

ВЕСЦІ

НАЦЫЯНАЛЬНАЯ АКАДЭМІЯ НАВУК БЕЛАРУСІ

СЕРЫЯ БІЯЛАГІЧНЫХ НАВУК 2016 № 2

ИЗВЕСТИЯ

НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК БЕЛАРУСИ

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК 2016 № 2

ЗАСНАВАЛЬНІК – НАЦЫЯНАЛЬНАЯ АКАДЭМІЯ НАВУК БЕЛАРУСІ

Часопіс выдаецца са студзеня 1956 г.

Выходзіць чатыры разы ў год

ЗМЕСТ

Рупасова Ж. А., Василевская Т. И., Криницкая Н. Б., Тишковская Е. В., Титок В. В., Веевник А. А., Купцов Н. С., Попов Е. Г., Пашкевич П. А., Дубарь Д. А. Биохимический состав листостеблевой массы топинамбура (<i>Jerusalem artichoke</i>) из коллекции Центрального ботанического сада НАН Беларуси	5
Завадская Л. В. Лилии (<i>Lilium</i>) природной флоры в коллекции Центрального ботанического сада НАН Беларуси	11
Мялик А. Н. Анализ географического распространения видов аборигенной флоры Припятского Полесья ...	15
Торчик В. И., Кондратов Е. В. Жизнеспособность пыльцы спонтанных соматических мутаций пихты корейской (<i>Abies koreana</i> Wils.) и сосны Банкса (<i>Pinus banksiana</i> Lamb.)	22
Зубей А. В. Видовой состав и возрастная характеристика рыб субфоссильной коллекции археологического памятника Струга-поселение (р. Горынь, бассейн р. Днепр)	27
Шабета М. С. Таксономическая структура и соэологический анализ мохообразных хвойных лесов Беларуси	35
Завадская Л. В. Биологические особенности мелкокорончатых нарциссов (<i>Narcissus</i>) коллекционного фонда Центрального ботанического сада НАН Беларуси	42
Гигиняк Ю. Г., Мямин В. Е., Бородин О. И., Белый П. Н., Канделинская О. Л., Грищенко Е. Р., Рипинская К. Ю., Давыдов Е. А. Эколого-биохимические особенности некоторых представителей лишенобиоты Антарктиды	47
Калацкая Ж. Н., Молчан О. В., Ламан Н. А., Коломиец Э. И., Братанова М. А., Насонова Т. Л., Фролова Т. В., Минкова В. В. Фитостимулирующее действие интродуцированных штаммов <i>Bacillus subtilis</i> в зависимости от компонентного состава почвогрунтов	54

Коломиец Э. И. Новые подходы к созданию биологических средств защиты растений	62
Абрамчик Л. М., Сердюченко Е. В., Пашкевич Л. В., Макаров В. Н., Зеневич Л. А., Кабашникова Л. Ф. Влияние салициловой кислоты на структурно-функциональное состояние фотосинтетического аппарата и окислительный статус растений ячменя при инфицировании патогеном <i>Bipolaris sorokiniana</i> (Sacc.) Shoem и повышенной температуре	69
Баранова Л. А., Вологовский И. Д., Борисовец Д. С., Красочко П. А. Анализ экспрессии цитокинов при иммунизации телят инактивированной вакциной «БелВироПаст»	78
Сідаровіч В. Я., Салавей І. А. Стан асамблей і гільдый хрыбетных драпежнікаў у адносна натуральным прыродным комплексе Паазёрскай пушчы	83
Колубако А. В., Бадалян О. А., Николайчик Е. А. Использование <i>Solanum bulbocastanum</i> для моделирования взаимодействий между патогеном <i>Pectobacterium carotovorum</i> и растением-хозяином	95
Бульская И. В., Колбас А. П., Дылюк Д. С. Исследование растительных тест-объектов для оценки токсичности городских поверхностных стоков (на примере г. Бреста)	101
Павловский Н. Б. Сравнительная морфологическая характеристика плодов голубики высокорослой (<i>Vaccinium corymbosum</i>) интродуцированных в Беларуси сортов	108

АГЛЯДЫ

Волуевич Е. А. Плейотропные эффекты генов устойчивости мягкой пшеницы (<i>Triticum aestivum</i> L.) к биотрофным грибным патогенам	115
--	-----

ВУЧОНЫЯ БЕЛАРУСІ

Памяти академика Сергея Васильевича Конева	126
--	-----

ИЗВЕСТИЯ НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК БЕЛАРУСИ 2016 № 2

Серия биологических наук

На русском, белорусском и английском языках

Журнал зарегистрирован в Министерстве информации Республики Беларусь,
свидетельство о регистрации № 395 от 18.05.2009

Тэхнічны рэдактар *В. А. Тоўстая*

Камп'ютарная вёрстка *В. Л. Смольскай*

Здадзена ў набор 25.03.2016. Падпісана да друку 07.04.2016. Выхад у свет 25.04.2016. Фармац 60×84¹/₈.

Папера афсетная. Друк лічбавы. Ум. друк. арк. 14,88. Ул.-выд. арк. 16,4. Тыраж 100 экз. Заказ 72.

Кошт нумару: індывідуальная падпіска – 102 900 руб.; ведамасная падпіска – 252 168 руб.

Выдавец і паліграфічнае выкананне:

Рэспубліканскае ўнітарнае прадпрыемства «Выдавецкі дом «Беларуская навука». Пасведчанне аб дзяржаўнай рэгістрацыі выдаўца, вытворцы, распаўсюджвальніка друкаваных выданняў № 1/18 ад 02.08.2013.

ЛП 02330/455 ад 30.12.2013. Вул. Ф. Скарыны, 40, 220141, г. Мінск.

© Выдавецкі дом «Беларуская навука».

Весці НАН Беларусі. Серыя біялагічных навук, 2016

PROCEEDINGS

OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS

BIOLOGICAL SERIES 2016 N 2

FOUNDED IS THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS

The Journal has been published since January 1956

Issued four times a year

CONTENTS

Rupasova Zh. A., Vasileuskaya T. I., Krinitskaya N. B., Tishkovskaya E. V., Titok V. V., Veyevnik A. A., Kuptsov N. S., Popov Ye. G., Pashkevich P. A., Dubar D. A. Biochemical composition of leafy weight <i>Jerusalem artichoke</i> from collections of Central Botanical Garden of of the National Academy of Sciences of Belarus	5
Zavadskaya L. V. Lilies of the natural flora in a collection of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus	11
Mialik A. M. Analysis of geographical distribution of species of native flora of Prypiackaje Paliessie	15
Torchyk U. I., Kandratau Y. V. Germinating ability of spontaneous somatic mutation pollen <i>Abies koreana</i> Wils. and <i>Pinus banksiana</i> Lamb.	22
Zubei A. V. The species composition and age characteristic of fish subfossil collection of archaeological site Struga-settlement (river Goryn, Dnieper River Basin)	27
Shabeta M. S. Taxonomic structure and sozological analysis of bryophytes coniferous forests of Belarus	35
Zavadskaya L. V. Biological characteristics short-cupped daffodils of <i>Narcissus</i> of the collection fund of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus	42
Giginiak Y. G., Miamin V. E., Borodin O. I., Bely P. N., Kandelinskaya O. L., Grischenko E. R., Ripinskaya K. Y., Davydov E. A. Ecological and biochemical features of Antarctica lichen biota representatives	47
Kalatskaya J. N., Molchan O. V., Laman N. A., Kolomiets E. I., Bratanova M. A., Nasonova T. L., Frolova T. V., Minkova V. V. Plant growth promoting effect of introduced <i>Bacillus subtilis</i> strains depending on the composition of the growing media	54
Kolomiets E. I. New approaches to establishment of plant biological control agents	62
Abramchik L. M., Serdiuchenko T. V., Pashkevich L. V., Makarov V. N., Zenevich L. A., Kabashnikova L. F. Influence of salicylic acid on the structural-functional state of the photosynthetic apparatus and the oxidizing status of the barley plants under <i>Bipolaris sorokiniana</i> (Sacc.) Shoem infection and increased temperature	69
Baranova L. A., Volotovskii I. D., Borysovets D. S., Krasochko P. A. Analysis of the cytokines expression in immunization vaccine-inactivated calf by means "BelViroPast"	78
Sidarovich V. Ya., Solovey I. A. The structure of the assemblages and the guild of vertebrate predators in relatively natural complex of Paazierre forest	83

Kolubako A. V., Badalyan O. A., Nikolaichik Y. A. Usage of <i>Solanum bulbocastanum</i> plant for the purpose of modeling the interaction between <i>Pectobacterium carotovorum</i> pathogen and the host plant	95
Bulskaya I. V., Kolbas A. P., Dilyuk D. S. Research of plant test objects to assess the toxicity of urban runoff (on the example of Brest)	101
Paulouski M. B. Comparative morphologic characteristics fruits blueberry varieties (<i>Vaccinium corymbosum</i>) introduced in Belarus	108

REVIEWS

Voluevich E. A. Pleiotropic effects of resistance genes of common wheat (<i>Triticum aestivum</i> L.) to biotrophic fungal pathogens	115
--	-----

BELARUS SCIENTISTS

To the memory of Academician Sergei Vasilyevich Konev	126
---	-----

УДК 635.24:581.192(476)

Ж. А. РУПАСОВА, Т. И. ВАСИЛЕВСКАЯ, Н. Б. КРИНИЦКАЯ, Е. В. ТИШКОВСКАЯ,
В. В. ТИТОК, А. А. ВЕЕВНИК, Н. С. КУПЦОВ, Е. Г. ПОПОВ, П. А. ПАШКЕВИЧ, Д. А. ДУБАРЬ

**БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТОСТЕБЛЕВОЙ МАССЫ ТОПИНАМБУРА
(*JERUSALEM ARTICHOKE*) ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ЦЕНТРАЛЬНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО САДА НАН БЕЛАРУСИ**

*Центральный ботанический сад НАН Беларуси,
Минск, Беларусь, e-mail: J.Rupasova@cbg.org.by*

В результате сравнительного исследования биохимического состава листостеблевой массы 10 сортов топинамбура из коллекции ЦБС НАН Беларуси в летний период года установлена выраженная зависимость интегрального уровня ее питательной и витаминной ценности от сортовой принадлежности растений по совокупности 8 определявшихся признаков. Показано, что наиболее ценными по биохимическому составу зеленой массы по сравнению с остальными таксонами топинамбура являются три сорта – *Сиреники-1*, *Десертный* и *Канадский*, тогда как наименее ценным представляется сорт *Находка*.

