isoenzymes that are divergent in their parental species.

It is concluded that electrophoretic analysis of species-specific and polymorphic isoenzymes is a potential tool for genomic and genetic analysis of synthetic amphidiploids as well as for the study of the breeding material of polyploid wheats arisen through the use of primary amphidiploids, in order to identify the introgression of the genetic material from a wild diploid relative into the cultivated polyploid wheat.

УДК 581.2+581.193+581.132+633.1+635.65+632.15

Малле МАНДРЕ, Юри МАРТИН, Алла КАНГУР,
Лийви ЛАУР, Эльви ПИХЛАКАС

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РЕАКЦИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ НА ТЕХНОГЕННУЮ НАГРУЗКУ

В результате векового притока энергии и потока веществ на сложившемся биогеохимическом фоне часто образуются естественные геохимические аномалии, вызванные локальным действием рудных минералов, месторождений фосфорных топлив и др. Эти аномалии могут быть причиной эндемичных болезней, низкого плодородия почв, низкого качества воды и других неблагоприятных для человека и его хозяйственной деятельности условий.

Современная индустриальная деятельность, горные выработки, городские агломерации, транспорт, производственные и коммунальные отходы создают новый тип геохимических аномалий, названный «антропогенными неоаномалиями» (Ковда, 1976). Как правило, в этих отходах и выбросах всегда имеется определенное количество сульфидов, окислов азота, серы и углерода, аммиака, сероводорода, фтора, марганца, тяжелых металлов. Количество названных и ряда других элементов в окружающей среде (Сеферович, 1974; Перельман, 1973, 1976) зависит от интенсивности производства, технологии обработки, географической ситуации и многих других условий. Геохимическая неоаномалия проявляется в виде зон с ненормально повышенной или пониженной кислотностью почв, необычно высоким содержанием в почве, воде, осадках, растениях, органах животных и даже человека тяжелых металлов, мышьяка, фтора, серы. Здесь наблюдается повышенное поражение растений, заболевание животных, гибель рыб и другие нежелательные явления. С удалением от источника, создающего аномалию, его влияние угасает, но все же может достигать нескольких десятков километров. Под воздействием некоторых соединений формируются неоаномалии на огромных территориях, захватывающих целые континенты (Acidification..., 1982; Мировая окружающая среда..., 1984).

Сложившиеся в экосистемах соотношения между химическими элементами резко нарушаются миллионами тонн других, вовлекаемых в хозяйственную сферу элементов, потребляемых в химической, металлургической и других отраслях промышленности и в сельском хозяйстве. Эти дополнительные количества веществ и чуждые биосфере соединения вызывают явление, принятое называть загрязнением. Компоненты биосферы и земная кора формируют систему, в которой происходит непрерывный циклический обмен химических элементов. Вмешательство человека в этот обмен произошло относительно недавно, но количественные показатели воздействия антропогенных факторов достигли уровня природных химических процессов в биосфере, а в региональном и локальном масштабах превзошли их многократно. Вполне справедливо ожидать, что изменение человеком потоков веществ оказывает определенное влияние на состав, структуру и состояние эколо-

гических систем. В высокоразвитых странах нарушение экологического равновесия причиняет экономический ущерб, исчисляемый десятками миллиардов рублей в год (Балацкий, 1976; Cortelyou, 1972; Environmental..., 1974). Поэтому очевидно, что во избежание ошибок в технической политике и значимого экологического и экономического ущерба необходимо иметь информацию о состоянии природной среды, о возможных антропогенных изменениях в живой и неживой компонентах экосистем.

Наряду с естественными экосистемами влиянию геохимических аномалий подвержены и сельскохозяйственные угодья, которые часто прилегают к городским системам и промышленным центрам с высокой плотностью населения и такой же потребностью в продуктах питания.

Настоящая работа выполнена в северной части Эстонской ССР, которая является промышленно наиболее развитой. Здесь вырабатывается около 20 млрд. кВт электроэнергии, обрабатывается 26 млн. т горючих сланцев, производится около 250 тыс. т минеральных удобрений, более 600 тыс. т серной кислоты и много другой продукции (Развитие..., 1986). Нашей задачей было выяснить, как реагируют некоторые сельскохозяйственные растения на повышенную техногенную нагрузку, вызванную цементным производством, добычей и обработкой горючих сланцев и производством минеральных фосфорных удобрений. В качестве фоновых условий рассматривается территория Лахемаасского национального парка, где были проведены контрольные эксперименты. Параллельно с полевыми проводились и лабораторные эксперименты с моделированием определенных нагрузок.

Материал и методика

Объектами исследований служили районированные в ЭССР сорта сельскохозяйственных культур: клевер 'Виола', ячмень 'Отра', озимая рожь 'Сангасте', 'Вамбо' и новый гибрид ржи Р 65/76. В течение вегетационного периода (1983—1985 гг.) у растений измерялся рост и биомасса. Из биохимических характеристик изучали содержание общего азота по Кьельдалю, количество растворимых белков по Плешкову, общее содержание аминокислот автоматическим анализатором ААА-339, содержание хлорофиллов по Вернону, содержание каротина, золы и минеральных элементов по методам, приведенным в руководстве по анализу кормов — свободные SH-группы, SO_4^{2-} , общее содержание серы и др. (Асатиани, 1965; Плешков, 1968; Руководство..., 1982; Трубецкова, Татаренко, 1971; Третьякова, 1982; Верноп, 1960).

В целях интерпретации полученных данных физиолого-биохимического отклонения растительного организма под воздействием техногенной нагрузки были определены физико-химические параметры среды обитания: содержание некоторых ионов (Ca^{2+} , K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , SO_4^{2-}) и электропроводность осадков, для почв — главные агрохимические показатели (рН, объемный вес, общая концентрация солей и концентрации отдельных макро- и микроэлементов).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Физико-химическая характеристика среды

Установлено, что в районе цементного производства (ЦП) (средний химический состав цемента, %: CaO 40—50, SiO_2 12—17, K_2O 4—9, SO_3 4—8, MgO 2—4, Fe_2O_3 1—3, рН 12,7—13,0) в радиусе более чем

Таблица 1

Физико-химическая характеристика дождевой воды во время
вегетационного периода (средние показатели 1983—1985 гг.)

Место отбора образцов	pH	SO_4^{2-} , мг/л	Электро- проводность, мкСм·см ⁻¹	1985		
				Ca ²⁺	K ⁺	Mg ²⁺
				мг/л		
Лахемааский националь- ный парк (контроль)	6,7	19,1	126	20	1,9	3,8
Сланцехимическое пред- приятие (СХП)						
1 км от источника	7,3	34,3	281	34	4,0	4,4
4 км от источника	7,0	26,7	156	19	4,8	4,5
Производство цемента (ЦП)						
1 км от источника	8,1	99,7	519	46	24,0	8,0
Производство фосфор- ных удобрений (ПФУ)						
1 км от источника	7,0	30,0	175	20	4,6	5,5

10 км от источника эмиссии наблюдается повышенная щелочная реакция и существенное отклонение химического состава почвы и осадков (Мандре, Кангур, 1986; Мандре, 1986). Отходы сланцехимических предприятий (СХП) характеризуются высоким содержанием серных (SO_2 , H_2S) и азотных ингредиентов (NO_x , NH_3), а основными компонентами атмосферных выбросов производства фосфорных удобрений (ПФУ) являются HF , SO_2 , NO_x . Дождевые осадки собирали в вегетационный период с мая по октябрь (1983—1985 гг.), а пробы для анализа химического состава снега по всей толщине покрова — в январе и феврале (1984 и 1985 гг.) (табл. 1—3). Анализы дождевой и снеговой воды показывают повышенное содержание SO_4^{2-} на всех участках,

Таблица 2

Физико-химическая характеристика снежной воды на экспериментальных участках
(средние показатели 1983—1985 гг.)

Место отбора образцов	pH	SO_4^{2-} , мг/л	Электро- проводность, мкСм·см ⁻¹	Ca ²⁺	K ⁺	Mg ²⁺	Na ⁺
				мг/л			
Лахемааский националь- ный парк (конт- роль)	6,6	5,7	31	4,5	0,5	0,5	0,5
Сланцехимическое предприятие (СХП)							
1 км от источника эмиссии	10,2	48,9	256	34,0	13,5	1,0	2,5
4 км от источника эмиссии	9,9	46,7	187	17,7	1,5	1,1	1,1
Производство цемента (ЦП)							
1 км от источника эмиссии	10,9	79,2	363	68,9	43,7	0,5	2,2
Производство фосфор- ных удобрений (ПФУ)							
1 км от источника эмиссии	7,1	7,8	33	5,9	0,3	0,8	1,3

Химический состав почвы на экспериментальных участках
(среднее 1983—1985 гг.)

Место отбора проб	рН КСl	Объемный вес, кг/л	Общая концентрация солей, г/кг	NO ₃ -N	P	K	Ca	Mg	Fe	B	Cu	Mn
				мг/кг								
Лахемааский национальный парк (контроль)	6,8	1,13	0,32	15	159	190	2785	124	3400	1,8	6,5	464
Сланцехимическое производство (СХП)												
1 км от источника эмиссии	7,3	1,16	0,42	17	110	335	4000	255	1757	3,4	6,7	228
4 км от источника эмиссии	6,8	1,08	0,41	11	46	76	2800	218	2516	2,0	6,2	86
Производство цемента (ЦП)												
1 км от источника эмиссии	8,0	0,92	0,79	19	143	807	26250	913	4643	3,6	7,1	204
Производство фосфорных удобрений (ПФУ)												
1 км от источника эмиссии	6,9	1,06	0,43	24,3	22	47	2665	233	2289	1,2	6,3	160

увеличенную электропроводность по сравнению с контрольными наблюдениями, повышенное рН (до 7 и выше), отклонения в химическом составе осадков.

Роль атмосферного переноса веществ в формировании химического состава почв в промышленных районах велика. Многие выбросы оседают на почву с пылью, дождями и снегом. В Северо-Восточной Эстонии наблюдается изменение кислотности почв, особенно поверхностного слоя (до 30 см), и обогащение катионами Ca, K, Mg (табл. 3).

2. Биохимический состав растений

Загрязненный атмосферный воздух, как компонент техногенной нагрузки на экосистемы, в значительной мере влияет на метаболизм, рост и продуктивность растений.

Сельскохозяйственные культуры, выращиваемые в промышленных районах, подвержены воздействию различных уровней фитотоксикантов, переносимых воздухом и оседающих как в сухом, так и в растворимом виде. Химически агрессивные вещества вызывают нарушение фотосинтеза, дыхания и других биосинтетических и обменных процессов, при этом эффект повреждения зависит также от индивидуальных особенностей видов и особей растений (Мэннинг, Федер, 1985; Effects of SO₂..., 1984).

Как показывают многие исследования (Ничипорович, 1974; Нобл, Такемото, 1982), большинство абнотических экологических факторов (освещенность, температура, концентрация CO₂ и пр.) влияют на количество и функции хлорофиллов. Оценку роли каждого из них в при-

роде затрудняют многообразие факторов и их различное сочетание. С учетом уровня техногенной нагрузки на экспериментальных участках (табл. 1, 2, 3) значительных изменений в содержании хлорофиллов в листьях изучаемых растений не ожидалось, что доказывают и приведенные в табл. 4 данные. При таком уровне ингредиентов в атмосферном воздухе очень информативны колебания параметров и их отклонения от средних значений, вызванных разовыми концентрированными выбросами. Результаты наших исследований показали, что изменчивость пигментных систем изученных сельскохозяйственных культур в промышленных районах существенно не различалась. Так, суммарное содержание хлорофилла клевера колебалось в пределах 2,39—3,70, озимой ржи — 1,73—2,43 мг/г из расчета на сырую массу ткани, и соответственно 10,28—17,09 и 7,63—15,20 мг/г из расчета на сухую массу. Если причиной более низкого содержания хлорофилла могут быть разовые высокие концентрации токсикантов или длительное воздействие невысоких концентраций загрязнителей с высокой окислительной активностью таких веществ, как двуокись серы, окислы азота, фториды, то причиной наивысшего содержания хлорофиллов, например у клевера в Палмсе (фоновые условия), может быть отсутствие загрязнения. Доказательством вышесказанного является противоположное поведение хлорофиллов в растениях, выращенных на тех же самых почвах в одинаковых тепличных условиях (Мандре, Кангур, 1986). Рост растений в этих условиях проходил в соответствии с содержанием хлорофиллов, чего не наблюдалось у растений в естественных условиях.

Своеобразные изменения в пигментной системе подопытных растений наблюдались при загрязнении цементной пылью. Из-за нарушения многих процессов обмена, в том числе и синтетических, содержание сухого вещества в запыленных листьях ржи значительно уменьшилось в эксперименте (на 31,3% по сравнению с контролем). Количество синтезируемого хлорофилла при этом отставало от контроля лишь на 4,6%, обуславливая этим увеличение хлорофиллов на 138,3% из расчета на 1 г сухого вещества листа (Кангур, 1985).

Соотношение между хлорофиллами *a* и *b* оказалось единственным одинаково изменяющимся параметром у всех изученных растений при цементнопылевым загрязнении — оно было намного ниже установленных для всех других экспериментальных участков показателей. Снижение соотношения отдельных хлорофиллов обусловлено различными скоростями синтеза. Второй, не менее важной причиной является то, что хлорофилл *b* образуется лишь из молодых, метаболически более активных молекул хлорофилла *a* (Ганоненко и др., 1974; Везицкий, Рудой, 1975), которые легко подвергаются разрушению (Шлык, 1975). Учитывая большую информативность отдельных пигментов (Любименко, 1963; Сулова, Николаевский, 1971; Pelz, 1964; Rabe, Kreeb, 1980), можно думать, что снижение соотношения хлорофиллов *a* и *b* свидетельствует об экстремальности условий в окрестностях цементного завода, а также о снижении интенсивности фотосинтеза в запыленных растениях. Повышение доли хлорофилла *b* в запыленных листьях — характерная черта воздействия загрязнения.

Изменение содержания каротиноидов служит показателем устойчивости растений к неблагоприятным условиям. И. А. Озолина и А. И. Мочалкин (1975) утверждают, что высокая насыщенность и большая реакционная способность каротиноидов защищают клетку от деструктивных изменений. Увеличение содержания каротина в листьях озимой ржи и уменьшение его в листьях клевера в зонах со сходной техногенной нагрузкой свидетельствуют об индивидуальной реакции различных видов. Уменьшение каротина в кормовых растениях указывает на

снижение их кормовой ценности, так как каротин — основа биосинтеза витамина А в животном организме.

Во всех промышленных районах, в которых были заложены экспериментальные участки, среди ингредиентов атмосферного загрязнения сера встречается в виде SO_2 и H_2S . Они вызывают отклонения обмена серы в метаболизме подопытных растений. Необходимо отметить, что в растительном организме указанные соединения серы претерпевают ряд химических превращений, вплоть до образования сульфата (Brändle, Shyder, 1970; Liebera и др., 1973). Минеральная сера в виде сульфата вступает в метаболизм, происходит ее активация при помощи фосфорилирования АТФ и образование аденозин 5-фосфосульфата (АФС), и дальше 3-фосфоаденозин 5-фосфосульфата (ФАФС) — т. н. активного сульфата (Шевякова, 1979). Через эту реакцию относительно инертная окись серы вступает в метаболизм, в ходе которого происходит восстановление до SH-групп. Клетки тканей растений при невысоких концентрациях серы мобилизуют свои возможности и приводят в баланс сульфаты и серосодержащие аминокислоты по реакции обратных связей — новообразованием сульфата (Шевякова, 1979).