Ключевые слова: топинамбур, листостеблевая масса, биохимический состав, органические кислоты, углеводы, биофлавоноиды, питательная ценность, сортовые особенности.

*Zh. A. RUPASOVA, T. I. VASILEUSKAYA, N. B. KRINITSKAYA, E. V. TISHKOVSKAYA, V. V. TITOK,
A. A. VEYEVNIK, N. S. KUPTSOV, Ye. G. POPOV, P. A. PASHKEVICH, D. A. DUBAR*

**BIOCHEMICAL COMPOSITION OF LEAFY WEIGHT *JERUSALEM ARTICHOKE* FROM COLLECTIONS
OF CENTRAL BOTANICAL GARDEN OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS**

*Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: J.Rupasova@cbg.org.by*

A comparative study of the biochemical composition of the leafy weight of 10 varieties of artichoke from the collection of Central botanical garden in the summer mounted pronounced dependence by varietal accessories of the integral level of nutritional and vitamin value of aggregate 8 defining characteristics. It is shown that, the leading position in this index with significant isolation from the rest of Jerusalem artichoke taxons belong to three varieties – *Sireniki-1*, *Dessertny* and *Canadsky*, while the least valuable biochemical composition of green mass seems variety of *Nakhodka*.

Keywords: Jerusalem artichoke, leafy weight, biochemical composition, organic acids, carbohydrates, bioflavonoids, nutritional value, varietal features.

Введение. Топинамбур является высокопродуктивной сельскохозяйственной культурой комбинированного использования. Многочисленными исследованиями доказана целесообразность широкомасштабного введения данного растения в севообороты в качестве кормовой культуры в разных регионах России благодаря высокому содержанию в его надземных и подземных органах широкого спектра витаминов и питательных веществ [1–8]. С целью выявления перспективных для пополнения кормовой базы Республики Беларусь интродуцированных сортов топинамбура из коллекции Центрального ботанического сада НАН Беларуси (в рамках программы Союзного государства «Инновационное развитие производства картофеля и топинамбура») в 2014–2015 гг. в период бутонизации растений, приходящийся на июль, было осуществлено сравнительное исследование биохимического состава листостеблевой массы наиболее продуктивных таксонов данного вида.

Объекты и методы исследования. Объектом исследования являлась листостеблевая масса 10 таксонов топинамбура из коллекции ЦБС НАН Беларуси – районированного в Беларуси сорта

Десертный, принятого за эталон сравнения, а также сортов *Находка*, *Михайловский*, *Интерес-21*, *Сиреники-1*, *Сиреники-2*, *Киевский белый*, *Трансвааль*, *Топинсолнечник* и *Скороспелка*.

Образцы зеленой массы для выполнения аналитических работ формировали из листовой и стеблевой частей растений пропорционально их массовой доле в составе укоса. В свежих усредненных пробах растительного материала определяли содержание: сухих веществ – по ГОСТ 28561-90 [9], аскорбиновой кислоты (витамина С) – стандартным индофенольным методом [10], титруемых кислот (общей кислотности) – объемным методом [10]. В высушенных при температуре 65 °С усредненных пробах растительного материала определяли содержание растворимых сахаров – ускоренным полумикрометодом [11], инулина – спектрофотометрическим методом [12], суммы пектиновых веществ – кальций-пектатным методом [13], суммы биофлавоноидов – модифицированным колориметрическим методом Фолина–Чокалтеу [14, 15]. Все аналитические определения выполнены в 3-кратной биологической повторности. Данные статистически обработаны с использованием программы Excel.

Результаты и их обсуждение. По нашим оценкам, содержание сухих веществ в листостеблевой массе исследуемых сортов топинамбура варьировалось в таксономическом ряду в диапазоне значений от 17,1–17,4 % у сортов *Киевский белый*, *Интерес-21* и *Скороспелка* до 23,3 % у сорта *Канадский*, что в основном соответствовало данным других исследователей для почвенно-климатических условий Литвы, Болгарии, Беларуси, Украины и большинства регионов России [5, 7, 8, 16–22]. Содержание свободных органических (титруемых) кислот в сухом веществе листостеблевой массы оказалось весьма незначительным и варьировалось в таксономическом ряду в крайне узком диапазоне значений – от 1,03–1,06 % у сортов *Канадский* и *Десертный* до 1,43–1,47 % у сортов *Киевский белый* и *Скороспелка*. Содержание аскорбиновой кислоты в зеленой массе большинства тестируемых сортов топинамбура было также незначительным, что согласовывалось с данными О. А. Соколовой [23] и варьировалось в таксономическом ряду в диапазоне от 53,4 мг% сухого вещества у сорта *Канадский* до 114,5 мг% у сорта *Киевский белый*.

Сравнительное исследование содержания сухих веществ, свободных органических и аскорбиновой кислот в листостеблевой массе тестируемых сортов топинамбура выявило весьма заметные генотипические различия в их накоплении с районированным сортом *Десертный*, принятым за эталон сравнения (табл. 1). Несмотря на сравнительную узость приведенных выше диапазонов варьирования анализируемых показателей в таксономическом ряду топинамбура, генотипические различия по данным признакам проявились достаточно отчетливо. При этом по содержанию сухих веществ большинство сортов топинамбура на 8–24 % уступало сорту *Десертный*, а наиболее выраженное отставание выявлено у сорта *Киевский белый*. Лишь у двух сортов – *Канадский* и *Трансвааль* – не обнаружено статистически значимых различий с эталонным объектом по данному признаку. Вместе с тем абсолютное большинство тестируемых сортов топинамбура на 6–39 % превосходило сорт *Десертный* по содержанию в зеленой массе титруемых кислот, а наиболее выражен-

Т а б л и ц а 1. Относительные различия показателей биохимического состава листостеблевой массы тестируемых сортов топинамбура и эталонного сорта *Десертный*, %

Показатель	<i>Находка</i>	<i>Канадский</i>	<i>Интерес-21</i>	<i>Сиреники-1</i>	<i>Сиреники-2</i>	<i>Киевский белый</i>	<i>Трансвааль</i>	<i>Топинсолнечник</i>	<i>Скороспелка</i>
Сухие вещества	-16,8	–	-23,0	-8,0	-10,6	-24,3	–	-19,9	-23,0
Свободные органические кислоты	+8,5	–	+30,2	+5,7	+15,1	+34,9	+10,4	+28,3	+38,7
Аскорбиновая кислота	-12,1	-45,4	+8,0	–	-29,7	+17,1	+4,3	-9,1	+8,6
Сумма растворимых сахаров	-53,1	-26,9	-59,4	–	-9,4	-39,4	-41,9	-21,9	-39,4
Сахарокислотный индекс	-56,7	-24,7	-68,7	–	-20,7	-54,7	-46,7	-38,7	-56,0
Пектиновые вещества	-26,3	+8,4	+21,1	-8,4	–	-42,1	-18,9	-33,7	-41,1
Инулин	-26,0	-6,5	-38,4	+48,1	–	-15,1	+6,5	-10,8	-10,3
Биофлавоноиды	+18,8	+89,9	–	+35,0	+15,4	+46,2	-4,8	+59,8	+23,8

ные различия отмечались у сортов *Интерес-21*, *Киевский белый* и особенно у сорта *Скороспелка*, и лишь в единичном случае (у сорта *Канадский*) не было выявлено достоверных различий с эталонным сортом. Что касается аскорбиновой кислоты, то различия в ее содержании у тестируемых таксонов топинамбура с сортом *Десертный* носили неоднозначный характер. Так, если для сортов *Канадский*, *Находка*, *Сиреники-2* и *Топинсолнечник* было показано отставание на 9–45 %, наиболее выраженное у первого из них, то у остальных таксонов, за исключением сорта *Сиреники-1*, напротив, отмечено превышение на 4–17 % ее эталонного уровня.

В зависимости от почвенно-климатических условий района выращивания и фазы сезонного развития растений содержание растворимых сахаров в зеленой массе топинамбура, по данным разных авторов, может составлять от 4 до 26 % сухого вещества [8, 24–28]. По нашим оценкам, их содержание в надземной массе исследуемых сортов варьировалось в таксономическом ряду в диапазоне от 6,5 до 16,3 % при значениях сахарокислотного индекса от 4,7 до 15,0.

Важнейшим компонентом углеводного пула вегетативной массы топинамбура является инулин, содержание которого в ее сухом веществе изменялось в диапазоне значений от 11,4 % у сорта *Интерес-21* до 27,4 % у сорта *Сиреники-1*. По данным Л. Г. Антоняна [4], содержание данного углевода в зеленой массе топинамбура в условиях Армении не превышает 7,7 %, тогда как болгарские исследователи [28] приводят более высокие значения данного показателя (48 %), что однозначно свидетельствует о существенной зависимости последнего от почвенно-климатических условий района выращивания.

Значительная роль в углеводном комплексе зеленой массы топинамбура принадлежит также пектиновым веществам, адсорбирующим на своей поверхности и выводящим из организма ядовитые вещества, холестерин и триглицериды, являющиеся основной причиной развития атеросклероза и желчнокаменной болезни. Пектины обладают способностью образовывать комплексы с ионами тяжелых металлов, что позволяет использовать их как профилактическое средство в условиях профессионального контакта с соединениями тяжелых металлов, пестицидами, радиоактивными веществами. По нашим оценкам, содержание пектиновых веществ в сухом веществе листостеблевой массы топинамбура варьировалось в таксономическом ряду в диапазоне от 5,5–5,6 % у сортов *Киевский белый* и *Скороспелка* до 11,5 % у сорта *Интерес-21*, что было сопоставимо с данными Б. М. Каханы и В. В. Арасимович [11].