Необходимо отметить, что общее содержание серы в тканях растений отражает количество этого элемента в среде обитания. О реакции растительного организма на серосодержащие загрязнители можно судить по ассимиляции минеральной серы в органических соединениях. Изменение соотношения $\text{SO}_4^{2-}/\text{SH-}$ можно рассматривать как показатель, характеризующий реакцию растений на неблагоприятные условия, в том числе и на техногенную нагрузку (Воронкова, 1979; Гетко, 1972, 1982; Мандре, 1984).

Полученные нами данные подтверждают, что в условиях техногенной нагрузки, вызванной атмосферными выбросами ЦП, СХП и ПФУ, в листьях клевера и озимой ржи наблюдается повышенное накопление серы. Во всех вариантах опытов листья озимой ржи содержали серы больше, чем листья клевера. При этом содержание неорганической (сульфаты) и органической (сульфгидрильные соединения) серы в листьях разных видов было разным и в неодинаковой мере зависело от характера влияющего фактора. Например, в окрестностях СХП в листьях клевера и озимой ржи установлено повышенное содержание SO_4^{2-} и пониженное — SH-групп, их соотношение было выше, чем в контроле. В этом наши данные сходятся с данными О. Дж. Фаррера (Farrer, 1967), который обнаружил, что под влиянием двуокиси серы в листьях клевера сера находилась преимущественно в неорганической форме. Под влиянием цементной пыли содержание как SO_4^{2-} , так и SH-групп в листьях увеличивается. Но под влиянием отходов ПФУ содержание минеральной серы уменьшается. Здесь, вероятно, происходит усиленная ассимиляция серы в свободные SH-соединения и белки, на что указывает существенное увеличение растворимых белков. В листьях озимой ржи основная часть SO_4^{2-} включается в свободные SH-соединения и белки. Уменьшение соотношения $\text{SO}_4^{2-}/\text{SH-}$ может служить показателем расстройств обмена серы в растении под влиянием ПФУ.

Обмен серы тесно связан с обменом азота, так как в ходе ассимиляции она включается в аминокислоты, глутатион и белки.

Относительно высокие концентрации NO_x и NH_3 наблюдаются в атмосферном воздухе вблизи СХП и ПФУ. Это способствует увеличению содержания общего азота в листьях растений. С его увеличением может быть связано и воздействие двуокиси серы. По данным С. А. Сергейчика (1984), малые дозы двуокиси серы увеличивают, а высокие

Изменение биохимического состава листьев клевера и озимой ржи в разных условиях техногенной нагрузки 1983—1985 гг. (до 1 км от источника эмиссии)

Биохимический параметр	Клевер				Озимая рожь			
	ЛНП (контроль)	СХП	ПФУ	ЦП	ЛНП (контроль)	СХП	ПФУ	ЦП
Сухое вещество, %	22,59	21,21	23,43	20,34	20,35	19,95	21,58	13,98
Общий азот, % сух. в-ва	3,36	3,43	2,66	3,48	1,75	1,85	2,10	2,08
Растворимые белки, % от контр.	100	143	168	123	100	69,5	116	55
Аминокислоты, мг/г сух. в-ва	215,4	221,1	112,5	201,7	266,7	292,1	319,9	174,3
Общая сера, % от контр.	100	119	252	197	100	181	333	250
SH-группы, % от контр.								
сыр. в-ва	100	68,0	101,4	96,5	100	93,8	125,0	78,1
сух. в-ва	100	77,3	103,1	110,7	100	99,4	124,1	114,6
SO ₄ ²⁻ - % от контр.								
сыр. в-ва	100	78,6	80,9	91,0	100	163,3	87,8	114,3
сух. в-ва	100	106,2	84,1	120,9	100	172,7	86,8	141,3
SO ₄ ²⁻ /SH-, % от контр.								
сыр. в-ва	100	114,6	79,3	95,1	100	175,0	71,0	147,4
сух. в-ва	100	137,7	81,8	109,1	100	176,3	71,0	125,0
Тотальный хлорофилл, мг/г								
сыр. в-ва	3,25	2,79	2,68	2,80	1,95	2,00	1,95	1,83
сух. в-ва	14,40	13,22	11,44	13,88	9,60	10,06	9,08	12,80
сыр. в-ва	2,40	2,06	1,98	1,51	1,45	1,51	1,45	1,34
Chl a, мг/г сух. в-ва	10,63	9,77	8,46	10,04	7,12	7,60	6,75	9,60
сыр. в-ва	0,85	0,73	0,72	0,77	0,51	0,48	0,50	0,51
Chl b, мг/г сух. в-ва	3,76	3,45	3,08	3,83	2,48	2,44	2,31	3,66
Каротин, мкг/г сух. в-ва	852	695	679	615	168	254	315	294
Зола, % сух. в-ва	10,94	10,03	9,10	10,11	9,85	8,85	7,25	10,75
Ca, мг/г сух. в-ва	20,9	21,9	21,8	24,05	4,50	4,1	5,0	8,50
K, мг/г сух. в-ва	37,0	36,3	23,8	37,5	37,6	30,2	26,3	37,7
P, мг/г сух. в-ва	5,9	3,6	4,5	5,4	5,9	6,2	3,2	4,7

Таблица 5

Климатическая характеристика экспериментальных участков в 1983—1985 гг. (по данным Эстонского Республиканского управления по гидрометеорологии и контролю окружающей среды)

Место	Год	Количество осадков, мм (май—сентябрь)	Средняя температура воздуха, °С (май—сентябрь)
Лахемааский национальный парк	1983	318,7	14,1
	1984	400,6	13,0
	1985	450,9	12,6
Пыхви	1983	257,5	14,1
	1984	400,3	13,4
	1985	436,3	12,5
Кунда	1983	314,4	14,1
	1984	355,6	12,4*
Среднее	1983	296,9	14,1
	1984	385,5	13,1
	1985	443,6	12,5

* Данные по метеопосту Винни.

уменьшают содержание общего и белкового азота. Для устойчивых видов растений характерно повышенное содержание водорастворимых белков (Шацкая, 1983). В окрестностях ЦП вместе с пылью эмитируется незначительное количество окислов азота. Окислы азота и аммиак поглощаются растениями в виде ионов аммония, азотной и азотистой кислот. Поступившие в растения нитраты метаболизируются до NH_3 и служат материалом для синтеза органических азотистых соединений. Аммиак в свободном виде ядовит для клеток, поэтому в растениях он чрезвычайно быстро превращается в аминокислоты, а хлоропласты как органеллы, обеспечивают активный обмен веществ в растительной клетке (Измайлов, 1981).

В окрестностях предприятий СХП и ЦП наблюдается накопление общего азота и растворимых белков в листьях клевера. Вблизи ПФУ отмечено уменьшение количества общего азота и аминокислот, в то время как содержание растворимых белков в растениях клевера больше, чем в контрольных. Озимая рожь реагирует на эти условия по-другому. У этих растений наблюдается увеличение общего азота на всех экспериментальных участках, но содержание растворимых белков уменьшается под влиянием выбросов СХП и ПЦ. На экспериментальном участке вблизи ПФУ содержание растворимых белков и аминокислот увеличивается. Следовательно, перестройка азотного обмена у растений в промышленных районах многовариантна и зависит от характера выбросов и вида растений. Г. М. Илькун (1978) утверждает, что содержание белкового азота у чувствительных к загрязнению видов снижается, а у устойчивых — повышается. Необходимо отметить, что изменение азотного обмена связано с притоком азотистых соединений через воздух, с минеральным азотным питанием и возрастом растений.

Важная роль в согласованности многочисленных процессов обмена веществ и энергии в растительном организме принадлежит фосфорорганическим соединениям. На экспериментальных участках в северо-восточной части республики у клевера и озимой ржи в качестве скрытых повреждений отмечается снижение общего содержания фосфора.

В условиях загрязненного атмосферного воздуха клевер и озимая рожь имеют меньшую зольность, чем в контрольном варианте. Только цементная пыль, богатая многими катионами, вызывает у озимой ржи увеличение зольности. Следовательно, наблюдавшееся снижение сухого вещества (табл. 4) растений происходит под влиянием цементной пыли за счет органических соединений. Несмотря на то, что цементная пыль содержит 4—9% K_2O и содержание калия в почвах вокруг ЦП повышенное по сравнению с контролем, в листьях озимой ржи и клевера

содержание этого элемента практически не меняется или же имеет слабую тенденцию к увеличению. Это обстоятельство указывает на предел катионной поглотительной способности у растений, находящихся в условиях обильного содержания K^+ и Ca^{2+} . В окрестностях СХП и ПФУ было установлено уменьшение содержания калия в листьях клевера соответственно на 9 и 36%, в листьях озимой ржи — на 20 и 29% по сравнению с контролем. Но содержание кальция во всех вариантах экспериментов как у клевера, так и у озимой ржи явно увеличивается под воздействием техногенной нагрузки. Роль кальция в повышении устойчивости растений к различным неблагоприятным воздействиям, в том числе и к токсическим газам, общеизвестна. Если в растении накапливается повышенное количество кальция, то оно уравнивается с количеством органических кислот или других анионов (Гагес, и др., 1974). По мнению Г. М. Илькуна (1978), способность растений нейтрализовывать и обезвреживать избыточное количество анионов и катионов является важнейшим условием их выживания в условиях загрязненной атмосферы.

Известно также, что более старые части растений содержат больше кальция, чем молодые. Увеличение количества кальция в листьях растений указывает на их ускоренное старение. Это наблюдается у злаков, особенно подверженных воздействию цементной пыли. Чувствительность некоторых видов растений к избытку кальция в среде связана либо с вредным воздействием щелочной реакции почвы и осадков, либо с отсутствием или снижением поступления в растения таких элементов, как железо, марганец и фосфор (Лархер, 1978).

3. Рост растений

Атмосферное загрязнение воздуха вызывает отклонения в метаболизме растений, что, в свою очередь, приводит к нарушению процесса роста. В большинстве наших экспериментов отмечалось ингибирование процессов роста (рис. 1—3) в зависимости от условий эксперимента у разных подопытных растений. Так, на рост в высоту озимой ржи и клевера отрицательно влияют выбросы ПФУ, содержащие наряду с двуокисью серы, окислами азота и соединения фтора, а на рост ячменя — особенно цементная пыль. В то же время на расстоянии 1 и 4 км от СХП рост клевера был выше, чем в других вариантах (рис. 1).

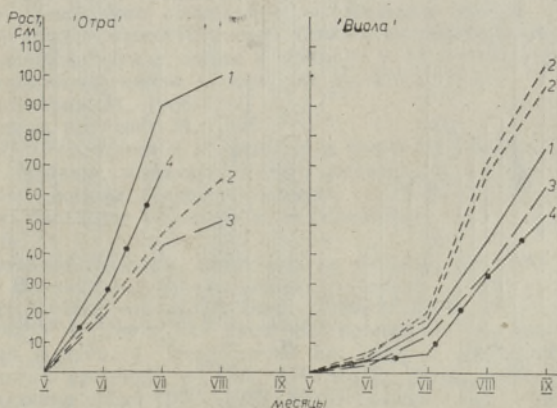


Рис. 1. Влияние техногенной нагрузки на вегетативный рост растений ячменя 'Отра' и клевера 'Виола' — средние значения по месяцам в 1984—1985 гг. на расстоянии 1 км от источника эмиссии. 1 — контроль; 2 — до 1 км, 2' — до 4 км от СХП; 3 — ЦП; 4 — ПФУ.

На основе данных 1983—1985 гг. рост растений в высоту в разных условиях эксперимента можно расположить в следующие ряды:

для озимой ржи — $K > СХП > ЦП > ПФУ$
 для клевера — $СХП > K > ЦП > ПФУ$
 для ячменя — $K > ПФУ > СХП > ЦП$,

а биомассу растений, в следующие:

для клевера — $СХП > K > ПФУ > ЦП$ (данные 1984 и 1985 гг.)
 для озимой ржи — $K > СХП > ПФУ > ЦП$ (данные 1985 г.).

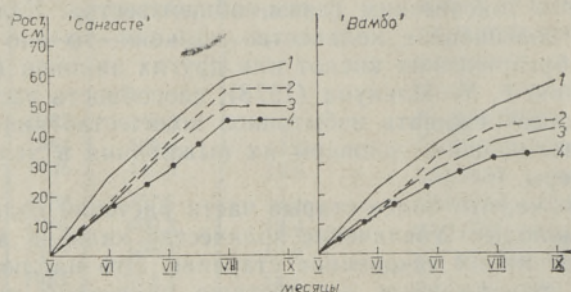


Рис. 2. Влияние техногенной нагрузки на рост озимой ржи — средние значения по месяцам в 1983—1985 гг. на расстоянии 1 км от источника эмиссии. 1 — контроль; 2 — СХП; 3 — ЦП; 4 — ПФУ.

Влияние промышленных выбросов на рост растений во многом зависит от метеорологических условий. При определении устойчивости растений к загрязнению необходимо учитывать такие факторы, как интенсивность освещения и температуру воздуха. Во время вегетации 1985 г., когда было относительно большое количество осадков, пони-

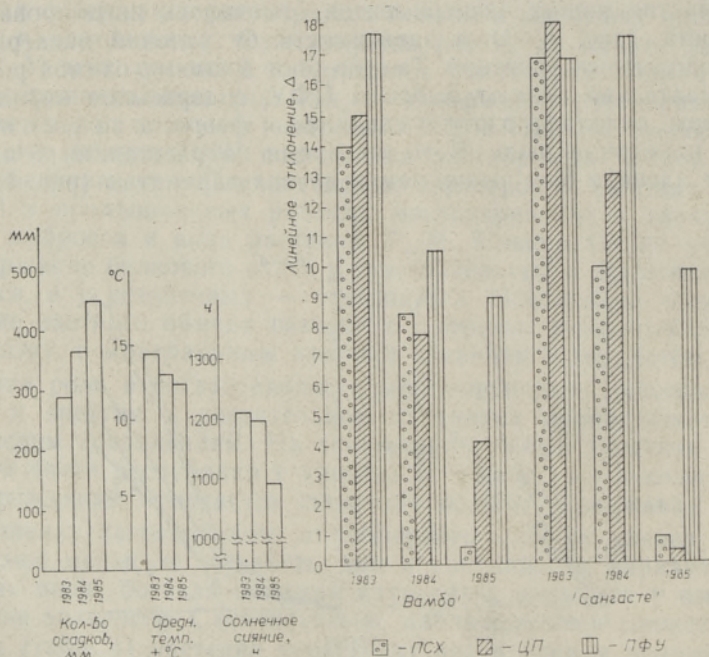


Рис. 3. Зависимость среднего линейного отклонения от контроля (по Г. Ф. Лакину) роста озимой ржи при различной техногенной нагрузке и от метеорологических показателей.

женная средняя температура (табл. 5) и относительно мало солнечного сияния (в Таллине 1118,2 ч, в Нарве 1065,1 ч*), рост растений в окрестностях СХП и ЦП мало отличался от контроля. Относительно сухая, солнечная (в Таллине 1227,6 ч, в Нарве 1192,3 ч) и теплая погода (табл. 5) в 1983 г. способствовала воздействию атмосферных загрязнителей на рост растений, так как именно в этом году наблюдалось значительное отклонение по сравнению с контролем (рис. 3). Видно, что воздействие атмосферных примесей на растения вблизи ПФУ меньше зависит от климатических условий (1983—1985 гг.).

Изложенный экспериментальный материал дает основание констатировать, что физиолого-биохимическая реакция растений на неблагоприятные условия, вызванные техногенным изменением состава атмосферного воздуха, оказывается неодинаковой в различных условиях и зависит от видовой специфики растений, а также от метеорологических условий. Загрязнение атмосферного воздуха как фактор, влияющий на количество и качество сельскохозяйственной продукции, требует пристального внимания. Вскрытие внутренних закономерностей реакции различных сельскохозяйственных культур на техногенную нагрузку дает возможность разработать эффективные методы управления урожаем.

ЛИТЕРАТУРА

- Асатиани В. С. Новые методы биохимической фотометрии. М., 1965.
 Балацкий О. Ф. Экономика защиты воздушного бассейна. Харьков, 1976.
 Везицкий А. Ю., Рудой А. Б. Превращение хлорофилловых пигментов в постэтилированных листьях разных видов растений на ранней стадии зеленения. — В кн.: Биосинтез и состояние хлорофиллов в растениях. Минск, 1975, 58—92.
 Воронкова Н. Г. Влияние внекорневых подкормок на устойчивость роз к мучнистой росе. — В кн.: Интегрированные методы в защите декоративных растений. Таллин, 1979, 14.
 Ганоненко В. И., Балева Е. Ф., Шевчук С. Н. Обновление хлорофилла — характерная черта фотосинтезирующего аппарата. — В кн.: Хлорофилл. Минск, 1974, 298—310.
 Гетко Н. В. Газоустойчивость и газопоглотительная способность растений в условиях Белоруссии. — Автореф. канд. дис. Минск, 1972.
 Гетко Н. В. К механизму устойчивости сосны обыкновенной к газообразным соединениям серы в промышленных зонах Белоруссии. — В кн.: Взаимодействие между лесными экосистемами и загрязнителями. Таллин, 1982, 90—91.
 Измайлов Е. Ф. Структурно-функциональные аспекты интеграции азотного обмена растений. — Физиол. раст., 1981, 28, № 3, 635—656.
 Илькун Г. М. Загрязнители атмосферы и растения. Киев, 1978.
 Кангур А. К. Изменения содержания сухого вещества и хлорофиллов растений в условиях локального загрязнения окружающей среды. — В кн.: Повышать эффективность и качество цветоводства и овощеводства. Таллин, 1985, 53—55.
 Ковда В. А. Биогеохимические циклы в природе и их нарушение человеком. — В кн.: Биогеохимические циклы в биосфере. М., 1976, 19—85.
 Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1968.
 Лархер В. Экология растений. М., 1978.
 Любименко В. Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. Т. 1. Киев, 1963.
 Мандре М. А. Влияние моделированного загрязнения на физиолого-биохимическое состояние системы растение—паразит. — В кн.: Актуальные задачи физиологии и биохимии растений в ботанических садах СССР. Пушкино, 1984, 114—115.
 Мандре М. Цементная пыль как влияющий на развитие растений антропогенный фактор. 2. Влияние на поражаемость мучнистой росой, рост и продуктивность растений. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1986, 35, № 2, 122—130.
 Мандре М., Кангур А. Цементная пыль как влияющий на развитие растений антропогенный фактор. 1. Воздействие на условия произрастания и метаболизм травянистых растений. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1986, 35, № 1, 39—51.
 Мировая окружающая среда 1972—1982. ЮНЕП, 1984.
 Мэннинг У., Федер У. Биомониторинг загрязнения атмосферы с помощью растений. Л., 1985.

* Данные Эстонского Республиканского управления по гидрометеорологии и контролю окружающей среды.

- Ничипорович А. А. Хлорофилл и фотосинтетическая продуктивность растений. — В кн.: Хлорофилл. Минск, 1974, 49—62.
- Нобл Р., Такемото В. Влияние двуокиси серы на фотосинтез. — В кн.: Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Ч. II. Таллин, 1982, 9—25.
- Озолина И. А., Мочалкин А. И. О защитной роли каротиноидных пигментов в растениях. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1975, № 3, 387—397.
- Перельман А. И. Геохимия биосферы. М., 1973.
- Перельман А. И. Геохимия биосферы и ноосферы. — В кн.: Биогеохимические циклы в биосфере. М., 1976, 86—97.
- Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М., 1968.
- Развитие народного хозяйства Эстонской ССР за 1981—1985 гг. Таллин, 1986.
- Руководство по анализам кормов. М., 1982.
- Сергейчик С. А. Древесные растения и оптимизация промышленной среды. Минск, 1984.
- Сеферович Б. Прогнозы развития мирового химического производства. — Химия и жизнь, 1974, № 10, 24—29.
- Суслова В. В., Николаевский В. С. Влияние кислых газов на пигментный состав листьев древесных и газонных растений. — В кн.: Газоустойчивость растений. Вып. II. Пермь, 1971, 93—132.
- Третьякова Н. Н. Практикум по физиологии растений. М., 1982.
- Трубецкова О. М., Татаренко Н. Ф. Фотоколориметрический метод определения сульфат-иона в присутствии фосфата. — Физиол. раст., 1971, 18, № 1, 219—222.
- Шацкая Р. Н. Влияние промышленной среды на содержание азотистых соединений в древесных растениях. — Автореф. канд. дисс. Кишинев, 1983.
- Шевякова Н. И. Метаболизм серы в растениях. М., 1979.
- Шлык А. А. Развитие исследований метаболической гетерогенности фотосинтетических мембран. Итоги первого этапа. — В кн.: Биосинтез и состояние хлорофиллов в растениях. Минск, 1975, 104—160.
- Acidification Today and Tomorrow. Uppsala, Swedish Ministry of Agriculture, 1982.
- Brändle, R., Shyder, I. Abtransport von Schwefelverbindungen aus Bohnenprimärblättern (Phaseolus vulg.) nach Beeinflussung mit H₂S. — Experimentia, Basel, 1970, 26, 112—123.
- Cortelyou, C. G. The cost of air pollution and its control. — In: Proc. 1972 Clean Air Conference. Melbourne, 1972, 128—133.
- Effects of SO₂ on Plants. Moscow, 1984.
- Environmental Quality. The Fifth Annual Report of the Council on Environmental Quality. Washington, 1974.
- Furrer, O. J. The amount of sulphur dioxide absorbed by plants from the atmosphere. — In: Isotopes in Plant Nutrition and Physiology. Vienna, 1967, 403—407.
- Garrec, J. P., Oberlin, J. C., Ligeon, E., Bisch, A. M., Fourcy, A. Fluoride-calcium interaction in polluted fir needles. — Fluoride, 1974, 7, N 2, 78—84.
- Liebera, W. H., Ziegler, H., Ziegler, I. Förderung der Hill-Reaktion und der CO₂-Fixierung in isolierten Spinat-Chloroplasten durch niedere Sulfid-Konzentrationen. — Planta, 1973, 109, N 3, 269—280.
- Pelz, E. Poskozen lesu kouremla prachem. — Lesnictvi, 1964, 1—2.
- Rabe, R., Kreeb, K. Bioindication of air pollution by chlorophyll destruction in plant leaves. — Oikos, 1980, 34, N 2, 163—167.
- Vernon, L. P. Spectrophotometric determination of plant extracts. — Anal. Chem., 1960, 32, N 9, 1144—1150.

Таллинский ботанический сад
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
20/II 1986

Malle MANDRE, Jüri MARTIN, Alla KANGUR,
Liivi LAUR, Elvi PIHLAKAS

FUSIOLOOGILIS-BIOKEEMILISTEST ASPEKTIDEST PÖLLUKULTUURIDE REAGEERIMISEL TEHNOGEENSELE KOORMUSELE

Põllukultuuride saak on oluliselt sõltuv mulla agrokeemilisest koostisest, sademete hulgast vegetatsiooniperioodil ja paljudest muudest teguritest. Tööstusrajoonides on atmosfääri ingredientide muutus sageli põllukultuuride produktsiooni vähenemise põh-

juseks. Uurimistulemused põlevkivikeemia-, tsemendi- ja mineraalväetisete haste mõju-
piirkonnas kasvavate mitmete põllukultuuride füsioloogilis-biokeemilise seisundi kohta
näitasid, et kvantitatiivselt ja kvalitatiivselt erinev tehnogeenne koormus muudab —
sõltuvalt taime liigist — fotosünteesis osalevate pigmentide (klorofüllid a ja b, karo-
tiin), lämmastikainevahetuse parameetrite (üldlämmastik, aminohapped, lahustuvad val-
gud) ja mineraalainete sisaldust. Olulisteks kriteeriumideks peetakse suhte Chl a/Chl b
ja $\text{SO}_4^{2-}/\text{SH-}$ muutumist taimedes tehnogeense koormuse tingimustes. Teraviljadel tähel-
dati pidurdust kasvus ja biomassi vähenemist võrreldes kontrolltaimedega. Erandiks
osutus ristik ('Viola'), mille kasv ja biomass põlevkivi tootmise ja töötlemise rajoonis
ületas kontrolltaimede vastavad näitajad.

*Malle MANDRE, Jüri MARTIN, Alla KANGUR,
Liivi LAUR, Elvi PIHLAKAS*

ON PHYSIOLOGICAL-BIOCHEMICAL ASPECTS OF THE REACTION OF FIELD CROPS ON THE INDUSTRIAL LOAD

The yield of field crops depends essentially on the agrochemical composition of soil, the
quantity of outfalls during the vegetation period, and on several other factors. On
industrial territories the change in the ingredients of the atmosphere often causes
a decrease in the yield of field crops. Experiments with rye, barley and clover were
carried out near the oil shale, cement and mineral fertilizer factories in small plots
that were subjected to the influence of pollutants. Deviations from the normal metabo-
lism of those plants were stated. The ratio Chl a/Chl b and the change of $\text{SO}_4^{2-}/\text{SH-}$
in plants can be used as indicators of the state of plants on industrial territories.

УДК 338.5 : 626.81 (474.2)

Хелла КИНК

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА ПОДЗЕМНЫХ ВОД В ПРЕДЕЛАХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ ЭСТОНСКОЙ ССР

В Основных направлениях экономического и социального развития СССР на 1986—1990 годы и на период до 2000 года, утвержденных XXVII съездом КПСС, особое внимание уделено сельскому хозяйству и реализации Продовольственной программы. В связи с этим на повестку дня выдвигаются проблемы охраны окружающей среды и рационального использования природных ресурсов, в том числе и водных.

Оптимальный водный режим в растениеводстве играет не менее важную роль, чем плодородие земель. Вода высокого качества нужна в животноводстве, на предприятиях по переработке сельскохозяйственной продукции, в коммунальном хозяйстве. На территории Эстонии источником таких вод являются подземные воды. Поэтому охрана вод становится в условиях интенсификации концентрированного сельскохозяйственного производства одной из актуальнейших проблем.

Оптимизацию водной среды на территории республики, которая относится к зоне смешанных лесов, осложняет неблагоприятное стечение двух природных факторов. Во-первых, здесь проходит северная граница зоны медленного разложения органических загрязнителей (Глазовская, 1979), что создает повышенную опасность загрязнения окружающей среды. Во-вторых, комплексный состав водной системы отличается крайней неустойчивостью. Сложные геогидродинамические условия (Валлнер, 1980), слабая природная защищенность водных ресурсов (Кинк, Метсланг, 1980) и высокий коэффициент изменчивости стока рек (Эйпре, 1981) могут спровоцировать неблагоприятное для сельскохозяйственных ландшафтов перераспределение подземных и поверхностных вод или даже вызвать истощение водных ресурсов по площади.

В целях решения проблемы охраны вод в республике разработана сводная гидрогеологическая оценка для сельскохозяйственного ландшафта, которая вобрала в себя показатели всех природных ресурсов и сложившейся техногенной ситуации, т. е. всю ландшафтную и экономическую информацию. При этом в оценочную классификацию входят в качестве основных все факторы подземной гидросферы. Косвенные факторы представлены природными и техногенными наземными системами и общими показателями геологической среды. Водопотребление сельским хозяйством лимитируется охраняемыми территориями, условиями возобновления водных ресурсов, водозаборами и состоянием окружающей среды. Оценка производится по 100-балльной шкале с выведением средних оценок. Для сравнительной оценки системы «вода—почва» составлена сводная шкала из 5 групп (Кинк, 1984), при этом бонитировка почв проведена по данным ГПИ «Эстсельхозпроект».

Для оптимизации системы «вода—почва» предлагаемые рекомендации подразделяются на три группы:

1. Полная консервация ландшафта в виде водоохранных зон, участков и т. д.
2. Рациональное использование и охрана подземной гидросферы при планировании, т. е. установление лимита на водные ресурсы.
3. Регенерационные технические приемы.

Подобные системы использовались в ФРГ для оценки возможностей сельскохозяйственного производства в пределах водозаборов подземных вод (*Beurteilungskriterien...*, 1976), в ПНР для бонитировки ландшафта (Галаровский, 1981), в ЧССР для оценки качества окружающей среды (Миколаш, Питтерман, 1983) и др. В СССР составлены оценочные классификации рекреационных ресурсов, условий строительства, плодородия земель, охраняемых ландшафтов, качества водной среды при добыче полезных ископаемых и др. (Мухина, 1973; Исаченко, 1980; Тановицкий, 1980; Плотников и Кварцев, 1982). В Эстонской ССР оценочные шкалы использовались для бонитировки лесных ресурсов и плодородных земель при территориальной планировке и рекреации. Оценивались также социально-экономические пространственные системы (Ныммик, 1979) и ландшафтно-экологические условия на мелиоративных участках (Мандер, 1983).

Объективность результатов любых оценок зависит от достоверности критериев, показателей и отдельных свойств, на основе которых проводятся оценочные работы. При оценке отдельных свойств мы прибегли к типизации, а также к такому комплексному показателю, как защищенность подземных вод. Критерии и показатели уточнялись в ходе режимных наблюдений, которые велись в 1966—1973 гг. на 13 типичных мелиоративных участках и в 1978—1985 гг. на сельскохозяйственных ландшафтах, в районах торфоразработок и на фоновых площадках природных ландшафтов, всего в 90 точках. В последнем периоде наблюдений опытные полигоны находились в основном в пределах охраняемых территорий и в их окрестностях. Действующая наблюдательная сеть входит в систему экологического мониторинга, а 12 точек — в республиканскую систему гидрогеологического мониторинга.

Сеть площадок для комплексных режимных наблюдений подземных и поверхностных вод (рис. 1) организована в 1978—1980 гг. Институтом геологии АН ЭССР совместно с Лахемааским национальным парком и Матсалуским заповедником. При наблюдениях брали в расчет следующие факторы:

1. Техногенные (антропогенные). Сюда относятся производственные и коммунальные источники загрязнения, водоотводные сооружения и др. Источники загрязнения подразделяются на точечные (производственные центры, склады-хранилища, отстойники и др.) и площадные (полевые хранилища, разброска удобрений, ядохимикатов и т. д.).
2. Защищенность грунтовых вод, геогидродинамические параметры и характер водовмещающих пород (трещиноватые карбонатные и поровые песчаные).

Полученные данные сравнивались с данными фоновых площадок природных ландшафтов, где техногенное влияние практически исключается.