Содержание биофлавоноидов в зеленой массе топинамбура варьировалось в сортовом ряду в диапазоне значений от 1535,0 мг% сухого вещества у сорта *Трансвааль* до 3060,0 мг% у сорта *Канадский*. По данным О. А. Соколовой [29], в условиях Украины общее количество данных соединений в надземной части топинамбура составляет в среднем 1700 мг%, что вполне сопоставимо с результатами наших исследований. Весьма высокое содержание в листостеблевой массе данных соединений, обладающих Р-витаминным действием, указывает на перспективность ее использования в диетическом питании, в пищевой промышленности и в качестве исходного сырья для создания высокоэффективных пищевых добавок. Ведь общеизвестно, что биофлавоноиды уменьшают ломкость кровеносных сосудов, предотвращают подкожные кровоизлияния, обладают высокой антиоксидантной и противоопухолевой активностью, а также противовоспалительным, желчегонным, диуретическим, спазмолитическим, гипотензивным, антиаритмическим, седативным, антибактериальным, противовирусным и фунгицидным действием на организм человека.

Сравнение параметров накопления растворимых сахаров, инулина, пектиновых веществ и биофлавоноидов в листостеблевой массе тестируемых таксонов топинамбура и районированного сорта *Десертный* выявило отчетливые генотипические различия по обозначенным признакам. Как следует из табл. 1, по содержанию растворимых сахаров абсолютное большинство объектов на 9–59 % уступало эталонному сорту, при этом у сортов *Находка* и *Интерес-21* отмечались наибольшие различия, тогда как у сорта *Сиреники-1* они отсутствовали. Отставание тестируемых сортов от сорта *Десертный* по показателю сахарокислотного индекса было более выразительным и варьировалось в таксономическом ряду в интервале от 21 до 69 %. По содержанию инулина в листостеблевой массе большинство таксонов уступало эталонному сорту на 6–38 %, при этом наибольшее отставание отмечено у сорта *Интерес-21*, и лишь у двух сортов (*Трансвааль*

и *Сиреники-1*) значения данного показателя оказались выше соответственно на 6,5 и 48,1 % на фоне отсутствия достоверных различий с эталонным объектом у сорта *Сиреники-2*. Зеленая масса большинства тестируемых сортов топинамбура оказалась богаче таковой сорта *Десертный* биофлавоноидами на 15–90 %, причем наибольшие различия наблюдались у сорта *Канадский* (табл. 1). Лишь в единичном случае (у сорта *Трансвааль*) установлено незначительное отставание от эталонного сорта в содержании витаминов группы Р при отсутствии подобных различий у сорта *Интерес-21*.

В результате биохимического скрининга зеленой массы тестируемых сортов топинамбура в начале бутонизации растений выявлены таксоны с наибольшими и, соответственно, с наименьшими параметрами накопления в ней действующих веществ разной химической природы. Так, лидирующее положение по содержанию в ней сухих веществ и биофлавоноидов (витаминов группы Р) принадлежало сорту *Канадский*, свободных органических кислот – сортам *Киевский белый* и *Скороспелка*, аскорбиновой кислоты – сорту *Киевский белый*, инулина и растворимых сахаров при наиболее высоких значениях сахарокислотного индекса – сорту *Сиреники-1*, пектиновых веществ – сорту *Интерес-21*.

Вместе с тем при столь разноплановой картине преимуществ того или иного сорта топинамбура относительно эталонного сорта *Десертный* по содержанию в зеленой массе соединений разной химической природы достаточно трудно выявить таксоны с наиболее высоким интегральным уровнем ее питательной и витаминной ценности. С этой целью нами был использован собственный запатентованный методический прием [30], основанный на сопоставлении у тестируемых сортов топинамбура относительных размеров, амплитуд и соотношений статистически достоверных положительных и отрицательных отклонений от эталонных значений исследуемых характеристик биохимического состава их листостеблевой массы. По величине суммарной амплитуды выявленных отклонений, независимо от их знака, можно было судить о выразительности различий каждого тестируемого объекта с эталонным сортом *Десертный* по совокупности анализируемых признаков, что позволяло провести их ранжирование в порядке снижения степени данных различий. Соотношение же относительных размеров совокупностей положительных и отрицательных различий каждого тестируемого таксона с эталонными значениями по содержанию в зеленой массе полезных веществ являлось оценочным критерием интегрального уровня ее питательной и витаминной ценности, если исходить из посыла, что все анализируемые признаки одинаково важны для оценки качества исследуемого сырья.

Представленные в табл. 2 данные, характеризующие направленность и степень выраженности сдвигов в биохимическом составе листостеблевой массы тестируемых сортов топинамбура относительно эталонного сорта *Десертный*, показали наличие заметных генотипических различий в ориентации и величине вышеуказанных сдвигов. При амплитуде данных различий в сортовом ряду от 100,9 до 273,8 % наименее значительными они оказались у сортов *Сиреники-1* и *Сиреники-2*, тогда как наиболее существенными – у сорта *Киевский белый*. В соответствии со снижением степени различий тестируемых сортов топинамбура с сортом *Десертный* по биохимическому составу зеленой массы их можно было расположить в следующей последовательности:

Киевский белый > *Интерес-21* > *Скороспелка* > *Топинсолнечник* > *Находка* > *Канадский* >
Трансвааль > *Сиреники-1* > *Сиреники-2*.

Вместе с тем относительные размеры отрицательных различий с эталонным сортом *Десертный* у всех тестируемых таксонов топинамбура, за исключением сорта *Сиреники-1*, для большинства анализируемых признаков заметно превышали таковые положительных различий, что однозначно свидетельствовало о более низком, чем у районированного сорта, интегральном уровне питательной и витаминной ценности их зеленой массы. Для суждения о степени данных различий мы ориентировались на кратный размер соотношения относительных величин сумм положительных и отрицательных отклонений от эталонных значений совокупности анализируемых признаков. Так, установлено, что лишь у одного сорта (*Сиреники-1*) величина данного соотношения превысила 1,0, составив 5,42, что указывало на более высокое, чем у сорта *Десертный*, качество его зеленой массы. Весьма близким к эталонному уровню оказалось оно

Т а б л и ц а 2. Относительные размеры сдвигов, амплитуды и соотношения разноориентированных различий биохимического состава листостеблевой массы тестируемых сортов топинамбура и эталонного сорта *Десертный*

Сорт	Относительные размеры сдвигов, %		Амплитуда сдвигов, %	Соотношение положительных и отрицательных значений
	положительных	отрицательных		
<i>Находка</i>	27,3	191,0	218,3	0,14
<i>Канадский</i>	98,3	103,5	201,8	0,95
<i>Интерес-21</i>	59,3	189,5	248,8	0,31
<i>Сиреники-1</i>	88,8	16,4	105,2	5,42
<i>Сиреники-2</i>	30,5	70,4	100,9	0,43
<i>Киевский белый</i>	98,2	175,6	273,8	0,56
<i>Трансвааль</i>	21,2	112,3	133,5	0,19
<i>Топинсолнечник</i>	88,1	134,1	222,2	0,66
<i>Скороспелка</i>	71,1	169,8	240,9	0,42

и у сорта *Канадский*, у которого величина указанного соотношения составила 0,95. В остальных же случаях величина данного показателя варьировалась в интервале от 0,14 до 0,66, что свидетельствовало о более низком, чем у обозначенных выше сортов, интегральном уровне питательной и витаминной ценности листостеблевой массы по совокупности анализируемых признаков. При этом последовательность исследуемых таксонов топинамбура в порядке снижения данного показателя выглядела следующим образом:

Сиреники-1 > *Десертный* > *Канадский* > *Топинсолнечник* > *Киевский белый* > *Сиреники-2* = *Скороспелка* > *Интерес-21* > *Трансвааль* > *Находка*.

Как видим, лидирующее положение в приведенном ряду, при значительном отрыве от остальных таксонов топинамбура, принадлежало трем сортам – *Сиреники-1*, *Десертный* и *Канадский*. При этом интегральный уровень питательной и витаминной ценности сырья надземной массы (по анализируемому набору признаков) сорта *Находка*, замыкавшего приведенный ряд, уступал таковому лидирующего сорта *Сиреники-1* почти в 40 раз.

Вывод. Сравнительное исследование биохимического состава скошенной в начале бутонизации растений топинамбура в июле 2015 г. листостеблевой (зеленой) массы 10 таксонов топинамбура из коллекции ЦБС НАН Беларуси – районированного в Беларуси сорта *Десертный*, принятого за эталон сравнения, а также сортов *Находка*, *Михайловский*, *Интерес-21*, *Сиреники-1*, *Сиреники-2*, *Киевский белый*, *Трансвааль*, *Топинсолнечник* и *Скороспелка* – выявило следующие диапазоны варьирования содержания в сухом веществе: свободных органических кислот – 1,03–1,47 %, аскорбиновой кислоты – 53,4–114,5 мг%, растворимых сахаров – 6,5–16,3 % при изменении сахарокислотного индекса от 4,7 до 15,0, пектиновых веществ – 5,5–11,5 %, инулина – 11,4–27,4 %, биофлавоноидов (витаминов группы Р) – 1535,0–3060,0 мг% при содержании сухих веществ 17,1–23,3 %.

Среди исследуемых таксонов топинамбура лидирующее положение по накоплению в листостеблевой массе сухих веществ и биофлавоноидов (витаминов группы Р) принадлежало сорту *Канадский*, свободных органических кислот – сортам *Киевский белый* и *Скороспелка*, аскорбиновой кислоты – сорту *Киевский белый*, инулина и растворимых сахаров при наиболее высоких значениях сахарокислотного индекса – сорту *Сиреники-1*, пектиновых веществ – сортам *Канадский* и *Интерес-21*.

На основании сравнительного исследования биохимического состава листостеблевой массы исследуемых сортов топинамбура по интегральному уровню питательной и витаминной ценности, оцениваемому совокупностью 8 определявшихся признаков (содержание сухих и пектиновых веществ, свободных органических и аскорбиновой кислот, растворимых сахаров, инулина, биофлавоноидов и показатель сахарокислотного индекса) установлено, что лидирующее положение в приведенном ряду, при значительном отрыве от остальных таксонов топинамбура, принадлежало трем сортам – *Сиреники-1*, *Десертный* и *Канадский*, тогда как наименее ценным по биохимическому составу надземных органов представлялся сорт *Находка*.