В результате обработки информации об уровне и химическом составе подземных вод уточнялась степень их защищенности. Выяснилось, что в наших условиях за основу целесообразно брать общее количество соединений азота, попадающих в подземные воды. В Ленинградской области аналогичные подсчеты ведутся по содержанию хлоридов в подземных водах (Временные рекомендации, 1978). По нашим данным, в пределах сельскохозяйственных ландшафтов, где подземные воды не защищены или защищены слабо от вероятной загрязнительной нагруз-

ки, в подземную гидросферу попадает от 50 до 90% соединений азота, причем их приток резко увеличивается после кратковременных обильных атмосферных осадков и в маловодный период. На защищенных же

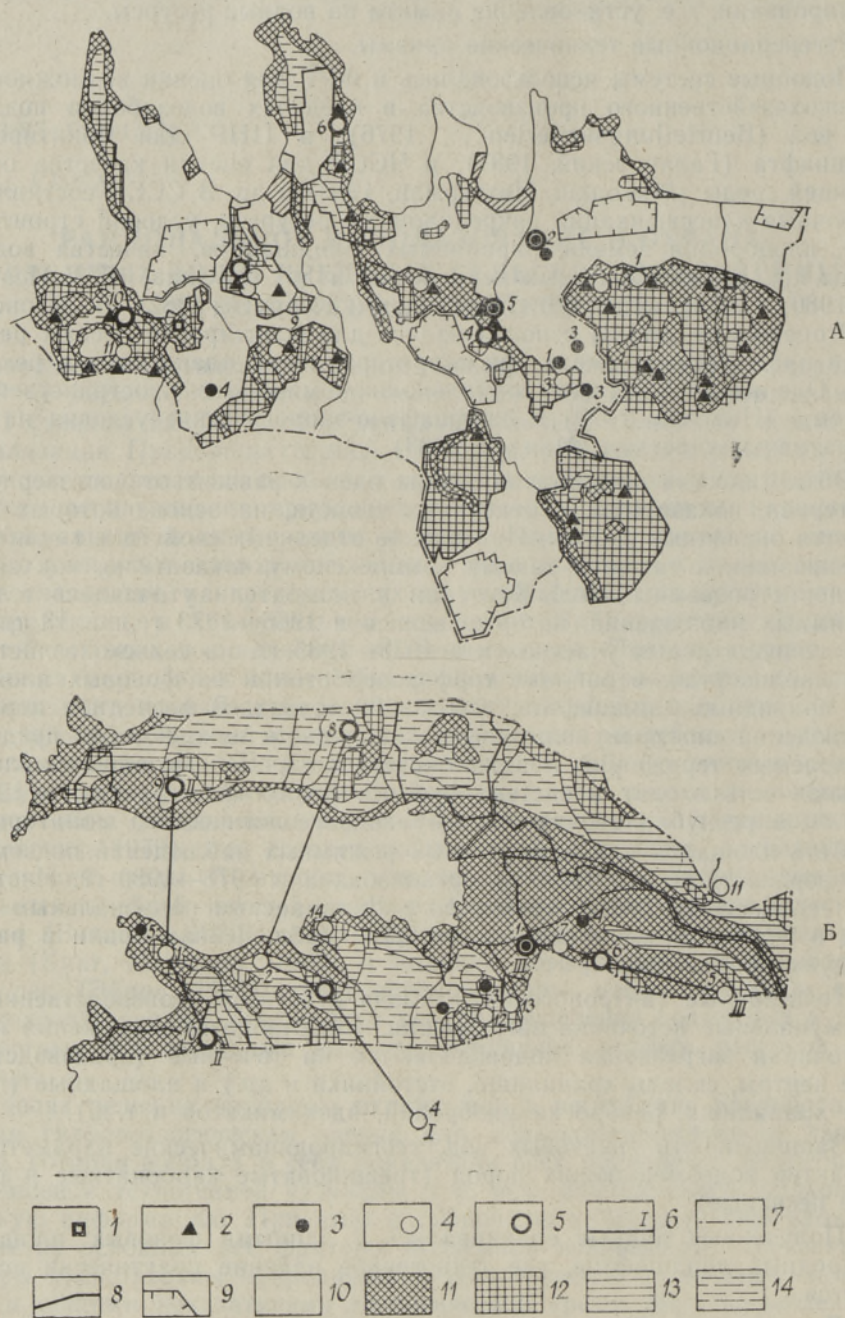


Рис. 1. Наблюдательная сеть и защищенность грунтовых вод в Лахемаасском национальном парке (А) и Матсалуском заповеднике (Б).

1 — поселки; 2 — животноводческие производственные центры; наблюдательные скважины: 3 — на сельскохозяйственном ландшафте, 4 — фоновые, 5 — гидрогеологического мониторинга, 6 — наблюдательный профиль; границы: 7 — охраняемых территорий, 8 — сельскохозяйственных предприятий, 9 — резерватов, 10 — лесохозяйственные земли; защищенность грунтовых вод: 11 — отсутствует, 12 — слабая, 13 — средняя, 14 — надежная.

участках наибольшая концентрация загрязняющих веществ установлена в конце периода маловодья. В первом случае после уменьшения вероятной загрязнительной нагрузки (напр., после строительства хранилищ) качество подземных вод значительно улучшается спустя полгода, во втором же случае изменений в химическом составе подземных вод за этот период не зарегистрировано.

На основе полученных данных составлены карты защищенности подземных вод Лахемааского национального парка и Матсалуского государственного заповедника (рис. 1), а также схемы охранного и рационального использования водных ресурсов колхозами, расположенными на охраняемых территориях или в их окрестностях. На этих схемах особо выделены незащищенные и слабозащищенные участки, где требуется регенерация или установление лимита на водные ресурсы (напр., в Вызупере Раквереского района, куда планируется переместить центр национального парка).

В условиях Эстонской ССР развитие сельского хозяйства невозможно без мелиорации: площадь сельскохозяйственных земель, нуждающихся в осушении, составляет 22% площади республики. Выполненные и планируемые мелиоративные работы связаны с решением проблем территориального перераспределения водных ресурсов, их экономным и рациональным использованием с учетом требований охраны окружающей среды. С другой стороны, стоимость строительства мелиоративных систем должна окупаться в короткое время, т. е. урожайность мелиорированных земель должна быть оптимальной.

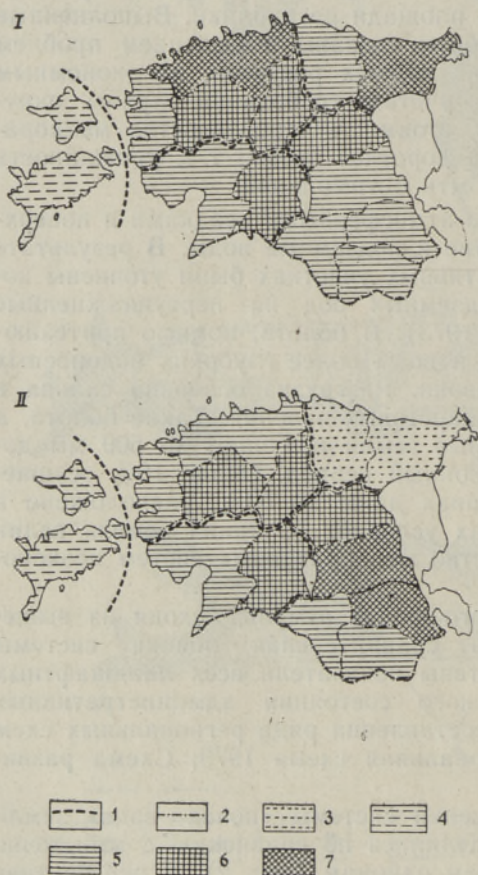
В заболачивании земель наряду с атмосферными осадками и поверхностными водами принимают участие и подземные воды. В результате режимных наблюдений на мелиоративных участках были уточнены количественные данные притока подземных вод на переувлажненные земли (Маслов, 1970; Кинк, 1970, 1973). В болота, помимо притекающих грунтовых вод, разгружаются и воды более глубоких водоносных горизонтов ордовика, силура и девона. Разгрузка особенно сильна в зонах тектонических нарушений и карстовых явлений. Такие болота, а также переувлажненные минеральные земли получают до 500 мм дополнительного питания за вегетационный период. Около 10% осушаемой площади, а в карстовых районах даже до 50%, расположено в весьма сложных гидрогеологических условиях. С таких земель велик отвод подземных вод, а строительство мелиоративных систем неэкономично.

Для оптимизации мелиоративного фонда земель, исходя из вышеопределенных принципов, велась сравнительная оценка системы «почва—вода». При этом были учтены показатели всех ландшафтных ресурсов и социально-экономического состояния административных единиц. Оценка применялась при составлении ряда региональных схем (Перспективная схема 1979; Региональная схема 1979; Схема развития мелиорации 1983).

В результате сравнительной оценки системы «почва—вода» земли мелиоративного фонда перераспределились по сравнению с избыточно увлажненными по административным районам (рис. 2). В перспективе планирование мелиоративных работ в северо-восточном горно-промышленном районе и на островах нецелесообразно. Самым перспективным в отношении повышения плодородия сельскохозяйственных земель при помощи мелиорации оказалось Средне-Эстонское плато.

В болотный фонд Эстонской ССР входит около 11 800 болот общей площадью 9150 км², или 20% территории республики, причем на болота глубиной 2,5—3,6 м приходится половина указанной площади. По направлениям использования торфяной фонд в Эстонской ССР подразделяется на разрабатываемый, земельный, охраняемый и запасной.

В настоящее время 2/3 годовой добычи торфа идет на подстилки и удобрения, и эта доля в ближайшее время значительно возрастет. Поэтому весьма важно уточнить влияние торфяных разработок на формирование водных ресурсов, а также критерии для выделения болотных массивов, выполняющих природоохранные, в том числе и водоохраные, функции. Такие наблюдения ведутся с 1978 г. на родниковом болоте-заповеднике «Вийдумяэ», с 1983 г. на болоте «Вирусоо» в Лахемаском национальном парке и с 1984 г. на болоте-заповеднике «Меэ-никунно» в Пылваском районе. В результате наблюдений выяснилось, что основная часть техногенного стока формируется за счет подземных вод в низинных болотах или за счет озерковой воды в верховых болотах. Влияние отвода болотных вод сказывается, в зависимости от типа и структуры болот, в радиусе до 1 км. В Северной Эстонии на химический состав болотных вод, где преобладают гидрокарбонаты со значительной примесью сульфатов и хлоридов, влияют атмосферные осадки.



Для выяснения перспектив оптимального развития сельскохозяйственного производства проведена сравнительная оценка системы «почва—поверхностная вода—грунтовая вода—межпластовая вода». Из техногенных факторов комплексно оценивались прямое водопотребление, водоотвод и загрязнение. При этом загрязнительная нагрузка определялась по методике А. Маастика (Maastik, 1984). Оценке подлежали природные единицы — водосборы, сельскохозяйственные земли в административных районах и по республике в целом. В результате выделены хозяйства с крайне конфликтными ситуациями.

Рис. 2. Заболоченные сельскохозяйственные земли (I) и земли мелиоративного фонда (II) в административных районах.

Границы: 1 — социально-экономического района, 2 — административного района; площадь от административного района: 3 — менее 10%, 4 — 10—15%, 5 — 15—20%, 6 — 20—25%, 7 — более 25%.

Водосборы отбирались по природным и техногенным признакам, типичным для условий формирования подземных вод. По принципу сравнения оценивались три небольших водосбора: р. Пуртсе (I) с площадью 816 км²; р. Вызу (II) — 64 км² и водоохранная зона Матсалу-ского залива (III). Эти водосборы нанесены на карту техногенно-гидрогеологических условий Эстонской ССР (рис. 3).

Экономические условия, обуславливающие антропогенную нагрузку, различны в этих водосборах. Водосбор р. Пуртсе расположен в слан-

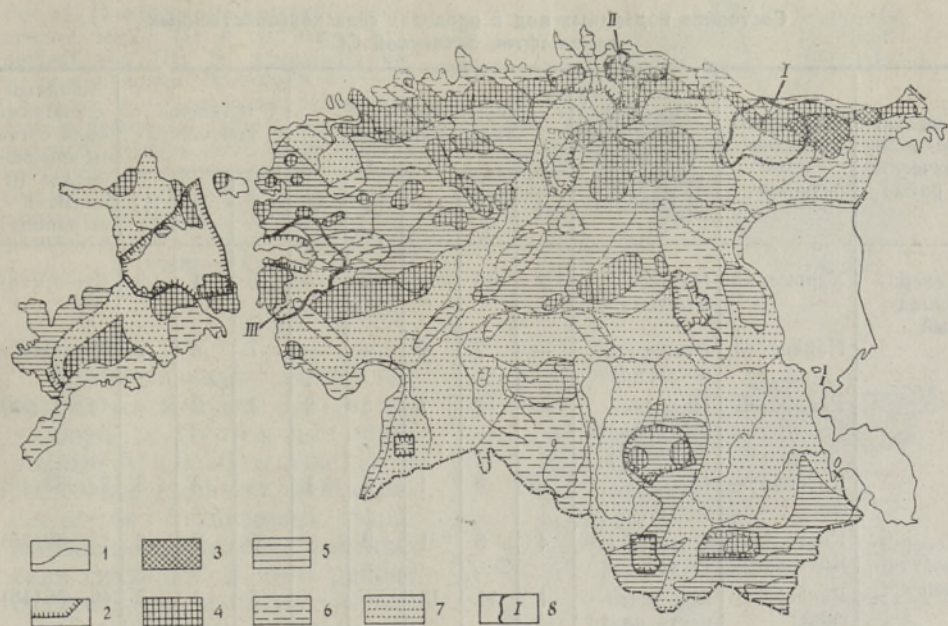


Рис. 3. Техногенно-гидрогеологическая ситуация в Эстонской ССР и расположение типовых водосборов.

Границы: 1 — бонитировочных групп, 2 — охраняемых территорий; состояние грунтовых вод: 3 — крайне неудовлетворительное, 4 — неудовлетворительное, 5 — среднее, 6 — хорошее, 7 — отличное; 8 — граница и номер водосбора.

цевом бассейне, тип средообразования — индустриально-очаговый (Ныммик, 1979). Техногенная нагрузка здесь очень высока — 245 970 человеко-эквивалента (ч.э.) по БПК_п, т.е. по количеству кислорода, необходимого для полного окисления загрязняющих веществ. Удельное загрязнение достигает 300 ч.э./км². Водосбор р. Вызу расположен в Лахемааском национальном парке. Тип средообразования — аграрно-ареальный, сельскохозяйственное производство подчинено охранному режиму. Загрязнительная нагрузка — 3000 ч.э., удельное загрязнение — 50 ч.э./км². Вокруг водно-болотных угодий международного значения Матсалу простираются типичные сельскохозяйственные ландшафты. Тип средообразования — экстенсивный аграрно-ареальный. Загрязнительная нагрузка — 114 000 ч.э., удельное загрязнение — 100 ч.э./км².

Плодородие сельскохозяйственных земель самое высокое в водосборе р. Пуртсе, где оценочные баллы (ОБ) составляют 40—49. В водосборе р. Вызу ОБ — 34, в Матсалу — 36—40, а в среднем по республике — 42. Ресурсы поверхностных вод обильны на всех участках, но р. Пуртсе испытывает сильное техногенное влияние, признаки загрязнения имеются и в Матсалуском заливе, и в среднем течении р. Вызу. Хотя геологический возраст отложений рассматриваемых участков почти одинаков, Матсалу отличается от других пологим уклоном подземных вод, их медленным движением и небольшими ресурсами. Естественная защищенность грунтовых вод в водосборе р. Пуртсе отсутствует, в водосборе р. Вызу она средняя и в Матсалу слабая. В водосборе р. Пуртсе грунтовые воды подвергаются сильному техногенному воздействию. Площадное загрязнение грунтовых вод установлено на южном берегу Матсалуского залива и в среднем течении р. Вызу. Межпластовые подземные воды на участке Пуртсе подвергаются загрязнению и интенсивному потреблению (водоотлив из шахт).

Состояние подземных вод в пределах сельскохозяйственных ландшафтов Эстонской ССР

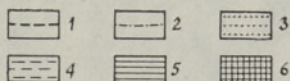
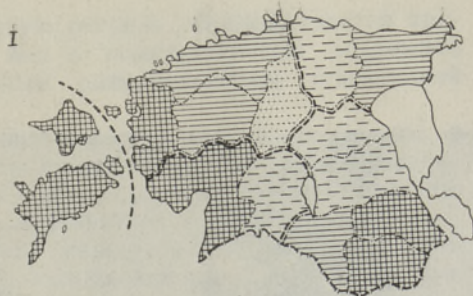
Социально-экономический район	Административный район	Преобладающий тип ландшафта (по Э. Варепу)	Бонитировочный класс хозяйства					Степень конфликта			Сводный оценочный балл системы «почва-вода» (в скобках — по району)
			I	II	III	IV	V	I	II	III	
Северо-Западный	Харьуский	Плато, Кывемаа	2	10	8	6	—	6	1	3	43—38 (48)
	Пайдеский	Возвышенность, плато	—	7	9	4	—	7	4	2	50—44 (52)
	Раплаский	Низменность, плато, Кывемаа	—	8	7	3	2	3	2	—	44—42 (58)
	Хаапсалуский	Низменность	—	9	1	3	1	—	3	5	33—33 (46)
Северо-Восточный	Кохтла-Ярвеский	Плато, Алу-тагузе	4	6	1	2	—	6	2	2	42—30 (38)
	Раквереский	Возвышенность, плато	1	11	13	—	—	5	3	3	46—36 (48)
Юго-Восточный	Тартуский	Плато, низменность	—	—	2	9	11	—	—	—	45—60 (64)
	Йыгева-ский	Плато, Вооремаа	—	4	9	7	—	5	2	—	47—42 (46)
	Пылваский	Плато, Палумаа	—	1	6	2	11	—	—	1	39—54 (62)
	Валгаский	Возвышенность, низина	—	2	2	7	4	—	—	2	40—46 (54)
Юго-Западный	Вырусский	Возвышенность, низина	—	2	5	4	9	—	—	7	37—54 (56)
	Вильяндиский	Возвышенность, плато	—	3	5	8	9	1	2	—	46—52 (60)
	Пярнуский	Низменность, плато	—	7	4	9	9	1	5	1	39—48 (58)
	Кингисеппский	Плато	—	5	5	4	1	—	1	6	38—44 (48)
Острова	Хийумааский	Плато, низменность	—	1	3	1	1	—	—	2	32—46 (52)
Всего			7	76	80	79	58	34	25	29	в среднем 42—45 (52)

Состояние межпластовых вод на участке Вызу в настоящее время удовлетворительное, но признаки загрязнения имеются и здесь. Хотя напорные воды на участке Матсалу сверху надежно защищены глинами, загрязняющие вещества проникают с сельскохозяйственных земель соседних альваров.

В результате оценочных работ выяснилось, что состояние грунтовых вод крайне неудовлетворительное в водосборе р. Пуртсе, где ОБ составляют лишь 10—26. В Матсалу состояние грунтовых вод неудовлетворительное (ОБ 38), в водосборе р. Вызу среднее (ОБ 47). Средний ОБ по республике — 45.

Рис. 4. Плодородные сельскохозяйственные земли (I) и состояние подземных вод (II) по административным районам Эстонской ССР.

Границы: 1 — социально-экономических районов, 2 — административных районов; степень плодородия почв и состояние подземных вод: 3 — очень высокая и отличное; 4 — высокая и хорошее; 5 — средняя и удовлетворительное; 6 — низкая и неудовлетворительное.



Сравнительная системная оценка показывает, что в водосборе р. Пуртсе, где природные ландшафты уже не в состоянии компенсировать последствия технизации, сформировалась крайне критическая ситуация. В этом районе совместного влияния горной промышленности и сельского хозяйства следует провести регенерационные мероприятия. Регенерационные мероприятия и соблюдение водоохранного режима необходимы местами и в Матсалу, и в среднем течении р. Вызу.

Техногенно-гидрогеологическая ситуация оценивалась во всех совхозах, колхозах и других сельскохозяйственных предприятиях республики (таблица). Выделено пять бонитировочных классов: I — состояние водных ресурсов крайне неудовлетворительное, II — неудовлетворительное, III — среднее, IV — хорошее, V — отличное. Картограмма плодородных почв (рис. 4, I) составлена по материалам ГПИ «Эст-сельхозпроект», техногенно-гидрогеологические условия (рис. 4, II) определены в Институте геологии АН ЭССР. Выделены районы и хозяйства (рис. 5), где сформировался явный конфликт между техногенной нагрузкой, водными и почвенными ресурсами. По степени конфликтности все хозяйства подразделены на три категории. К первой отнесены те, где плодородие почв превышает состояние водных ресурсов на два бонитировочных класса, ко второй — на один класс, к третьей — хозяйства, где плодородие почв низкое и состояние водных ресурсов неудовлетворительное. При определении конфликта учитывались также возможности возобновления водных ресурсов.

В результате оценочных исследований выяснилось, что неудовлетворительное состояние водных ресурсов, особенно грунтовых вод, имеет место в северной части Эстонии. Так, хозяйств с крайне неудовлетворительным состоянием воды насчитывается в Кохтла-Ярвеском районе четыре, в Харьюском два, в Рахвереском одно. В последних двух районах больше всего хозяйств с неудовлетворительным качеством воды — 10 и 11 соответственно. Общее состояние водных ресурсов в средней части Эстонии удовлетворительное, а на юге республики — хорошее. Выяснилось, что состояние водных ресурсов в пределах сель-



Рис. 5. Распределение сельскохозяйственных земель Эстонской ССР по степени конфликтности: 1 — крайняя, 2 — средняя, 3 — слабая; 4 — лесохозяйственные земли; 5 — осушенные леса; границы: 6 — охраняемых территорий, 7 — социально-экономических районов, 8 — административных районов.

скохозяйственных ландшафтов в первую очередь обусловливается природными предпосылками (обилием вод и защищенностью подземной гидросферы), а также неравномерным распределением техногенной нагрузки.

Самые плодородные сельскохозяйственные земли расположены в средней части республики, особенно в пределах Пандивереской возвышенности. Среднеплодородные почвы преобладают в Северной Эстонии. В этих же районах концентрируются и хозяйства с наилучшими производственными показателями. Конфликт между состоянием водных ресурсов и плодородием сельскохозяйственных земель более четко прослеживается в пределах Пандивереской возвышенности, в северо-восточном горно-промышленном районе и в окрестностях Таллина. Критическая ситуация сложилась местами и в пределах Средне-Эстонского плато, на о-ве Сааремаа и на Сакалаской возвышенности, особенно вблизи свиноводческих фабрик.

При составлении перспективных планов экономического и социального развития республики необходимо учитывать, есть ли конфликт между природными ресурсами и техногенной нагрузкой на сельскохозяйственных ландшафтах. В районах с конфликтной ситуацией следует в первую очередь осуществлять регенерационные мероприятия — строить водоохранные и очистные сооружения, хранилища и т. д. Удобрения и ядохимикаты необходимо применять с учетом защищенности водных ресурсов. В целях возобновления качественных водных ресурсов целесообразно расширить сеть охраняемых территорий новыми водоохранными участками и зонами, особенно в районах развития карста — на Пандивереской возвышенности, Северо-Эстонском плато и на островах.

ЛИТЕРАТУРА

- Арольд И. Комплексная территориальная планировка и исследования природы для этой цели. — Уч. зап. Тартуск. ун-та, вып. 440. Тарту, 1978, 65—78.
- Валлер Л. Гидродинамическая расчлененность и баланс подземных вод Эстонии. — В кн.: Проблемы гидрогеологии Эстонии. Таллин, 1980, 11—12.
- Временные рекомендации по оценке и картированию естественной защищенности подземных вод от загрязнения стоками сельскохозяйственного производства. Л., 1978.
- Галяровский Т. Метод бонитирования ландшафта в Южной Польше. — В кн.: Optimization of Rural Landscapes. Таллин, 1984.
- Глазовская М. Способность окружающей среды к самоочищению. — Природа, 1979, № 3, 71—79.
- Исаченко А. Оптимизация природной среды. М., 1980.
- Кинк Х. Геологическая и гидрогеологическая характеристика осушаемых низинных болот Эстонской ССР и методика их исследований с применением электро-разведки. — Автореф. канд. дис. Таллин, 1970.
- Кинк Х. Зависимость сроков проведения гидрогеологических исследований от водного режима переувлажненных земель, питающихся подземными водами. — Сб. науч. тр. ЭНИИЗиМ, XXIX. Таллин, 1973, 79—85.
- Кинк Х. Сравнительная оценка гидрогеологических условий и плодородности почв в целях уточнения земель мелиоративного фонда. — Тез. докл. V Межведомств. совещ. по мелиоративной гидрогеологии. М., 1984, 103—106.
- Кинк Х., Метсланг Т. О рациональном использовании водных ресурсов при мелиорации земель Эстонской ССР. — Тез. докл. IV Межведомств. совещ. по мелиоративной гидрогеологии, инженерной геологии и мелиоративному почвоведению. М., 1980, 100—104.
- Мандер Ю. Некоторые пути экологической оптимизации сельскохозяйственных ландшафтов. — Автореф. канд. дис. Тарту, 1983.
- Маслов Б. С. Режим грунтовых вод переувлажненных земель и его регулирование. М., 1970.
- Миколаш Я., Питтерман Л. Управление охраной окружающей среды. М., 1983.
- Мухина Л. Принципы и методы технологической оценки природных комплексов. М., 1973.
- Ныммик С. Я. Социально-экономические пространственные системы, как образователи среды. — Уч. зап. Тартуск. ун-та, вып. 490. Тарту, 1979, 3—24.

- Плотников Н., Кварцев А. Прогноз влияния техногенеза на изменение гидрогеологической обстановки. — В кн.: Формирование подземных вод как основа гидрогеологических прогнозов. М., 1982, 176—186.
- Тановицкий И. Г. О критериях для выделения болотных массивов, выполняющих природоохранные функции. — В сб.: Значение болот в биосфере. М., 1980, 168—171.
- Эйпсе Т. Водные ресурсы закарстованной Пандивереской возвышенности. Л., 1981.
- Beurteilungskriterien und Empfehlungen zur Bodennutzung in Zone II von Schutzgebieten zum Grundwasser. — J. Kulturtechnik und Flurbereinigung, 17. Berlin—Hamburg, 1976, 221—228.
- Kink, H. Majandite veekaitse skeemide koostamine. — Keskkonnakaitse, 1982, N 3, 1—9.
- Maastik, A. Veekaitse põllumajanduses. Tallinn, 1984.

Институт геологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
4/VII 1985

Hella KINK

POHJAVEE RATSIONAALNE KASUTAMINE JA KAITSE EESTI NSV PÕLLUMAJANDUSMAASTIKEL

Põhjavee kasutamise ja kaitse probleemide lahendamisel põllumajandusmaastikel kasutati veeressursside, neid mõjutava inimtegevuse ja selle tulemusel väljakujunenud seisundi kompleksset hindamist. Hindamiskriteeriumid täpsustati tüüpilistel vaatlusväljakutel. Süsteemi *muld—vesi* optimeerimiseks soovitatakse kasutamise piiranguid ning limiteerivaid ja regenereerivaid meetmeid.

Vaatlusandmete põhjal koostati Lahemaa Rahvusparki ja Matsalu Riikliku Looduskaitseala põhjavee kaitstuse kaardid ning selles piirkonnas paiknevate põllumajanduslike majandite veeressursside ratsionaalse kasutamise skeemid. Hinnati keerulistes hüdrogeoloogilistes tingimustes paiknevate liigniiskete maade kuivendamise võimalusi. Tulemusi kasutati regionaalsete maaparandusskeemide koostamisel. Selgitati turbatootmise mõju veeressurssidele ja looduslike kompensatsioonide loomise vajadusi.

Süsteemi *muld—pinnaesi—pinnaseesi—kihtidevaheline põhjaveesi* võrdlev hindamine toimus tüüpiliste väikejõgede vesikonnas kaevandustööstus-, põllumajandus- ja loodusmaastikel.

Põllumajandusmaastike optimeerimise võimaluste selgitamiseks hinnati hüdrogeoloogilised tehistingimused, kusjuures vee seisundi alusel klassifitseeriti majandid ja rajoonid. Konfliktseteks piirkondadeks, kus vee seisund on väga tugevasti mõjutatud ning mullaviljakus kõrge, osutusid Pandivere kõrgustik, Kirde- ja Loode-Eesti ning saared.

Hella KINK

RATIONAL UTILIZATION AND PROTECTION OF GROUND WATER ON AGRICULTURAL LANDSCAPES OF THE ESTONIAN SSR

In order to solve the problems of ground water utilization and protection on agricultural landscapes, a complex evaluation of ground water resources, of the artificial influence and of the condition of ground water was carried out. Evaluation criteria were specified on stationary observation sites. To optimize the water—soil system, the author has proposed rational utilization as well as some limiting and regenerating measures.

On the basis of observation data, water protection maps of Lahemaa National Park and Matsalu State Reserve as well as maps for a rational water usage on the collective farms of these regions were drawn up.

The reclamation and agricultural utilization of oversaturated landscapes in complicated hydrogeological conditions were estimated, as a result of which regional reclamation schemes were elaborated. The influence of peat excavation on ground water and the need for creating new water reserves have been discussed.

A comparative estimation of the system soil—surface water—ground water—artesian water was carried out on cultural and natural landscapes of small catchment areas. Artificial hydrogeological conditions for the optimization of agricultural landscapes were assessed. Collective farm districts were classified on the basis of ground water condition. Pandivere Upland, North-East and North-West Estonia and the islands constitute conflicting areas with a high soil fertility and a strong artificial influence on ground water.

УДК 553.551+631.837(474.2)

Аада ТЭЭДУМЯЭ

О ВОЗМОЖНОСТЯХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КАРБОНАТНЫХ ПОРОД ЭСТОНИИ В СЕЛЬСКОМ ХОЗЯЙСТВЕ

Известняки и доломиты принадлежат к наиболее универсальным видам минерального сырья и имеют весьма широкое и разнообразное применение как после термической или механической обработки, так и в природной форме.

Наиболее крупными потребителями известняков и доломитов в мире являются промышленность строительных материалов и черная металлургия. Значительно меньшее количество карбонатных пород используется в сельском хозяйстве, целлюлозно-бумажной, химической и других отраслях промышленности, а также для очистки питьевых и сточных вод. К примеру, в США известняки и доломиты (Виноградов, 1961; Бейтс, 1965) применяются в строительстве и промышленности строительных материалов (75%), в качестве флюсов при выплавке металлов (11%), для известкования почв (5%), в химической промышленности (2%). Остальные отрасли используют это минеральное сырье в значительно меньшем количестве (меньше 1%).

В Эстонской ССР из добываемых ежегодно 4—4,5 млн. м³ известняков и доломитов практически весь объем используется в строительстве. Только 2—3% добытого камня находит применение в металлургической, целлюлозно-бумажной и стекольной промышленности, а также для подкормки птиц и очистки сточных вод.

Что касается применения карбонатных пород в сельском хозяйстве, то они используются (помимо удобрений, выпускаемых химической промышленностью) в двух направлениях — для известкования кислых почв и в качестве минеральной подкормки сельскохозяйственных животных и птиц. При этом для известкования почв применяются как чистые известняки и доломиты, так и их глинистые разновидности, для подкормки — только химически чистые известняки.

Известняки состоят в основном из кальцита — CaCO_3 , содержащего 56% CaO и 44% CO_2 , доломиты — из одноименного минерала доломита — $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$, содержащего 30,4% CaO , 21,9% MgO и 47,7% CO_2 . Химический состав чистых известняков и доломитов приближается к теоретическому составу соответственно кальцита и минерала доломита.

В природе имеется непрерывный ряд смешанных карбонатных пород от чистых известняков до чистых доломитов. Кроме того, в карбонатных породах содержатся различные примеси, из которых чаще других встречаются глинистые минералы, кварц, окислы и гидроокислы железа, и марганца, пирит, глауконит, фосфаты, органическое вещество.