Список использованной литературы

1. Зеленков, В. Н. Многоликий топинамбур в прошлом и настоящем / В. Н. Зеленков, С. С. Шаин. – Новосибирск: Концерн «ОИТ»-НТФ «АРИС»; СО РАМН, 2000. – 241 с.
2. Топинамбур: биология, агротехника выращивания, место в экосистеме, технологии переработки (вчера, сегодня, завтра) / Р. И. Шаззо [и др.]; Кубан. гос. аграр. ун-т. – Краснодар, 2013. – 181 с.
3. Усанова, З. И. Формирование высокопродуктивных агроценозов топинамбура: особенности минерального питания, удобрение / З. И. Усанова, Ю. В. Байбакова; под общ. ред. З. И. Усановой. – Тверь: Изд-во Тверской ГСХА, 2009. – 156 с.
4. Цгоева, Т. Э. Химический анализ топинамбура сортов Скороспелка и Интерес / Т. Э. Цгоева // Изв. Горск. гос. аграр. ун-та. – 2011. – Т. 48, № 2. – С. 280–281.
5. Интродукция нетрадиционных кормовых культур – топинамбура и батата в Республику Северная Осетия-Алания / Б. Г. Цугкиев [и др.]. – Владикавказ: Изд-во ФГОУ ВПО «Горский госагроуниверситет», 2009. – 104 с.
6. Цугленок, Н. В. Высокоэнергетическая кормовая культура топинамбур в кормопроизводстве Красноярского края / Н. В. Цугленок, Г. И. Цугленок, Т. И. Аникиенко // Вестн. КрасГАУ. – 2007. – № 4. – С. 127–130.
7. Ярошевич, М. И. Топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.) – перспективная культура многоцелевого использования / М. И. Ярошевич, Н. Н. Вечер // Тр. БГУ. – 2010. – Т. 4, вып. 2. – С. 1–12.
8. Ящук, М. А. Топинамбур – сырье для производства комбикормов / М. А. Ящук, Е. В. Соловьева // Изв. вузов. Пищевая технология. – 2007. – № 4. – С. 57–58.
9. Продукты переработки плодов и овощей. Методы определения сухих веществ или влаги: ГОСТ 28561-90 // Овощи сушеные: тех. условия, методы анализа. – М.: Стандартинформ, 2001. – С. 75–84.
10. Методы биохимического исследования растений / под ред. А. И. Ермакова. – 3-е изд., перераб. и доп. – Ленинград, 1987. – 430 с.
11. Пleshков, Б. П. Практикум по биохимии растений / Б. П. Плешков. – М.: Колос, 1985. – С. 110–112.
12. Ананьина, Н. А. Стандартизация инулина, полученного из клубней георгины простой. Изучение некоторых физико-химических свойств инулина / Н. А. Ананьина // Хим.-фарм. журн. – 2009. – Т. 43, № 3. – С. 35–37.
13. Марх, А. Т. Технохимический контроль консервного производства / А. Т. Марх, Т. Ф. Зыкина, В. Н. Голубев. – М.: Агропромиздат, 1989. – 304 с.
14. Методы технохимического контроля в виноделии / под ред. В. Г. Гержиковой. – Симферополь: Таврида, 2002. – С. 91–92.
15. Antioxidant capacity, phenol, anthocyanin and ascorbic acid contents in raspberries, blackberries, red currants, gooseberries and Cornelian cherries / G. E. Pantelidis [et al.] // Food chemistry. – 2007. – Vol. 102. – P. 777–783.
16. Аникиенко, Т. И. Характеристика топинамбура и технология возделывания культуры / Т. И. Аникиенко // Аграр. наука на рубеже веков: материалы регион. науч.-практ. конф. – Красноярск, 2007. – Ч. 1. – С. 285–288.
17. Аникиенко, Т. И. Химический состав и кормовая ценность топинамбура в условиях Красноярского края / Т. И. Аникиенко, А. И. Хохлова, М. А. Янова // Аграрная наука на рубеже веков: материалы регион. науч.-практ. конф. – Красноярск, 2007. – Ч. 1. – С. 288–290.
18. Богомолов, В. А. Урожайность и качество биомассы топинамбура в условиях Калужской области / В. А. Богомолов, В. Ф. Петраков // Информ. листок. – 1994. – № 38.
19. Титок, В. В. Топинамбур – культура многофункционального назначения / В. В. Титок, А. А. Веевник, М. И. Ярошевич // Наука и инновации. – 2014. – № 5 (135). – С. 26–28.
20. Утеуш, Ю. А. Новые перспективные культуры / Ю. А. Утеуш. – Киев: Наук. думка, 1991. – 31 с.
21. Jerusalem Artichoke and Pea Hulls Based Substrates as Raw Material for Ethanol Production by *Saccharomyces cerevisiae* / P. Gencheva [et al.] // Inter. Rev. of Chem. Engineering (I.R.E.C.H.E.). – 2011. – Vol. 4, N 1. – P. 84–90.
22. Zaldariene, S. The quality comparison of different Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) cultivars tubers / S. Zaldariene, J. Kulaitiene, J. Cerniauskiene // Zemes ukio mokslai. – 2012. – Vol. 19, N 4. – P. 268–272.
23. Sokolova, O. A. Phytochemical research of Jerusalem artichoke / O. A. Sokolova, K. L. Prokofeva // Actual questions of development of new drugs: book of abstracts of XX international scientific and practical conference of young scientists and students, devoted to the 90th anniversary of doctor of science in pharmacy, professor D. P. Salo, April 25–26, 2013. – Kharkiv: NUPh, 2013. – P. 64.
24. Антонян, Л. Г. Использование метанового брожения для переработки и утилизации отходов топинамбура / Л. Г. Антонян, А. М. Балаян, Э. Г. Африкян // Докл. НАН Респ. Армения. – 2005. – Т. 105, № 2. – С. 165–169.
25. Голубев, В. Н. Топинамбур (состав, свойства, способы переработки, области применения) // В. Н. Голубев, И. В. Волкова, Х. М. Кушалаков. – М., 1995. – 81 с.
26. Джанаев, К. И. Изучение химического состава надземной части топинамбура сорта Скороспелка с целью переработки в биоэтанол / К. И. Джанаев // Изв. ФГОУ ВПО «Горский госагроуниверситет, 2011. – Вып. 48, ч. 1. – С. 313–315.
27. Зеленков, В. Н. Топинамбур: агробιολογический портрет и перспективы инновационного применения / В. Н. Зеленков, Н. Г. Романова. – М.: РГАУ–МСХА, 2012. – 161 с.
28. Михальченкова, Е. С. Топинамбур как перспективная кормовая культура в Нечерноземной зоне России / Е. С. Михальченкова // Вестн. ОрелГАУ. – 2009. – № 2. – С. 42–43.
29. Кахана, Б. М. Биохимия топинамбура / Б. М. Кахана, В. В. Арасимович. – Кишинев: Штиинца, 1974. – 88 с.
30. Способ ранжирования таксонов растений: пат. 17648 Респ. Беларусь / Ж. А. Рупасова, В. Н. Решетников, А. П. Яковлев; дата публ. 08.07.2013.

Поступила в редакцию 18.11.2015

УДК 582.572.226:635.92

Л. В. ЗАВАДСКАЯ

ЛИЛИИ (*LILIUM*) ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ В КОЛЛЕКЦИИ ЦЕНТРАЛЬНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА НАН БЕЛАРУСИ

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь, e-mail: hbc@bas-net.by

Оценены адаптационные возможности видовых лилий коллекционного фонда ЦБС НАН Беларуси в условиях центральной части республики. Установлены сроки цветения видов, их способность к плодоношению и продуцированию полноценных семян.

Ключевые слова: лилии, виды, разновидности, формы, секции, околоцветник, декоративность, адаптация.

L. V. ZAVADSKAYA

LILIES OF THE NATURAL FLORA IN A COLLECTION OF THE CENTRAL BOTANICAL GARDEN OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS

Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus, e-mail: hbc@bas-net.by

The adaptive abilities of the Lily species from the collection fund of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus in the midland conditions of the republic have been assessed. The blooming periods of the species and their ability to fructification and full seed production have been determined.

Keywords: lilies, species, variety, form, section, perianth, ornamental, adaptation.

Введение. Лилии известны в культуре с незапамятных времен. Наши предки выращивали их в качестве пищевых и лекарственных растений. Видовые лилии представляют огромный интерес как ценные декоративные растения и как исходный материал для селекционных проектов. Естественным ареалом многих видов является зона умеренного климата Северного полушария. Большинство из них произрастает в горных и прибрежных районах, характеризующихся повышенным количеством осадков и влажным воздухом. Почвы мест обитания дикорастущих лилий богаты гумусом, водо- и воздухопроницаемые, слабокислые (рН 6–7), редко щелочные (рН больше 7). В природе лилии можно встретить как на открытых, освещенных участках, так и в затененном подлеске.

Род *Lilium* насчитывает 105 видов, на территории Беларуси встречается лишь один – *Lilium martagon* L.

Интродукцией лилий природной флоры в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси занимаются с 1946 г. У истоков формирования коллекции стояла А. С. Мерло. В настоящее время дикорастущие лилии коллекционного фонда Сада представлены 11 видами, 1 подвидом и 2 межвидовыми гибридами.

Цель данной работы – оценка адаптационных возможностей интродуцированных видовых лилий в условиях центральной части Беларуси.

Объекты и методы исследования. Исследования проводили в лаборатории по интродукции и селекции орнаментальных растений ЦБС НАН Беларуси в 1985–2014 гг. Климат района исследований умеренно теплый, умеренно влажный и умеренно континентальный. Среднегодовая температура воздуха составляет +5,1 °С, годовая сумма осадков около 640 мм, их максимум приходится на июль–август. В районе интродукционных испытаний преобладают западные ветры, которые

летом приносят пасмурную погоду и понижают температуру воздуха, зимой способствуют ее повышению и вызывают оттепели. Весна, как правило, неустойчивая, с частой сменой холодных и теплых вторжений воздушных масс [1]. Почвы дерново-подзолистые, близкие к нейтральным (рН 6,28), среднепродуктивные, с содержанием гумуса 6,62 [2]. По причине схожести климатических условий мест естественного произрастания ряда видовых лилий и климата Беларуси их выращивание в республике представляет определенный интерес.

За годы формирования коллекционного фонда прошли испытания 29 видов, разновидностей, форм и межвидовых гибридов, относящихся к 9 секциям современной классификации лилий природного происхождения [3]. В их числе 7 редких видов флоры России: *L. pensylvanicum* Ker-Gawl., *L. pumilum* Delile, *L. distichum* Nakai, *L. pseudotigrinum* Carr., *L. buschianum* Lodd., *L. lancifolium* Thunb., *L. cernuum* Kom., встречающихся на Дальнем Востоке [4].

Семена лилий поступали по международному обмену диаспорами. Их высевали в пикировочные ящики, заполненные почвенным субстратом, и помещали для проращивания в оранжерею. При наличии двух настоящих листьев всходы пикировали. Через год подросшие луковицы пересаживали в открытый грунт в гряды, подготовленные в соответствии с требованиями культуры. Глубина посадки луковичек составляла три их высоты, площадь питания – 10×15 см. Для улучшения гидротермических свойств почвы поверхность посадок мульчировали слоем древесных опилок толщиной 5 см. От прямых солнечных лучей видовые лилии защищала скользящая тень кулисных растений. Агротехнический уход за ними осуществляли по общепринятой технологии [5]. Фенологические наблюдения за ростом и развитием растений проводили по методике И. Н. Бейдемана [6]. Декоративные качества и устойчивость лилий в местных условиях оценивали по методике государственного сортоиспытания декоративных растений [7].

Перечень видовых лилий, прошедших испытания в ЦБС НАН Беларуси, представлен в таблице.

Распределение интродуцированных видов лилий ЦБС по секциям

Секция	Виды
<i>Lilium</i>	<i>L. candidum</i> L.
<i>Eurolirium</i>	<i>L. pyrenaicum</i> Gouan, <i>L. monadelphum</i> Bieb., <i>L. kesselringianum</i> Misch.
<i>Martagon</i>	<i>L. martagon</i> L., <i>L. m. f. album</i> (Weston) G. Beck, <i>L. m. subsp. cattaniae</i> (Vis.) Degen, <i>L. m. subsp. pilosiusculum</i> (Freyn) Iljin ex B. Fedtsch., <i>L. distichum</i> Nakai, <i>L. hansonii</i> Leichtl. ex. D. T. Moore, <i>L. × marchan</i> Van Tubergen
<i>Pseudomartagon</i>	<i>L. pardalinum</i> Kellogg.
<i>Archelirion</i>	<i>L. henryi</i> Baker, <i>L. speciosum</i> Thunb.
<i>Regalia</i>	<i>L. regale</i> Wils., <i>L. longiflorum</i> Thunb., <i>L. sargentiae</i> Wils.
<i>Sinomartagon</i>	<i>L. amabile</i> Palib., <i>L. pseudotigrinum</i> Carr., <i>L. lancifolium</i> Thunb., <i>L. davidii</i> Duchartre, <i>L. willmottiae</i> Wils., <i>L. pumilum</i> Delile, <i>L. cernuum</i> Kom.
<i>Sinolirium</i>	<i>L. buschianum</i> Lodd.
<i>Pseudolirium</i>	<i>L. pensylvanicum</i> Ker-Gawl., <i>L. bulbiferum</i> L., <i>L. × thunbergianum</i> Schult. et Schult. fil., <i>L. × hollandicum</i> Bergmans

Результаты и их обсуждение. Как следует из приведенных в таблице данных, наиболее полно представлены секции *Martagon* (7 видов, подвидов, разновидностей и межвидовых гибридов), *Sinomartagon* (7 видов) и *Pseudolirium* (2 вида и 2 межвидовых гибрида).

Лилии секции *Martagon* распространены в Европе, Северной и Восточной Азии. В ЦБС прошли испытания *L. martagon*, *L. m. f. album*, *L. m. subsp. cattaniae*, *L. m. subsp. pilosiusculum*, *L. distichum*, *L. hansonii* и *L. × marchan*. Высота растений *L. martagon*, *L. m. f. album*, *L. m. subsp. cattaniae*, *L. m. subsp. pilosiusculum* в условиях культуры достигает 130 см. Листья ланцетные, собраны в 2–4 мутовки. Цветки чалмовидные, светло-сиреневые, белые или темно-виново-красные, диаметром от 3,5 до 5 см, направлены вниз. Высота растений *L. distichum* не превышает 60 см. Листья широколанцетные, собраны в середине стебля в одну мутовку. Цветки направлены в стороны, околоцветник почти плоский, оранжево-желтый, до 7 см в диаметре. У *L. hansonii* и *L. × marchan* высота растений колеблется от 140 до 150 см. Листья обратнойцевидные, собраны

в три мутовки. Цветки поникающие, чалмовидные, оранжево-желтого цвета у *L. hansonii*, кремовые с вишневым оттенком у *L. × marchan*. В условиях культуры *L. m. f. album* часто поражается фузариозом, *L. distichum* страдает от нашествия мышей, *L. martagon* L., *L. m. subsp. cattaniae*, *L. m. subsp. pilosiusculum* и *L. × marchan* часто поражаются серой гнилью. Достаточно адаптировалась к новым условиям произрастания *L. hansonii* – узколокальный эндемик острова Уллындо, расположенного к востоку от Корейского полуострова.

Лилии секции *Sinomartagon* родом из Восточной Азии. Интродукционными испытаниями охвачено 7 видов: *L. amabile*, *L. pseudotigrinum*, *L. lancifolium*, *L. davidii*, *L. willmottiae*, *L. pumilum*, *L. cernuum*. Установлено, что их высота в условиях Сада варьируется от 40 до 130 см. Самой высокорослой оказалась *L. lancifolium*. Размеры генеративных побегов *L. davidii*, *L. willmottiae*, *L. pseudotigrinum* колебались в пределах от 90 до 110 см, у *L. amabile*, *L. pumilum*, *L. cernuum* они не превышали 40–60 см. Листья очередные, сидячие. Цветки поникающие, чалмовидные, от 3 до 8 см в диаметре. Наблюдения за ростом и развитием лилий секции *Sinomartagon* показали, что число цветков в соцветии у *L. pseudotigrinum* не превышает 3, а *L. pumilum*, *L. cernuum* требуют регулярного возобновления растений семенами, поскольку их мелкие луковицы быстро погибают.

Лилии секции *Pseudolirium* встречаются в Западной и Центральной Европе, в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, востоке Монголии, в Японии, Корее, Китае и Северной Америке. Изучены *L. pensylvanicum*, *L. bulbiferum*, *L. × thunbergianum*, *L. × hollandicum*. Высота растений 40–90 см. Листья очередные, ланцетные. Цветки направлены вверх, околоцветник кубковидной формы, оранжево-красный или кирпично-красный с крапом, 8–14 см в диаметре.

Секция *Lilium* представлена *L. candidum* – единственным в коллекции Сада видом с приземной розеткой листьев. Многолетние наблюдения показали, что лилии секций *Lilium*, *Martagon*, *Sinomartagon*, *Pseudolirium* в условиях культуры поражаются грибами из рода *Botrytis*.

Прошли также испытания лилии из секций *Eurolirium* (*L. pyrenaicum*, *L. monadelphum* и *L. kesselringianum*), *Pseudomartagon* (*L. pardalinum*), *Sinolirium* (*L. buschianum*) и *Regalia* (*L. regale*, *L. longiflorum*, *L. sargentiae*).

Родиной *L. pyrenaicum* являются северные районы Испании и юг Франции, *L. monadelphum* и *L. kesselringianum* – эндемы Кавказа. Высота растений в условиях культуры колебалась в пределах от 50 до 70 см. Листья ланцетные. Цветки поникающие, у *L. pyrenaicum* околоцветник чалмовидный, 3–4 см в диаметре, у *L. monadelphum* и *L. kesselringianum* – трубчато-чалмовидный, 5–8 см в диаметре. На западном побережье Северной Америки встречается *L. pardalinum*. Высота растений коллекции этого вида достигала 100 см. Цветки поникающие, околоцветник чалмовидный, до 7 см в диаметре, ярко-малиновый с желто-оранжевой серединой, покрытой крупными бурыми расплывающимися пятнами. При длительном выращивании страдает от фузариоза. В Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Северо-Восточной Монголии и Северо-Восточном Китае произрастает *L. buschianum*. Высота интродуцированных растений не превышает 30 см. Листья малочисленные, узколанцетные. Цветки направлены вверх, околоцветник широковоронковидный, до 7 см в диаметре, оранжево-красный. Вид в культуре недолговечен. Эндемики Китая *L. regale* и *L. sargentiae* в открытом грунте Беларуси можно выращивать лишь при надежном укрытии на зиму, *L. longiflorum* (родом из Японии) в открытом грунте быстро погибает даже при надежном укрытии. Изучены также виды из секции *Archelirion* – *L. henryi* и *L. speciosum*. Первый вид зимостоек, вредителями и болезнями поражается незначительно, *L. speciosum*, напротив, в условиях республики малоустойчива, влажная почва в предзимний период приводит к гибели луковиц.

Многолетние фенологические наблюдения показали, что большинство видов, прошедших испытания, ежегодно цветут. Исключение составила *L. bulbiferum* L., чье цветение было нерегулярным. Продолжительность цветения в зависимости от вида составляет 10–20 дней. По срокам цветения видовые лилии представлены тремя группами. К первой отнесены виды, цветение которых наступает в мае–июне (*L. kesselringianum*, *L. monadelphum*, *L. pyrenaicum*, *L. martagon*, *L. pumilum*, *L. pensylvanicum*, *L. distichum*, *L. candidum*, *L. hansonii*, *L. bulbiferum*, *L. buschianum*, *L. × hollandicum*). Лилии второй группы зацветают в июле (*L. amabile*, *L. × thunbergianum*, *L. regale*, *L. pseudotigrinum*, *L. pardalinum*, *L. willmottiae*, *L. davidii*). Поздноцветущими (август) являются *L. lancifolium*, *L. henryi*, *L. speciosum*, *L. longiflorum*, *L. sargentiae*.