В основу классификации карбонатных пород по вещественному составу положены количественные соотношения кальцита, доломита и терригенно-глинистого материала. Общепринятой классификации смешан-

Содержание карбонатов в известняках и доломитах Эстонии

Литолого-промышленный тип	Разновидность	Содержание, %		Номер разведанных месторождений на рисунке	Основная отрасль применения
		CaCO ₃	MgCO ₃		
Доломиты первичные	Доломит микрослойчатый (каармаский)	47,6—60,5	33,4—41,8	52	Для облицовочных материалов
	Доломит узорчатый (сельгазеский)	49,6—51,1	39,3—41,0	43	Для облицовочных материалов
Известняки биоморфные	Известняк бореалисовый	76,5—96,1	2,1—14,6	20, 23, 24, 25, 26, 27, 28	Для обжига извести
	Известняк строматопоровый	89,0—94,3	2,1—6,3	23, 24, 26, 27	Для обжига извести
Известняки биогермные	Известняк биогермный	80,1—97,0	2,1—6,3	17, 18, 20, 42, 51	Для обжига извести
	Известняк глинистый биогермный	76,5—89,0	2,1—6,3	17, 18	Для щебня и строительного камня
Известняки детритовые	Известняк детритовый	80,1—95,0	2,1—9,0	1, 2, 3, 4, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 32, 33, 38, 42, 51	Для производства извести, строительного щебня и камня
	Известняк детритовый глинистый (нерастворимый остаток до 15%)	80,1—85,4	2,1—7,0	21, 31, 32, 42	Для производства строительного щебня и камня
	Известняк илистодетритовый	53,4—85,4	2,1—37,6	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16	Для производства цемента и строительного щебня и камня
Известняки илистодетритовые	Известняк илистодетритовый глинистый (нерастворимый остаток до 15%)	60,0—81,2	2,1—16,7	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 16	Для производства цемента и строительного щебня и камня
	Известняк скрыто-и тонкокристаллический	88,0—96,0	1,0—5,0	19, 20, 30, 31, 38	Для производства извести
Доломиты вторичные	Доломит мелко-и тонкокристаллический	46,3—53,4	37,6—43,9	12, 13, 14, 15, 16, 22, 30, 33, 34, 35, 36, 37, 39, 40, 41, 42, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50	Для производства строительного щебня и камня

ных пород пока не создано. Согласно используемой в ЭССР классификации (Vingisaag и др., 1965), при содержании сопутствующего компонента в размере 10—25% к названию породы добавляют определения известковистый, доломитистый, глинистый и др., при содержании доломита и кальцита от 25 до 50% — доломитовый и известковый, а при содержании терригенно-глинистого компонента в размере 25—50% изменяется само название породы в мергель или домерит.

Используемый для известкования почв материал называется «известковой мукой», а в действительности он представляет собой просто тон-

коизмельченную карбонатную породу. Технические условия (ГОСТ 14050-78) предъявляют к химическому составу известковой муки только одно требование — суммарная массовая доля углекислого магния и углекислого кальция ($\text{CaCO}_3 + \text{MgCO}_3$) не должна быть менее 88% (I класс) или 85% (II класс). Классы выделяются в зависимости от прочности исходной карбонатной породы: I класс — прочность породы до 600 кг/см², II класс — более 600 кг/см². Таким образом, для известкования почв можно использовать все карбонатные породы от известняков до доломитов, содержащие не более 12—15% терригенных и глинистых примесей.

Известняки и доломиты, пригодные в качестве сырья для известкования почв, широко распространены в Эстонии (Тээдумяэ, 1984). Практически все основные литолого-промышленные типы карбонатных пород (таблица) соответствуют предъявляемым известковой муке требованиям и запасы всех разведанных месторождений (рисунок) применимы для изготовления ее. По прочности карбонатные породы Эстонии относятся, с небольшим исключением, ко II классу.

Что касается запасов разведанных месторождений, то их достаточно для удовлетворения потребностей сельского хозяйства и они в полной мере могут заменить используемую в настоящее время сланцевую золу в течение длительного периода (0,3 млн. т в Эстонии и более 2,0 млн. т в Литве, Латвии, Белоруссии и России).

Однако во всех случаях следует предпочитать менее прочные разновидности известняков, содержащие меньше балластных примесей. В этом аспекте первоочередным сырьем для известкования почв служат биоморфные, биогермные и детритовые известняки (таблица, рисунок). Илстые известняки обладают высокой прочностью (800—1000 кг/см²), но по химическому составу не уступают упомянутым выше видам чистых известняков.

Как уже отмечалось, во всем мире основным материалом для известкования почв служит тонкоизмельченная известковая и доломитовая мука, которая лишь в Эстонии, ввиду наличия подходящих отходов промышленности, не используется, однако в соседних республиках (Литве и Латвии) производится и успешно используется наряду с привозной сланцевой золой.

По некоторым данным (Turbas, Lauk, 1982), в известковании нуждается 33% (348,7 тыс. га) обрабатываемой в республике земли. Кальций в почвах Эстонии имеет преимущественно отрицательный баланс. Кислотность почв увеличивается как из-за происходящих в почвах процессов, так и в результате человеческой деятельности. По мере роста городов и развития промышленности загрязнение воздуха соединениями серы и азота значительно возрастает. Подсчитано, что в ГДР для нейтрализации поступающего в течение года из воздуха в почву SO_2 требуется 140 кг CaO (250 кг CaCO_3) на 1 га земли. Кроме того, в ассортименте минеральных удобрений доминируют кислотные. Для уменьшения окисляющего действия один центнер минеральных удобрений должен содержать ориентировочно (в зависимости от удобрения) 40—150 кг углекислого кальция (Turbas, Lauk, 1982). Таким образом, увеличение кислотности почв Эстонии при существующих природно-климатических условиях и современном уровне развития промышленности неизбежно, а борьба с ним возможна только путем систематического известкования почв. Для этих целей используются сланцевая (летучая) зола и клинкерная пыль, т.е. сухие отходы промышленности, содержащие свободные окислы и растворимые силикаты и являющиеся быстродействующими известковыми удобрениями. Нейтрализующая способность золы в пересчете на CaCO_3 составляет 76—85% и в общих чертах сравнима с нейтрализующей способностью известко-



Месторождения карбонатных пород Эстонии.

вой муки. Научные основы известкования почв названными веществами (отходами) разработаны О. Халликом (Hallik, 1950; Халлик, 1955).

К настоящему времени в нашей республике разработано несколько вариантов энерготехнологического использования горючих сланцев, сооружены опытные промышленные установки, например, на Эстонской ГРЭС, однако образующаяся при этой технологии зола имеет несколько иной состав — содержит соединения восстановительной среды, в первую очередь сульфиды. Содержание вредной для растений сульфидной серы в этой золе достигает 3% (Turbas, Lauk, 1982). Поэтому к использованию энерготехнологической золы для известкования почв надо относиться с большой осторожностью.

Второй областью применения карбонатных пород в сельском хозяйстве является производство минеральной подкормки для животных и птиц. Кальциевая подкормка прежде всего необходима при вскармливании птиц в умеренных количествах (при концентратном типе кормления) и для домашних сельскохозяйственных животных (Олль, 1967). Наиболее известной кальциевой подкормкой является мел, но размельченные известняки также успешно применяются в этих целях.

Отраслевой стандарт ОСТ-21-37-78 предусматривает на известняки для минеральной подкормки и для производства комбикормов следующие требования: содержание углекислого кальция (CaCO_3) не менее 85%, нерастворимого в соляной кислоте остатка (н.о.) не более 5%, ядовитых примесей: фтора менее 0,15%, мышьяка менее 0,012%, свинца менее 0,008%, не вредных примесей (MgCO_3 , Fe_2O_3 , Al_2O_3 и др.) не более 5%.

Из распространенных в Эстонии известняков для подкормки сельскохозяйственных животных и птиц пригодны биоморфные, биогермные, детритовые и илестые известняки (таблица, рисунок). Содержание ядовитых примесей в химически чистых известняках (н.о. менее 5%) относительно невелико (Вингисаар и др., 1981) и не превышает установленных норм. Таким образом, в качестве сырья для производства минеральной подкормки птиц могут служить все запасы извест-

Типы пород: а — известняки биоморфные; б — известняки биогермные; в — известняки детритовые; г — известняки илесто-детритовые; д — известняки илестые; е — доломиты первичные; ж — доломиты вторичные; з — линия тектонических нарушений.

Месторождения: 1 — Харку, 2 — Вяо, 3 — Маарду, 4 — Курелива, 5 — Кунда, 6 — Тоолсе, 7 — западный берег р. Тоолсе, 8 — Ару (южный), 9 — Азери, 10 — Ранну, 11 — Сака, 12 — Кохтла-Ярве, 13 — Силламяэ, 14 — Нарва, 15 — Кадатик, 16 — Нарва (вскрыша фосфоритов), 17 — Румму, 18 — Падизе, 19 — Раквере, 20 — Сууремыйза, 21 — Сикельди, 22 — Инью-Мерикюла, 23 — Аавере, 24 — Выхмута, 25 — Тамсалу, 26 — Карину, 27 — Метсла, 28 — Ракке, 29 — Унгру-Сепакюла, 30 — Хаймре, 31 — Лубья, 32 — Хыреда, 33 — Кеава, 34 — Тюри-Аллику, 35 — Мюнди, 36 — Койги, 37 — Метсатагузе, 38 — Калана, 39 — Витсьярве, 40 — Адавере, 41 — Неанурме, 42 — Яагараху, 43 — Мустьяла (Селгазе), 44 — Тагавере, 45 — Лийгаласкма, 46 — Когува, 47 — Хелламаа, 48 — Михкли, 49 — Коонга, 50 — Анелема, 51 — Агама, 52 — Каарма.

Индексы стратиграфических горизонтов: O_1 — волховский и кундаский горизонты; O_{2as-id} — азерский, ласнамягский, ухакусский, кукрузеский и идавереский горизонты; O_{2jh-op} — йыхвисский, кейлаский и оандуский горизонты; O_{2rk} — раквереский горизонт; O_{2-3pb} — набалаский горизонт; O_{3vg} — вормисский горизонт; O_{3pg} — пиргуский горизонт; O_{3pk} — поркуниский горизонт; S_{1jr} — юурусский горизонт; S_{1rk} — райккюлаский горизонт; S_{1ad} — адавереский горизонт; S_{1jn} — яаниский горизонт; S_{1jg} — яагарахуский горизонт; S_{2rt} — роотсикюлаский горизонт; S_{2pd} — паадлаский горизонт; S_{2kr} — курсаареский горизонт; S_{2kg} — каугатумаский горизонт; S_{2oh} — охесаареский горизонт.

няков для обжига извести месторождений Ракке, Карину, Аавере, Выхмута, Метсла и частично (в объеме детритовых и биогермных известняков) запасы месторождений Падизе Пазмурруд, Румму. В настоящее время для этих целей используют только биоморфные известняки месторождения Карину. Раккеский известковый завод выпускает 5,3 тыс. т минеральной подкормки птиц в год, которая используется птицефабриками республики.

В заключение следует отметить, что в Эстонии имеется достаточное количество разведанных запасов карбонатных пород для того, чтобы удовлетворить потребности сельского хозяйства как в известковой муке для известкования почв, так и в карбонатной подкормке сельскохозяйственных животных и птиц. При необходимости производство упомянутых продуктов целесообразно организовать на базе разрабатываемых месторождений.

ЛИТЕРАТУРА

- Бейтс Р. Геология неметаллических полезных ископаемых. М., 1965, 233—261.
Вингисаар П., Гулова Х., Кийли Т., Таалмани В. Распределение микроэлементов в карбонатных породах ордовика и силура Эстонии. — Изв. АН ЭССР. Геол., 1981, 30, № 3, 106—110.
Виноградов С. Известняки (Требования промышленности к качеству минерального сырья, вып. 10). М., 1961.
Оль Ю. Минеральное питание животных в различных природно-хозяйственных условиях. Л., 1967, 157—159.
Тээдумяэ А. Оценка перспективности карбонатных пород ордовика и силура ЭССР как промышленного сырья. ИГ АН ЭССР. Таллин, 1984. Деп. в ВИНТИ, № 5361-85.
Халлик О. Использование сланцевой золы для известкования кислых почв в Эстонской ССР. Таллин, 1955.
Hallik, O. Põllumuldade lubjasus ja nende lupjamise tähtsus Eesti NSV-s. Tallinn, 1950.
Turbas, E., Lauk, E. Lupjamisalase uurimistöö tulemustest ja soovitud muldade korduslupjamiseks. Tallinn, 1982.
Vingisaar, P., Oraspõld, A., Einasto, R., Jürgenson, E. Karbonaatkivimite ühtne klassifikatsioon ja legend. Tallinn, 1965.

Институт геологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
2/XII 1985

Aada TEEDUMAE

EESTI LUBJAKIVIDE JA DOLOMIITIDE KASUTUSVÕIMALUSTEST PÕLLUMAJANDUSES

Karbonaatkivimid — lubjakivid ja dolomiidid — on üks universaalsemaid mineraalse tooraine liike. Neid kasutatakse laialdaselt mitmetes valdkondades, nii looduslikul kujul kui ka mehaaniliselt, termiliselt ja keemiliselt töödelduna. Valdav osa maailmas toodetavatest karbonaatkivimitest kasutatakse ehitusmaterjalitööstuses ja mustmetallurgias. Kolmandal kohal on põllumajandus — muldade lupjamine ja põllumajandusloomade mineraalsööd.

Muldade lupjamiseks Eestis kasutatakse tootmisjääke — tolmpõlevkivituhka ja klinkritolmu, mineraalsöödaks — Karinu maardla lubjakive.

Tulevikus, seoses üleminekuga põlevkivi energotehnoloogilisele töötlemisele, sisaldab saadav tuhk sulfiide, mistõttu võib tekkida vajadus kasutada lubiväetisena karbonaatkivimeid.

Antakse ülevaade Eestis esinevate karbonaatkivimite keemilisest koostisest ja erinevate kivimitüüpide kasutusvõimalustest põllumajanduses. Lubiväetisena on võimalik kasutada praktiliselt kõiki põhilisi litoloogilis-tööstuslikke kivimitüüpe ja kõigi uuritud lubjakivi- ja dolomiidimaardlate varusid. Põllumajandusloomade mineraalsöödaks sobivad ainult keemiliselt puhtad lubjakivid, mis esinevad vaid teatud tasemetel ning mida kasutab ka lubjatööstus.

Eestis on küllaldane kogus geoloogiliselt uuritud karbonaatkivimite varusid, et katta põllumajanduse vajadus nii lubiväetise kui mineraalsööda osas. Otstarbekaks tuleb pidada lubiväetise tootmist, kui selleks tekib vajadus, juba kasutuselolevate maardlate baasil. See võimaldab kokku hoida nii aega kui vahendeid maardla evitamiseks.

POSSIBILITIES OF USING LIMESTONES AND DOLOMITES OF ESTONIA IN AGRICULTURE

Carbonate rocks — limestones and dolomites belong to universal mineral raw materials. They are used in various industries after mechanical, thermal and chemical treatment as well as in natural form.

The main amount of carbonate rocks in the whole world is used in the industry of construction materials and in metallurgy. The third place is occupied by agriculture — liming the acid soils and producing mineral feed for poultry and cattle.

For liming acid soils represented nowadays in Estonia, dust ashes of electric stations and clinker-dust of the cement production are used. Limestones are applied in producing mineral feed for poultry farms.

The generalized characterization of the main qualities of limestones and dolomites of Estonia is presented, and possibilities of using them in agriculture are discussed.

According to the requirements presented by technical conditions (State standards), all estimated reserves of carbonate rocks can be used for producing carbonate meal used for liming acid soils. For producing mineral feed, the reserves of genuine limestones estimated for lime-burning can be especially used.

KALAKASVATUSE PROBLEEMID VABARIIGI SISEVEEKOGUDES

Kalakasvatuse olukorda vabariigi siseveekogudes ning lähemaid ülesandeid teaduse ja tootmise alal arutati 19. juunil 1985 Eesti NSV Teaduste Akadeemia presiidiumi juures asuva tootlusprogrammi teaduslike aluste komisjoni koosolekul. Põhiettekandega esines bioloogiakandidaat Henn Haberman (ENSV TA Zooloogia ja Botaanika Instituut) ning kaasettekanne E. Koljat (ENSV Metsamajanduse ja Looduskaitse Ministeerium) ja T. Tohverit (A. Mölderit nim. Eesti Loomakasvatuse ja Veterinaaria Teadusliku Uurimise Instituut).