По способности завязывать плоды и давать семена виды оказались неоднородными, поэтому объединены нами в 4 группы. Ежегодно обильно плодоносят и дают семена высокого качества *L. martagon*, ее белоцветковая форма *L. m. f. album* и разновидность *L. m. subsp. pilosiusculum*, а также *L. regale*, *L. pumilum*, *L. willmottiae*, *L. davidii*. Плодоносят нерегулярно, но продуцируют семена хорошего качества эндемичный вид *L. kesselringianum*, *L. buschianum*, *L. distichum*, *L. pyrenaicum*. Плодоносят, но не образуют семян *L. pardalinum*, *L. hansonii*, *L. × marchan*. У 11 видовых лилий (*L. pensylvanicum*, *L. amabile*, *L. candidum*, *L. lancifolium*, *L. pseudotigrinum*, *L. × thunbergianum*, *L. henryi*, *L. sargentiae*, *L. martagon var. cattaniae*, *L. pensylvanicum*, *L. × hollandicum*) способность к плодоношению за все годы наблюдений не отмечена. Виды, не завязывающие семян, размножаются в культуре луковичками. *L. lancifolium*, *L. bulbiferum* и *L. sargentiae* формируют воздушные почколуковички, служащие дополнительным резервом для размножения.

Сопоставляя особенности плодоношения с географическим распространением растений, следует отметить, что наиболее успешно плодоносят в культуре европейские лилии, виды горные и с широким ареалом. Однако в отличие от большинства травянистых интродуцентов, для которых также характерна эта закономерность, ряд видов является исключением. Так же как и теплолюбивые лилии (средиземноморские, калифорнийские, корейско-японские), не плодоносят вполне устойчивые в культуре *L. pensylvanicum*, *L. pseudotigrinum*, *L. lancifolium*, имеющие широкий или сравнительно широкий ареал в умеренном поясе. Вероятно, погодные условия в период цветения являются определяющими для генеративных процессов этих видов. Многие из них очень декоративны, но неустойчивы в условиях республики, поэтому не могут быть использованы в промышленном цветоводстве.

Заключение. Изучение устойчивости видовых лилий в измененных условиях выращивания показало, что их интродукция в Беларусь вполне возможна. На приусадебных участках можно выращивать виды практически всех изученных секций. Использование же видовых лилий в зеленом строительстве республики весьма проблематично и возможно лишь при соблюдении определенных агротехнических условий и фитосанитарной защиты.

Список использованной литературы

1. Климат Минска / под ред. М. А. Гольберга. – Минск: Высш. школа, 1976. – 288 с.
2. Агеец, В. Ю. Почвы Центрального ботанического сада / В. Ю. Агеец, Г. И. Слободницкая, А. Н. Червань. – Минск: ИВЦ Минфина, 2013. – 83 с.
3. Баранова, М. В. Классификация рода *Lilium* L. / М. В. Баранова // Лилии. – Л.: ВО Агропромиздат, 1990. – С. 141–296.
4. Врищ, Д. Л. Лилии Дальнего Востока и Сибири / Д. Л. Врищ. – Владивосток: Дальневост. книж. изд-во, 1972. – 110 с.
5. Киреева, М. Ф. Выращивание лилий в открытом грунте / М. Ф. Киреева // Лилии. – М.: ЗАО Фитон+, 2000. – С. 117–133.
6. Бейдеман, И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / И. Н. Бейдеман. – Новосибирск: Наука, 1974. – 156 с.
7. Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур (декоративные растения). – М.: Колос, 1968. – Вып. 6. – 223 с.

Поступила в редакцию 03.03.2016

УДК 581.9

А. Н. МЯЛИК

АНАЛИЗ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИДОВ АБОРИГЕННОЙ ФЛОРЫ ПРИПЯТСКОГО ПОЛЕСЬЯ

*Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск, Беларусь,
e-mail: aleksandr-myalik@yandex.ru*

В статье представлен анализ географического распространения видов аборигенной флоры сосудистых растений Припятского Полесья, выполненный согласно усовершенствованной схеме географических элементов, разработанной Н. В. Козловской. Приведено описание каждого географического элемента, проанализировано распределение видов по долготным и широтным элементам флоры.

Ключевые слова: Припятское Полесье, аборигенная флора, географическое распространение, географический элемент.

А. М. МЯЛИК

ANALYSIS OF GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF SPECIES OF NATIVE FLORA OF PRYPIACKAJE PALIESSIE

*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: aleksandr-myalik@yandex.ru*

The article presents the analysis of geographical distribution of the native flora of vascular plants of Prypiackaje Paliessie, made according to the improved scheme of geographical elements, developed by N. V. Kozlovskaya. The description of each geographic element with typical examples and the analysis of the distribution of species along latitudinal and longitudinal elements of the flora.

Keywords: Prypiackaje Paliessie, native flora, geographical distribution, geographical element.

Введение. Анализ географического распространения видов, слагающих флору, имеет перво-степенное значение для выяснения ее происхождения и истории формирования, а кроме того, позволяет выявить ее специфические особенности и взаимосвязь с другими флорами [1, 2]. Флора Беларуси в силу исторических причин формирования и условий дальнейшего существования характеризуется широким комплексом географических элементов [3]. Последними принято называть группу видов растений, ареалы распространения которых более или менее совпадают [4, 5].

Первая попытка выполнить анализ географического распространения видов флоры Беларуси была предпринята О. С. Полянской в 1931 г. [6]. Она предложила следующую схему географических элементов (с субэлементами): западно-европейский (собственно западно-европейский, атлантический, горный западно-европейский, средиземноморский), бореальный (собственно бореальный, аркто-бореальный, сибирский) и континентальный (понтический, сарматский, понтическо-сарматский). Однако данная схема, основанная на широтном распределении видов, имела ряд недостатков. В 1978 г. Н. В. Козловской была разработана новая схема географических элементов для флоры Беларуси [7], где все виды объединялись как в долготные (распределение по материкам), так и в широтные (распределение по солярно-климатическим зонам) геоэлементы. Долготные элементы представлены космополитными и гемикосмополитными, голарктическими, евразийскими, европейско-сибирскими, евросибирско-аралокаспийскими, европейско-малоазийскими и европейскими видами. Широтные геоэлементы, в свою очередь, представлены плуризональными, аркто-бореальными, аркто-бореально-сарматскими, бореальными, бореально-сарматскими, сарматскими, понтическо-сарматскими и понтическими видами. Данная схема на протяжении

нескольких десятилетий использовалась белорусскими ботаниками при анализе географического распространения различных региональных флор: Белорусского Полесья [8], восточной части Беларуси [9], Белорусского Поозерья [10], Брестского Полесья [11]. Флора Припятского Полесья как отдельного физико-географического округа в центральной части Белорусского Полесья [12] до настоящего времени изучена недостаточно.

Цель настоящей работы – определение состава и географической структуры аборигенной флоры Припятского Полесья с помощью усовершенствованной нами схемы географических элементов по Н. В. Козловской.

Методика и объекты исследования. Объект исследования – аборигенная флора Припятского Полесья. При составлении списка флоры использованы результаты собственных флористических исследований, фондовые гербарные материалы Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, Львовского национального университета им. И. Франка, Гомельского государственного университета им. Ф. Скорины и Брестского государственного университета им. А. С. Пушкина, а также литературные источники [8, 13–16].

Усовершенствование схемы географических элементов флоры Беларуси по Н. В. Козловской [7] заключалось в выделении отдельного европейско-американского долготного геоэлемента и в упрощении деления европейского элемента на субэлементы (панъевропейский, северный, восточный, южный (средиземноморский) и атлантический). Распределение видов по широтным геоэлементам выполнено в соответствии со схемой климатических зон Европы по Г. Мейзелю [17]. Согласно уточненной схеме, флора Беларуси состоит из следующих долготных геоэлементов: космополитного (гемикосмополитного), голарктического, евразийского, европейско-сибирского, европейско-американского, евросибирско-аралокаспийского, европейско-малоазиатского, европейского (панъевропейского, северного, атлантического, центрального, восточного и южного). По солярно-климатическим зонам флору можно разделить следующим образом: плюризональные виды, холодостойкие и умеренно холодостойкие (аркто-бореальные, аркто-бореально-температные), умеренные (бореальные, бореально-температные, температурные), умеренно-теплолюбивые и теплолюбивые (субмеридиональные и меридиональные) виды [18]. При установлении типа ареалов (географического элемента) аборигенных видов использовали литературные источники [7–8, 13, 14, 17, 19–24].

Результаты и их обсуждение. Аборигенная флора сосудистых растений Припятского Полесья, по нашим подсчетам, состоит из 930 видов [15]. В таблице представлено их распределение по географическим элементам согласно предложенной нами схеме.

Приведем краткое описание каждого долготного географического элемента.

К *космополитам* и *гемикосмополитам* относятся виды, представленные на не менее чем трех материках. Из них 19 видов плюризональных (*Pteridium pinetorum*, *Potamogeton perfoliatus*, *Lemna gibba* и др.) и только 2 меридиональных (*Pycreus flavescens* и *Aldrovanda vesiculosa*).

Голарктические виды распространены в умеренной зоне северного полушария. Среди них имеются виды всех широтных групп: плюризональные (*Equisetum arvense*, *Rumex crispus* и др.), аркто-бореальные (*Ledum palustre*, *Carex limosa* и др.), аркто-бореально-температные (*Juniperus communis*, *Drosera rotundifolia* и др.), бореальные (*Naumburgia thyrsiflora*, *Vaccinium myrtillus* и др.), бореально-температные (*Calla palustris*, *Hierochloa hirta* и др.), температурные (*Cardamine parviflora*, *Circaea lutetiana* и др.), субмеридиональные (*Veronica scutellata*) и меридиональные (*Holoschoenus vulgaris*, *Salvinia natans*). Наиболее многочисленны из них плюризональные и аркто-бореально-температные виды.

Распространение *евразийских* видов ограничивается территорией Евразии. Среди них имеются виды всех широтных групп: плюризональные (*Dianthus superbus*, *Salix aurita* и др.), аркто-бореальные (*Salix myrtilloides*, *Hierochloa praetermissa*), аркто-бореально-температные (*Bistorta major*, *Antennaria dioica* и др.), бореальные (*Oxycoccus palustris*, *Nuphar pumila* и др.), бореально-температные (*Dactylorhiza incarnata*, *Cirsium palustre* и др.), температурные (*Helichrysum arenarium*, *Lindernia procumbens* и др.), субмеридиональные (*Plantago stepposa*, *Gentiana cruciata* и др.) и меридиональные (*Cardamine hirsuta*, *Trapa natans*).

**Распределение аборигенных видов флоры Припятского Полесья
по географическим элементам**

Долготные элементы флоры	Широтные элементы флоры									
	Плюризональные	Аркто-бореальные	Аркто-борео-температные	Бореальные	Бореально-температные	Температные	Субмеридиональные	Меридиональные	Итого	%
Космополиты и гемикосмополиты	19	–	–	–	–	–	–	2	21	2,3
Голарктические	70	11	44	9	35	10	1	2	182	19,6
Евразиатские	27	2	18	4	57	31	12	2	153	16,4
Евроамериканские	5	1	7	–	19	1	1	–	34	3,6
Евросибирские	19	2	6	3	82	62	25	–	199	21,4
Евросибирско-аралокаспийские	15	–	–	–	6	21	30	–	72	7,7
Европейско-малоазийские	5	–	–	–	1	7	23	7	43	4,6
Европейские:	30	–	6	3	31	118	35	3	226	24,3
панъевропейские	30	–	4	–	10	25	4	–	73	7,9
атлантические	–	–	–	–	5	18	–	–	23	2,5
северные	–	–	2	3	7	–	–	–	12	1,3
центральные	–	–	–	–	6	61	6	–	73	7,9
восточные	–	–	–	–	3	14	16	–	33	3,5
южные	–	–	–	–	–	–	9	3	12	1,3
Всего	190	16	81	19	231	250	127	16	930	
%	20,4	1,7	8,7	2,0	24,9	26,9	13,7	1,7		100

Европейско-американские виды распространены в восточной части Северной Америки и в Атлантической Европе. Среди них наиболее многочисленны бореально-температные (*Lycopodiella inundata*, *Millium effusum* и др.) виды. Гораздо меньше представлены аркто-борео-температные (*Carex panicea*, *Geum rivale* и др.) и плюризональные (*Myosurus minimus*, *Radiola linoides* и др.) виды, тогда как аркто-бореальные (*Isoetes lacustris*), температурные (*Diphasiastrum tristachyum*) и субмеридиональные (*Sparganium*×*neglectum*) геоэлементы одновидовые.

Европейско-сибирские виды встречаются по всей Европе, а также в Западной и Восточной Сибири, не достигая при этом Дальнего Востока. Среди них имеются виды различных солярно-климатических зон (за исключением меридиональных видов): плюризональные (*Nuphar lutea*, *Lathyrus pratensis* и др.), аркто-бореальные (*Betula humilis*, *Salix lapponum*), аркто-бореально-температные (*Padus avium*, *Molinia caerulea* и др.), бореальные (*Dactylorhiza traunsteineri*, *Alchemilla hirsuticaulis*), бореально-температные (*Betula pendula*, *Campanula patula* и др.), температурные (*Humulus lupulus*, *Trifolium aureum* и др.) и субмеридиональные (*Scabiosa ochroleuca*, *Aster amellus* и др.).

Евросибирско-аралокаспийские виды распространены по всей Европе, в Западной Сибири и в Средней Азии. Среди них наиболее многочисленны теплолюбивые субмеридиональные (*Cucubalus baccifer*, *Veronica officinalis*, *Silene vulgaris* и др.), а также температурные (*Rubus nessensis*, *Brachypodium sylvaticum* и др.) виды. Менее многочисленны плюризональные (*Juncus articulatus*, *Frangula alnus*, *Salix acutifolia* и др.) и бореально-температные (*Vicia sepium*, *Achillea inundata* и др.) виды. Аркто-бореальные, аркто-бореально-температные, бореальные и меридиональные виды отсутствуют.

Европейско-малоазийские виды распространены в южной части Европы, в Малой Азии и на Кавказе. Наиболее многочисленны среди них умеренно-теплолюбивые и теплолюбивые субмеридиональные (*Carpinus betulus*, *Ajuga genevensis* и др.), температурные (*Danthonia decumbens*, *Pyrus pyrae* и др.) и меридиональные (*Teucrium scordium*, *Hypericum tetrapterum* и др.) виды. Плюризональных (*Iris pseudacorus*, *Euonymus europaea* и др.) видов только 5, а бореально-температных – 1 (*Ulmus laevis*).

Распространение **европейских** видов ограничено территорией Европы. Этот элемент флоры очень разнороден, поэтому подразделен на субэлементы. Наиболее многочисленны панъевропейские виды, широко распространенные почти по всей Европе. Среди них наиболее многочисленными являются плюризональные (*Convallaria majalis*, *Sorbus aucuparia* и др.) и температурные (*Quercus robur*, *Lilium martagon* и др.) виды. Бореально-температных видов (*Centaurea jacea*, *Trifolium medium* и др.) только 10. Аркто-бореально-температные (*Pimpinella major*, *Stellaria nemorum* и др.) и субмеридиональные (*Salvia pratensis*, *Phyteuma spicatum* и др.) встречаются еще реже.

Атлантическо-европейские виды распространены на атлантическом побережье Европы, на Британских островах, берегах Северного и Балтийского морей. Среди них встречаются только умеренно-теплолюбивые бореально-температные (*Hammarbya paludosa*, *Holcus mollis* и др.) и температурные (*Armeria vulgaris*, *Hepatica nobilis* и др.) виды.

Северно-европейские виды распространены в бореальной зоне Европы. Представлены они только холодостойкими и умеренно-холодостойкими аркто-бореально-температными (*Trollius europaeus* и др.), бореальными (*Picea abies*, *Nymphaea×borealis* и др.) и бореально-температными (*Trifolium spadiceum*, *Ranunculus fallax* и др.) видами.

Ареалы **центрально-европейских** видов занимают преимущественно территорию Центральной Европы. Наиболее многочисленны здесь умеренно-теплолюбивые температурные (*Silene lithuanica*, *Mercurialis perennis* и многие другие) виды. Бореально-температные (*Asarum europaeum*, *Centaurea phrygia* и др.) и субмеридиональные (*Achillea pannonica*, *Trifolium dubium* и др.) элементы включают только по 6 видов.

Восточноевропейские виды распространены на Русской равнине, и лишь в незначительной степени их ареалы заходят в Западную Европу. Среди них также преобладают умеренно-теплолюбивые температурные (*Pulmonaria obscura*, *Thalictrum lucidum* и др.) и субмеридиональные (*Urtica kioviensis*, *Dianthus stenocalyx*) виды. Бореально-температных (*Dianthus borussicus*, *Corydalis solida*, *Pilosella×caespitosa*) видов только 3.

Ареалы **южноевропейских** видов сосредоточены в южной части Европы. Этот субэлемент представлен только теплолюбивыми субмеридиональными (*Prunella grandiflora*, *Lathyrus laevigatus* и др.) и меридиональными (*Dianthus armeria*, *Helianthemum nummularium* и др.) видами.

Рассматривая распределение видов по долготным элементам флоры (рис. 1), следует отметить, что наиболее многочисленны в составе флоры Припятского Полесья европейские (24,3 %) и евросибирские (21,4 %) виды. Вместе с голарктическими (19,6 %) и евразийскими (16,4 %) видами (как наиболее распространенными в составе флоры Беларуси и Европы в целом [7, 8, 23]) они составляют основу флоры данной территории (более 80 % видового состава).