Ettekannetest selgus, et jõgede uuritus Eesti NSV-s on vähenenud. Kolleegid Läti NSV-st on siin meist tublisti ees. Kalamajanduslikust seisukohast on jõgede tähtsus ja kasutamine tagasihoidlik, kuid nad väärivad tähelepanu vääriskalade rändeteede ja koelmute (lõhe, meriforell, silm). Reostus jõgedes on kohati suur, ka röövpüük on suurem kui muudes veekogudes.

Kalamajanduslike veekogudena tähtsust omavate järvede (ilma Peipsi, Võrtsjärve ja Narva veehoidlata) kogupindala on ca 18 000 ha.

Siseveekogusid on lepingu alusel antud majandada kalakasvatuseks, tööstuslikuks kalapüügiks või sportliku kalapüügi arendamiseks põhiliselt neljale ametkonnale: ENSV Agrotööstuskoondise 40 majandit majandab 140 veekogu (3500 ha), ENSV Kalamajanduse Valitsuse allteenitused 5 järve (1462 ha), ENSV Metsamajanduse ja Looduskaitse Ministeerium 39 veekogu (29 904 ha) ja Eesti NSV Kalastajate Selts ligi 140 veekogu või selle osa (300 ha).

Sisevete kalatoodangust annab Peipsi 95%, Võrtsjärv 3–4% ja väikejärved 1%. Koos Peipsiga ulatub aastane väljapüük 4000–5000 tonnini.

Väikejärvi, mida kalamajanduslikult on võimalik kasutada, on 600 ringis ning nad võtavad enda alla umbes 7000 ha. Kalasaak neist võib ulatuda 150 tonnini. Kalamajandid, kus kasutatakse üle 20 ha suurusi väikejärvi, tuleks H. Habermanni ning T. Tohverit arvates säilitada, intensiivse kalamajanduse arendamine aga alla 10 ha suurustes järvedes (need moodustavad 56% järvede üldarvust) ei ole perspektiivikas, kuna kulud on liialt suured. Sellised väikejärved peaks jätama rekreatiivseks otstarbeks või antama kalasportklubiidele majandada.

Võrtsjärv on ainuke suurjärv kogu Nõukogude Liidus, kus väärtuslikke kalaliike on 70–80% ringis. Teistes järvedes domineerib prügikala (ca 70%). Põhjus

on selles, et Võrtsjärves rakendatakse täpselt Teaduste Akadeemia ettepanekuid kalamajanduse arendamiseks. Võrtsjärves on tugev kalakaitse ning väljapüük allub kontrollile. Olemasolevat püügikorda oleks seal vaja säilitada ning saadud kogemusi ka mujal rakendada.

Väljapüük **Peipsi** järve Eesti NSV osast võib ulatuda 5000 tonnini, millest prügikala moodustab umbes 80%. Peipsi järves on suurel põhjaloomastiku (bentose) varud, kellest toituvaid kalu saaks 3–4 korda rohkem kasvatada. Ent näiteks angerja sissetoomist ei poolda liiduline ametkond. Oletatakse madalat väljapüüki (1–2%), kuigi Võrtsjärve puhul on see näitaja 10–15%.

Ekki järvede uuritus on olnud suhteliselt hea, on andmed vananenud. Tõhustada tuleks uurimistöid. Projekteerivad organisatsioonid vajavad häid, majanduslikult põhjendatud lähteandmeid. Et saada usutavamaid andmeid, vajab väljapüügi statistika ümberkorraldamist. Seni ei ole toodangu arvestusse läinud sportlikul ja harrastuspüügil püütud kala.

Vabariigi siseveekogusid oleks vaja uuesti katastrida ja saadud andmete põhjal klassifitseerida. E. Koljati arvates peaks majandamiseks kohaste veekogude kategoriseerimisel eraldi olema välja toodud:

- a) veekogud, mis on eriliselt tähtsad kudealade ja rändeteedena;
- b) veekogud sportliku kalapüügi jaoks seltsidele ja ettevõtetele;
- c) veekogud, mis sobivad jõevähi arendamiseks ja selle varude taastamiseks;
- d) rekreatsioonialad, s.t. puhkealad, kus ei saa arvutada kalamajanduslikku külge;
- e) veekogud, millel on teaduslik väärtus taimestiku või veeloomastiku seisukohalt.

Arvestada tuleks järvemuda kasutamise perspektiiviga.

Tiikide üldpind on 500 ha, sealt püütakse 244,5 tonni kala. Karpkala põhitootjad on Võru rajooni Lenini-nimeline ja Kuldre kolhoos ning Tartu rajooni Ilmatsalu kalamajand, vikerforelli puhul Rakvere rajooni Vinni Nädissohvostechnikum ning Jõgeva rajooni Pajusi kolhoos. Kalamajanditest on Ilmatsalu eriolukorras, kuna ta on Eesti Loomakasvatuse ja Veterinaaria Teadusliku Uurimise Instituudi katsebaas, kus iga tiik on katsetiik.

Tiigikalakasvatusega on seotud mitmeid probleeme. Põhiprobleem on söödad ja söötmine. Toota tuleks erineva suurusega graanuleid. Päriss väikestele kaladele oleks vaja startersöötaid. Tuleks välja töötada kalahaiguste tõrje süsteem. Korrigeerimist vajavad hinnad, eriti karpkala

oma. Tegelda tuleks sobivamate ja perspektiivsemate tõugude valikuga (karpkala, vikerforell), heteroosi kasutusvõimaluste uurimisega ning aretusküsimustega.

Uurimistöö põhiraskus Teaduste Akadeemia liinis lasub Zooloogia ja Botaanika Instituudil. Sealsete ihtioloogide peamine probleem on kalade produktiivsust määravate tegurite, nii sisemiste kui ka ökoloogiliste tegurite uurimine. Eriteadlaste kollektiiv on selleks olemas, kuid raskusi on materiaalse baasiga. Katsetiigid vajavad rajamist, akvaariumide hoone rekonstrueerimist. Instituut peaks tegelema ka jõgede uurimisega. Küsimust on arutatud Zooloogia ja Botaanika Instituudis. H. Habermani arvates tuleks sellele tööle rakendada kaks teadurit ning ära kasutada vastavaid läti kolleegide kogemusi. Koopereeruda tuleks ka Läänemere Instituudi Tallinna osakonnaga.

A. Mölder nim. Eesti Loomakasvatuse ja Veterinaaria Teadusliku Uurimise Instituudi ülesandeks on söötade ja söötmise probleemid, kalakasvatuse tehnoloogia täiustamine, olemasoleva aretusmaterjali hindamine ning aretustöö.

Kirovi-nimelises Näidiskalurikolhoosis katsetatakse kalakasvatuse suletud süsteemi — kalakasvatust kunstlikes tingimustes, kus kaubakala kasvatamisele kulub vaid 1,5 aastat. Selline süsteem ei saasta keskkonda.

Komisjon hindas tehtud tööd positiivselt ja märkis kalakasvatuse arendamise tähtsust tootlusfondi suurendamisel. Tehtud ettepanekud vaadatakse läbi akadeemia juhtkonna poolt rakendamaks meetmeid vabariigi veekogudes kalakasvatuse arendamise teaduslike ja tootmisalaste pakiliste ning perspektiivsete probleemide lahendamiseks.

Hugo REMMELG

NOORTEADLASTE KONVERENTS HARKUS

Eesti NSV TA Eksperimentaalbioloogia Instituudi (EBI) noorte teadlaste nõukogu korraldas 15. novembril 1985 Harkus noorteadlaste konverentsi teemal «Eksperimentaalbioloogia». Konverentsiks üllitati teesid, mille eessõnas püüdsime edasi anda oma arusaama eksperimentaalbioloogiast: «Kõik teadused koosnevad teoreetilisest ja empiirilisest poolest. Eksperimentaalbioloogia kuulub eluteaduse empiirilisse poolde. Eksperimenti teostamine eeldab vahelesegamist uuritavasse objekti, selle muutmist. Samuti eeldab see mingite teoreetiliste kontseptsioonide olemasolu, millest lähtudes eksperimenti tehakse. Sõltub uurijast, kas eksperimenti ja selle tulemusi kasutatakse lähte-eelduste kinnitamiseks või uute mudelite, seaduste, reeglite, printsiipide, kontseptsioonide, üldistuste, järelduste ja teooriate loomiseks. Viimasel teel on eksperimentaalbioloogia tihedasti seotud eluteaduse teoreetilise küljega. Niisugused integreeritud uurimused on kõige terviklikumad, harmoonilisemad.»¹

Konverentsil püüdsime saada ülevaadet meie noorte töödest ja tasemest, et vaadata tulevikku. Hakkavad ju nemad mõne aja pärast meie bioloogia palet kujundama. Et mitte jääda ainult oma mätta otsast vaatama, kutsusime konverentsi tööst osa võtma ja kuulama teiste uurimis-asutuste noori.

Zooloogia ja Botaanika Instituudi (ZBI) taimede ökofüsioloogia labori juhataja Kalevi Kulli avaettekanne «Bioloogilised eksperimentid arvutil» puudutas metodoloogilisi lähtekohti seoses arvutiekspimentide kasutamisega bioloogias. Oma ettekandes juhindus ta J. D. Spaini mõttest: «Tulevasi biolooge iseloomustab pigem oskus kasutada arvutit andmetöötlusel ja modelleerimisel kui oskus kasutada mikroskoopi.»² Kas see nii on, näeme tulevikus. Igal juhul oleks kahju, kui me enam ei oska kasutada mikroskoopi, sest see vae-sestaks oluliselt meie tunnetuslikke võimalusi.

Konverentsi esimese poole ettekannetes käsitleti taimseid objekte. EBI viroloogia sektori inseneri Jaan Palgi töö «Tubaka protoplastide isoleerimisest» eesmärgiks oli uurida viinamäeteo seedenõrest saadud sus-

¹ Eksperimentaalbioloogia. Noorte teadlaste konverentsi teesid. Harku, 1985, 3.

² Spain, J. D. BASIC Microcomputer Models in Biology. London, 1982, 1.

pensiooni, nn. helikaasi kasutamise võimalusi protoplastide isoleerimisel. Ettekandja näitas, et suhteliselt suures hulgas eraldub tubaka lehtedest protoplaste kaheastmelisel töötlemisel ensüümpaariga helikaas ja tsellulüsiin. Tartu Riikliku Ülikooli bioloogia osakonna diplomandi Indrek Kalamehe töö «Taime kalorsuse muutumine valgus-tingimuste gradiendis metskastiku näitel» oli valminud ZBIs. Ettekandest selgus, et kalorsuse ja keskkonnafaktori seos ei pruugi olla lineaarne, vaid võib olla ka keerukam. EBI taimefüsioloogia ja -biokeemia sektori nooremteaduri Hiie Ivanova ettekande teemaks oli «*Rubisco* uurimisest taime lehes *in vivo*». EBI viroloogia sektori inseneri Aime Riikoja ettekanne «Patogeneesiga seotud taimsetest uudikvalkudest ja nende puhastamisest» oli meetoodilise kalakuga. Taimsete uudikvalkude saamiseks nakatati tubakataimed kartuli-X-viirusega. EBI viroloogia sektori nooremteaduri Urmas Sutropi ettekanne «*Ardisia crispa* A. DC. lehe bakttersõlme kompositsioon» puudutas taimede ja mikroorganismide intiimset koostelu, mille puhul sarnaselt liblikõieliste juuremügaratele kujunevad lehesõlmed.

Konverentsi teise poole ettekannetes käsitleti loomseid või molekulaarseid süsteeme. Keemilise ja Bioloogilise Füüsika Instituudi molekulaargeneetika sektori nooremteaduri Toomas Tiiveli töö «Endotsütabiontide degeneratsioonist tirtide rakudes» oli valminud EBIs. Ettekandes käsitleti obligaatsete rakusiseste mikroorganismide degeneratsiooni putuka rakkudes ning oletati, et putukas võib reguleerida endotsütabiontide arvukust neid seedi-

des. EBI molekulaarbioloogia sektori inseneri Anne Kuusksalu ettekandes «Histoon-histooni ja DNA-histooni vastastikmõjude uurimisest, kasutades UV-valgusega indutseeritud ristsidemete meetodit» märgiti kokkuvõtteks, et histoonide DNAGA seostumise hindamisel tuleb arvestada mitte ainult DNA, vaid ka valgu molekulide lagunemise võimalusega. EBI mutageneesi sektori nooremteaduri Sergei Tamme ettekanne «*Ori* replikatsiooniga transposooni Tn5 konstrueerimine» rääkis tehtust. EBI loomageneetika sektori inseneride Terje Raudsepa ja Tiina Kummiku ettekandes «Tuumakeseorganisaatoripiirkonnad (TOP) veise (*Bos taurus*) karüotüübis» võrreldi erinevaid meetoodikaid TOPide esiletoomiseks. Eesti mustakirju veise karüotüübis tuvastati kaheksa TOPi, mis paiknevad kolmel pikal ja ühel lühikesel autosoomipaaril. Konverentsi viimaseks ettekandeks oli EBI sihtaspirandi Aits Metsise Leningradis NSVL TA Tsütoloogia Instituudis valminud töö «DNA hulga määramine *Sarcocystis bovis* Heydorn e.a., 1975 (*Sporozoa*, *Apicomplexa*) tsüsti staadiumi tuumades».

Pärast ettekandeid toimus arutelu «Eksperimentaalbioloogia osa kohalikus teaduses». Leiti, et eksperimentaalbioloogia ning teoreetiline bioloogia on ühtviisi vajalikud, kuna igas lokaalses kultuuris peab selle stabiilsuse tagamiseks leiduma kõigi vajalike erialade spetsialiste. Veidi etteheitevalt kõlas soov meie eksperimenteritele — me peaksime kasutama rohkem ja paremini oma võimalusi Eesti looduse uurimiseks.

URMAS SUTROP

УДК 636.081.1

Некоторые теоретические принципы и практические результаты оценки генетической ценности быков-производителей по потомству. Тейнберге Р. — Изв. АН ЭССР. Биология, 1986, т. 35, № 3, с. 181—188 (рез. эст., англ.)

Приведены результаты теоретических вычислений для определения оптимального числа потомков при определении племенной ценности быков, а также оптимального числа проверяемых молодых быков, исходя из задачи достижения максимального генетического прогресса в популяции. Было установлено, что для получения максимальной эффективности селекции следует оценивать в 6—10 раз больше молодых быков, чем требуется для осеменения коров. Число дочерей у оцениваемого быка должно быть не меньше 70—80. Для определения общей племенной ценности быка по нескольким признакам селекции следует использовать метод селекционных индексов (СИ), сравнивая средний индекс дочерей быков между собой. Были выявлены быки-лидеры (всего 5 производителей) эстонской черно-пестрой породы по данным 1983—84 гг. Табл. 1. Библ. 21 назв.

УДК 57.017.645 : 591.175.7

Изменения фракционного состава белков и нуклеиновых кислот мышц смешанного типа в онтогенезе цыплят. Вайга Ю., Вайга С. — Изв. АН ЭстССР. Биология, 1986, т. 35, № 3, с. 189—192 (рез. эст., англ.)

На основе динамики белкового и нуклеинового обмена характеризуется и сравнивается с грудной мышцей ранний постэмбриональный период дифференциации смешанной икроножной мышцы цыплят. Установлена низкая постэмбриональная скорость аккумуляции основных фракций миофибриллярных белков и постепенное снижение количества нуклеиновых кислот в икроножной мышце. Это объясняется тем, что в этом периоде накопление тканеспецифических белков происходит в основном за счет фазных волокон, а уровень содержания тканеспецифических белков из тонических волокон при выдуплении уже весьма высок. Описанное своеобразие процессов аккумуляции миофибриллярных белков и нуклеиновых кислот по сравнению с грудной мышцей обеспечивает икроножной мышечной ткани большую зрелость в раннем постэмбриональном периоде. Рис. 2. Библ. 14 назв.

УДК 575.174 : 597 : 553.2

Заниженный уровень генетической изменчивости белков радужной форели Дональдсона. Паавер Т. — Изв. АН ЭстССР. Биология, 1986, т. 35, № 3, с. 193—197 (рез. эст., англ.)

Для завезенной в Эстонскую ССР быстрорастущей породы радужной форели, выведенной проф. Дональдсоном в США, характерен низкий уровень генетической изменчивости белков. Средняя гетерозиготность в стаде равна 3,3%. Форель Дональдсона отличается по генетическому профилю от выращиваемых в СССР отводок прудовой радужной форели. Табл. 1. Библ. 11 назв.

УДК 595.7—11

Индукция суперличинки *Galleria mellonella* воздействием ювеноидов и экдизоидов с целью первичной оценки их биоактивности. Куузик А., Метспалу Л., Хийесаар К., Каал Т., Халдре Ы., Пиху Э., Сейн Э. — Изв. АН ЭстССР. Биология, 1986, т. 35, № 3, с. 198—205 (рез. эст., англ.)

Была изучена возможность индукции перфектных дополнительных личиночных линек (ДЛЛ) пчелиной огневки *G. mellonella* L. воздействием ювеноидов и экдизоида. Критическим для индукции ДЛЛ был промежуток времени от 3 до 30 часов после линьки на VII возраст. В это время гусеницы обладали одинаково высокой чувствительностью в отношении индукции ДЛЛ. Была обнаружена зависимость между числом особей, проделавших ДЛЛ от гормональной активности препарата и дозой препарата. Препараты (<0,1 мкг/100 мг), которые были способны индуцировать ДЛЛ у 50% особей, рассматривались как относительно активные ювеноиды.

Поверхностная обработка экдистероном (дозой 1 мкг/1 мкл этанола) вызывала ДЛЛ у 30% особей, а инъекция такой же дозы — 90%. Табл. 4. Библ. 23 назв.

УДК 632.651

Влияние зерновых культур на степень размножения овсяной цистообразующей нематоды *Heterodera avenae* Wollenweber. Мяги Э. — Изв. АН ЭстССР. Биология, 1986, т. 35, № 3, с. 206—212 (англ.; рез. эст., рус.)

Приведены результаты полевых и лабораторных исследований, связанных с изучением степени размножения овсяной нематоды. Обобщаются проблемы, связанные с постепенным возделыванием зерновых культур и влиянием их на динамику численности паразита в почве в течение шести последующих лет (1978—1983 гг.). Приведены данные вегетационного опыта с зерновыми для установления их восприимчивости в отношении овсяной нематоды. Табл. 2. Рис. 2. Библ. 13 назв.

Изоферментный анализ синтетических амфидиплоидов пшеничного типа. Яаска В. — Изв. АН ЭстССР. Биология, 1986, т. 35, № 3, с. 213—220 (рез. эст., англ.)

Методом электрофореза или изоэлектрического фокусирования изучали изоферментный состав кислой фосфатазы, алкогольдегидрогеназы, аспартат-аминотрансферазы и супероксиддисмутазы у ряда синтетических эгилопсно-пшеничных, пшенично-эгилопсных и пшенично-пшеничных амфидиплоидов и их родительских видов.

У амфидиплоидов установлено кодоминантное проявление изоферментов, дивергентных у родительских видов. При этом у мономерных ферментов наблюдается суммирование гомеоаллельных изоферментов (гомеозимов), составленных геномов и родительских видов, а у димерных ферментов дополнительно проявляется гибридный изофермент с промежуточной электрофоретической подвижностью. Фиксация гетерозиготности в локусах ферментов, дивергентных у родительских видов, и выявление соответствующего гетерозиготного фенотипа на электрофоретических энзимограммах является характерной особенностью амфидиплоидов.

Заключают, что электрофоретический анализ видоспецифичных и полиморфных изоферментов может быть использован для геномного и генетического анализа как самых первичных амфидиплоидов, так и полученного на их основе селекционного материала полиплоидной пшеницы, в целях идентификации интрогрессии генетического материала от дикорастущих диплоидов. Рис. 4. Библ. 23 назв.

УДК 581.2+581.193+581.132+633.1+635.65+632.15

Физиолого-биохимические аспекты реакции сельскохозяйственных растений на техногенную нагрузку. Мандре М., Мартин Ю., Кангур А., Лаур Л., Пихлакас Э. — Изв. АН ЭстССР. Биология, 1986, т. 35, № 3, с. 221—233 (рез. эст., англ.)

Приводятся результаты физиологических и биохимических исследований сельскохозяйственных растений (озимая рожь, ячмень, клевер), произрастающих на территориях в окрестности предприятий сланцевой промышленности, производства фосфорных минеральных удобрений и цемента. Выявлены биохимические изменения в содержании пигментов (хлорофилл *a* и *b*, каротин), параметров обмена азота (общий азот, растворимые белки, аминокислоты), серы (общая сера, свободные SH-группы, SO_4^{2-}) и минеральных веществ (зола, Са, К, Р) под воздействием техногенной нагрузки. Одновременно наблюдались изменения в интенсивности роста и формировании биомассы в зависимости от видов и сортов растений, а также от климатических условий во время вегетации. Табл. 5. Рис. 3. Библ. 46 назв.

УДК 338.5 : 626.81 (474.2)

Рациональное использование и охрана подземных вод в пределах сельскохозяйственных ландшафтов Эстонской ССР. Кинк Х. — Изв. АН ЭстССР. Биология, 1986, т. 35, № 3, с. 234—244 (рез. эст., англ.)

Приведены результаты комплексной и сравнительной оценки систем «почва—вода» и «почва—поверхностная вода—грунтовая вода—межпластовая вода» в целях оптимизации сельскохозяйственного ландшафта. На основе опытных данных оценены защищенность подземных вод в пределах охраняемой территории, гидрогеологические и гидрологические условия мелиоративного фонда земель и болот, состояние подземных вод в пределах малых водосборов и сельскохозяйственных предприятий. Установлены участки с конфликтными ситуациями. Табл. 1. Рис. 5. Библ. 21 назв.

УДК 553.551+631.837 (474.2)

О возможностях использования карбонатных пород Эстонии в сельском хозяйстве. Тээдумяэ А. — Изв. АН ЭстССР. Биология, 1986, т. 35, № 3, с. 245—251 (рез. эст., англ.)

Проведена оценка известняков и доломитов, распространенных на территории Эстонии, как сырья для известкования кислых почв и подкормки сельскохозяйственного скота и птицы. Для известкования кислых почв можно использовать все основные литолого-промышленные типы карбонатных пород и все запасы разведанных до настоящего времени известняков и доломитов. В качестве минеральной подкормки пригодны только химически чистые известняки (биоморфные, биогермные, детритовые, илестые), а также известняки, используемые для обжига извести. Рис. 1. Табл. 1. Библ. 6 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Оскар Прийлинн, Эраст Пармasto.</i> Основные итоги научных исследований, направленных на решение важнейших задач Продовольственной программы	174
<i>Рейн Тейнберг.</i> Некоторые теоретические принципы и практические результаты оценки генетической ценности быков-производителей по потомству	181
<i>Юри Вайга, Сийри Вайга.</i> Изменения фракционного состава белков и нуклеиновых кислот мышц смешанного типа в онтогенезе цыплят	189
<i>Тийт Паавер.</i> Заниженный уровень генетической изменчивости белков радужной форели Дональдсона	193
<i>Ааре Куузик, Лууле Метспалу, Кюлли Хийесаар, Тийт Каал, Ыйе Халдре, Эви Пиху, Энок Сейн.</i> Индукция суперличиннок <i>Galleria mellonella</i> воздействием ювеноидов и экдизондов с целью первичной оценки их биоактивности	198
<i>Эрика Мäги.</i> Влияние зерновых культур на степень размножения овсяной цистообразующей нематоды <i>Heterodera avenae</i> Wollenweber. Резюме	212
<i>Велло Яаска.</i> Изоферментный анализ синтетических амфидиплоидов пшеничного типа	213
<i>Малле Мандре, Юри Мартин, Алла Кангур, Лийви Лаур, Эльви Пихлакас.</i> Физиолого-биохимические аспекты реакции сельскохозяйственных растений на техногенную нагрузку	221
<i>Хелла Кинк.</i> Рациональное использование и охрана подземных вод в пределах сельскохозяйственных ландшафтов Эстонской ССР	234
<i>Аада Тээдумäэ.</i> О возможностях использования карбонатных пород Эстонии в сельском хозяйстве	254

CONTENTS

<i>Rein Teinberg.</i> Some theoretical principles and practical results of the estimation of bulls' breeding value by progeny tests. <i>Summary</i>	188
<i>Jüri Vaiga, Siiri Vaiga.</i> Ontogenetic changes in the fractional composition of protein and nucleic acid in the leg muscle of chicken. <i>Summary</i>	192
<i>Tiit Paaver.</i> The low level of genetic variability of the Donaldson rainbow trout strain. <i>Summary</i>	197
<i>Aare Kuusik, Luule Metspalu, Külli Hiiesaar, Tiit Kaal, Oie Haldre, Evi Pihu, Enok Sein.</i> Induction of superlarvae of <i>Galleria mellonella</i> by juvenoids and ecdysoids as a basis for their biological assays. <i>Summary</i>	205
<i>Erika Mägi.</i> Influence of cereal crops on the multiplication rate of the cereal cyst nematode <i>Heterodera avenae</i> Wollenweber	206
<i>Vello Jaaska.</i> Isoenzyme analysis of synthetic amphidiploids of the wheat type. <i>Summary</i>	220
<i>Malle Mandre, Jüri Martin, Alla Kangur, Liivi Laur, Elvi Pihlakas.</i> On physiological-biochemical aspects of the reaction of field crops on the industrial load. <i>Summary</i>	233
<i>Hella Kink.</i> Rational utilization and protection of ground water on agricultural landscapes of the Estonian SSR. <i>Summary</i>	244
<i>Aada Teedumäe.</i> Possibilities of using limestones and dolomites of Estonia in agriculture. <i>Summary</i>	251

ILMUNUD KIRJANDUST * НОВЫЕ КНИГИ

Eksperimentaalbioloogia. Noorte teadlaste konverents (15. nov. 1985, Harku). [Teesid]. Harku, 1985. 68 lk.

Bioindikation in terrestrischen Ökosystemen. Jena, 1985. 327 S.

BODANSZKY, M. BODANSZKY, A. The Practice of Peptide Synthesis. Berlin, Akad.-Verl., 1985. 284 p.

BRODIN, Y. W. Lake History and Climatic Change in Northern Europe Interpreted from Subfossil Chironomidae (Diptera). [Diss.] Uppsala, 1985. 26 p.

*

АНДЖАПАРИДЗЕ О. Г. и др. Персистенция вирусов. М., «Медицина», 1984. 254 с.

Аспарагиназа и сериндегидратаза микроорганизмов. Продукенты, регуляция, свойства. Рига, «Зинатне», 1985. 151 с.

Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биогеоценозов. [Сб. науч. тр.] Калинин, КГУ, 1985. 192 с.

Гидробиологические исследования в СССР. Крат. ист. обзор. [Сб.]. М., «Наука», 1985. 126 с.

ГУДКОВ И. Н. Клеточные механизмы пострадиационного восстановления растений. Киев, «Наук. думка», 1985. 223 с.

ЕЛИНА Г. А. и др. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., «Наука», Ленинград. отд-ние, 1984. 128 с.

Жизненные процессы простейших. Л., ЗИН, 1985. 104 с.

Исследование обмена веществ древесных растений. [Сб. ст.]. Новосибирск, «Наука», Сиб. отд-ние, 1985. 148 с.

КОТОВА Л. И., ПРИВЕЗЕНЦЕВ Ю. А. Водные источники и биопродукция. М., «Наука», 1985. 135 с.

КУЛЬБЕРГ А. Я. Молекулярная иммунология. М., «Выш. шк.», 1985. 287 с.

КУМАКОВ В. А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. М., «Агропромиздат», 1985. 270 с.

МАЗЕР К., ДЖИНКИНС Дж. Л. Биометрическая генетика. [Пер. с англ.]. М., «Мир», 1985. 463 с.

МАКРУШИН Н. М. Экологические основы промышленного семеноводства зерновых культур. М., «Агропромиздат», 1985. 280 с.

МАКСИМОВ А. А., ЕРДАКОВ Л. Н. Циклические процессы в сообществах животных. Биоритмы, сукцессии. Новосибирск, «Наука», Сиб. отд-ние, 1985. 235 с.

Математическое моделирование в биогеоценологии. [Тез. докл. всесоюз. шк. 14—19 окт. 1985 г., Петрозаводск.]. Петрозаводск, КФАН, 1985. 224 с.

Методы исследований токсичности на рыбах. [Докл. коллоквиума, 15—16 июня 1977 г., г. Бонн-Бад-Годесберг.]. [Пер. с нем.]. М., «Агропромиздат», 1985. 119 с.

Микроорганизмы в искусственных экосистемах. [Сб. ст.]. Новосибирск, «Наука», Сиб. отд-ние, 1985. 191 с.

Молекулярные механизмы генетических процессов. [Мат-лы симп. 26—29 дек. 1983 г.]. М., «Наука», 1985. 374 с.

Молекулярные основы действия ферментов. [Сб. ст.]. М., Изд-во МГУ, 1985. 188 с.

МОТЛОХ Н. Н. Регенерация как проблема биологической физики. (Методол. аспекты.). Пушкино, НЦБИ, 1985. 72 с.

НАУМОВА Р. П. Микробный метаболизм неприродных соединений. Казань, Изд-во Казан. ун-та, 1985. 204 с.

НЕМИРКО А. П. Цифровая обработка биологических сигналов. М., «Наука», 1984. 145 с.

НУОРТЕВА М. Вредители лесов. [Пер. с фин.]. М., «Лесн. пром-ть», 1985. 104 с.

Отбор и мутационный процесс в популяциях. Минск, «Наука и техника», 1985. 224 с.

Повышение эффективности промышленного животноводства. [Сб. науч. тр.], (ВАСХНИЛ). М., «Агропромиздат», 1985. 231 с.

Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. [Сб. ст.]. Свердловск, УНЦ АН СССР, 1985. 141 с.

СЕВЕРИН Е. С., КОЧЕТКОВА М. Н. Роль фосфорилирования в регуляции клеточной активности. М., «Наука», 1985. 287 с.

Сезонная ритмика биоценоза. [Сб. ст.]. М., МФГО, 1985. 84 с.

СЕМКИНА Л. А. Изменчивость изоферментных спектров пероксидазы у сосны обыкновенной. Свердловск, УНЦ АН СССР, 1985. 70 с.

Структура и организация популяций. [Сб.]. Казань, Изд-во Казан. ун-та, 1985. 123 с.

СУДЬИНА Е. Г. Вероятность в биологии. Киев, «Наук. думка», 1985. 93 с.

ТРОШИН А. С. Распределение веществ между клеткой и средой. Л., «Наука», Ленингр. отд-ние, 1985. 191 с.

ШИШКАНУ Г. В., ТИТОВА Н. В. Фотосинтез плодовых растений. Кишинев, «Штиинца», 1985. 232 с.

Экология птиц в репродуктивный период. [Межвуз. сб. науч. тр.]. Л., ЛГПИ, 1985. 114 с.

Экология раннего онтогенеза птиц. Свердловск, УНЦ АН СССР, 1985. 228 с.