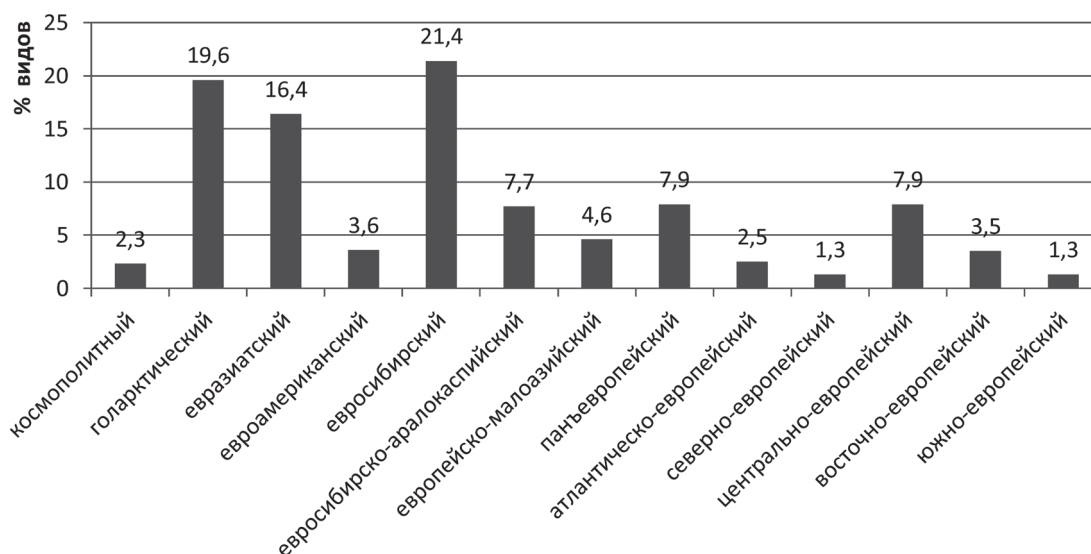


Рис. 1. Распределение видов по долготным элементам флоры

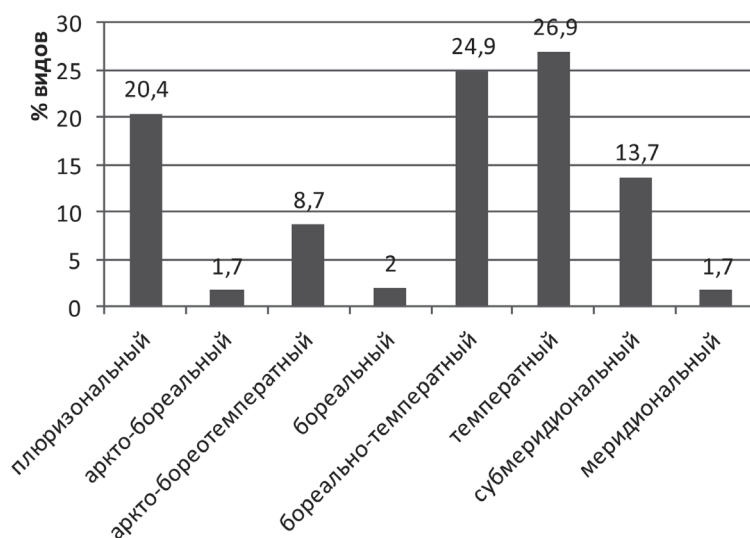


Рис. 2. Распределение видов по широтным элементам флоры

Относительно многочисленны в составе флоры Припятского Полесья (учитывая нахождение данной территории на юге Беларуси) евросибирско-аралокаспийские (7,7 %) и европейско-малоазиатские (4,6 %) виды. Многие из этих видов (*Rhododendron luteum*, *Teucrium scordium*, *Stachys recta*, *Chondrilla juncea*, *Phleum phleoides* и некоторые другие) являются хорологически определенными, поскольку находятся на северном пределе распространения.

Европейско-американские виды составляют только 3,6 % от всего видового состава. Некоторые из них (*Lycopodiella inundata*, *Drosera intermedia*, *Lobelia dortmanna* и др.) также являются хорологически определенными – встречаются на южных и восточных границах ареалов.

Широко распространенных космополитных видов (*Potamogeton natans*, *Lemna minor*, *Phragmites australis* и др.) в составе флоры Припятского Полесья только 2,3 %, что характерно для любых региональных флор Европы [2, 17, 23].

Как упоминалось ранее, доля европейских видов – 24,3 %. При рассмотрении данной группы по субэлементам следует отметить, что наиболее многочисленны из них широко распространенные панъевропейские и центрально-европейские виды. При этом распространение некоторых центральноевропейских видов (*Dianthus borbasii*, *Trifolium dubium*, *Carex montana*, *Betula obscura* и др.) в Беларуси нередко ограничивается территорией Припятского Полесья. К хорологически определенным относятся многие северно-европейские (*Trollius europaeus*, *Picea abies* и др.), восточно-европейские (*Silene tatarica*, *Iris aphylla* и др.), атланическо-европейские (*Spergula morisonii*, *Hedera helix* и др.) и южно-европейские (*Dianthus armeria*, *Prunella grandiflora* и др.) виды, находящиеся здесь соответственно на южных, западных, восточных и северных границах ареалов.

Распределение видов по солярно-климатическим зонам (рис. 2) также имеет некоторые особенности, обусловленные как географическим положением Припятского Полесья, так и физико-географическими условиями данной территории.

В составе флоры наиболее многочисленны температурные (26,9 %), бореально-температные (24,9 %) и плуризональные (20,4 %) виды, большинство из которых широко распространены по всей Европе [17, 21].

Достаточно многочисленны в составе флоры Припятского Полесья субмеридиональные виды (13,7 %), что обусловлено расположением данной территории на юге Беларуси. Часть из них (*Salvia pratensis*, *Viscum laxum* и некоторые другие) находится на северном пределе распространения.

Только 1,7 % видов относятся к меридиональным. Почти все эти теплолюбивые виды (*Trifolium fragiferum*, *Salvinia natans*, *Hypericum tetrapterum* и др.) также находятся на северной границе естественного ареала.

Рассматривая группу холодостойких и умеренно-холодостойких видов следует отметить, что более многочисленны из них последние. Так, аркто-бореально-температные виды в составе флоры

Припятского Полесья составляют 8,7 %, холодостойкие бореальные и аркто-бореальные виды – 2,0 и 1,7 % соответственно. Некоторые из них (*Isoetes lacustris*, *Juniperus communis*, *Salix myrtilloides*, *Moneses uniflora* и др.) находятся на южном пределе распространения.

Заключение. Таким образом, аборигенная флора Припятского Полесья географически неоднородна и представлена видами различного географического распространения, что указывает на ее связь с различными регионами Европы, Сибири, Малой Азии и Северной Америки. В составе флоры данной территории (как и территории Беларуси в целом) преобладают широко распространенные голарктические, евразийские, евроазиатские и европейские виды. Вместе с тем для Припятского Полесья как одного из самых теплообеспеченных регионов Беларуси характерно более значительное участие в составе флоры умеренно-теплолюбивых и теплолюбивых (субмеридиональных и меридиональных) видов. Аркто-бореальные и бореальные виды в составе флоры данной территории, наоборот, менее многочисленны. Многие из видов (в первую очередь аркто-бореальные, бореальные, субмеридиональные и меридиональные) на территории Припятского Полесья находятся на пределах своего естественного распространения, что придает данной территории характерные хронологические особенности.

Список использованной литературы

1. Лапшина, Е. Д. Флора болот юго-востока Западной Сибири / Е. Д. Лапшина. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2003. – 296 с.
2. Коломійчук, В. П. Географічний аналіз флори берегової зони Азовського моря / В. П. Коломійчук // Біол. вісн. МДПУ. – 2012. – № 2. – С. 74–79.
3. Парфенов, В. И. Обусловленность распространения и адаптации видов растений на границах ареалов / В. И. Парфенов. – Минск: Наука и техника, 1980. – 208 с.
4. Толмачев, А. И. Введение в географию растений / А. И. Толмачев. – Ленинград: Изд-во Ленинград. ун-та, 1974. – 244 с.
5. Дідух, Я. П. Географічний аналіз флори: минуле, сучасне, майбутнє / Я. П. Дідух // Укр. бот. журн. – 2007. – Т. 64, № 4. – С. 485–507.
6. Полянская, В. С. Склад флоры Беларусі і геаграфічнае пашырэнне паасобных раслінных відаў / В. С. Полянская. – Менск, 1931. – 171 с.
7. Козловская, Н. В. Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны / Н. В. Козловская. – Минск: Наука и техника, 1978. – 128 с.
8. Парфенов, В. И. Флора Белорусского Полесья: современное состояние и тенденции развития / В. И. Парфенов. – Минск: Наука и техника, 1983. – 295 с.
9. Дубовик, Д. В. Современное состояние и тенденции изменения флоры сосудистых растений восточной части Беларуси (таксономический состав, хронологические особенности, вопросы охраны): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / Д. В. Дубовик; Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси. – Минск, 2009. – 23 с.
10. Мерзвинский, Л. М. Флора Белорусского Поозерья (состав, структура, фитохронологические особенности и принципы охраны): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / Л. М. Мерзвинский; Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси. – Минск, 2003. – 22 с.
11. Савчук, С. С. Состояние и тенденции развития флоры Брестского Полесья как природной модели антропогенной динамики биоразнообразия: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / С. С. Савчук; Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси. – Минск, 2013. – 23 с.
12. Нацыянальны атлас Беларусі / Камітэт па зямельных рэсурсах, геадэзіі і картаграфіі пры Савеце Міністраў Рэспублікі Беларусь. – Мінск: Белкартаграфія, 2002. – 292 с.
13. Флора Беларусі. Сосудистые растения: в 6 т. / под общ. ред. В. И. Парфенова; Нац. акад. наук Беларусі, Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича. – Т. 1: Lycopodiophyta. Equisetophyta. Polypodiophyta. Ginkgophyta. Pinophyta. Gnetophyta / Р. Ю. Блажевич [и др.]. – Минск: Беларус. навука, 2009. – 199 с.
14. Флора Беларусі. Сосудистые растения: в 6 т. / под общ. ред. В. И. Парфенова; Нац. акад. наук Беларусі, Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича. – Т. 2: Liliopsida / Д. И. Третьяков [и др.]. – Минск: Беларус. навука, 2013. – 447 с.
15. Мяслик, А. Н. Таксономический анализ флоры Припятского Полесья / А. Н. Мяслик // Материалы XVII Респ. науч.-практ. конф. молодых ученых: в 2 ч., Брест, 15 мая 2015 г. / БрГУ им. А. С. Пушкина; редкол.: А. Е. Будько. – Брест, 2015. – Ч. 1. – С. 112–114.
16. Определитель высших растений Беларусі / под ред. В. И. Парфенова. – Минск: Дизайн ПРО, 1999. – 472 с.
17. Meusel, H. Vergleichende Chorologie der zentraleuropaischen Flora / H. Meusel, E. Jager, E. Weinert. – Jena: Fischer, 1965. – 583 s.
18. Мяслик, А. Н. Ботанико-географические особенности полесской хронологической дизъюнкции / А. Н. Мяслик // Современное состояние, тенденции развития, рациональное использование и сохранение биологического разнообразия

растительного мира, Минск–Нарочь, 23–26 сент. 2014 г. / НАН Беларуси [и др.]; редкол.: А. В. Пугачевский [и др.]. – Минск, 2014. – С. 114–117.

19. *Козловская, Н. В.* Хорология флоры Белоруссии / Н. В. Козловская, В. И. Парфенов. – Минск: Наука и техника, 1972. – 309 с.

20. *Лукаш, О. В.* Флора судинних рослин Східного Полісся: історія дослідження, конспект / О. В. Лукаш. – Київ: Фітосоціоцентр, 2008. – 436 с.

21. *Meusel, H.* Vergleichende Chorologie der zentraleuropaischen Flora / H. Meusel, E. Jager, E. Weinert. – Jena: Fischer, 1965. – 258 s.

22. *Hulten, E.* Flora of Alaska and Neighboring Territories (a manual of the vascular plants) / E. Hulten. – Stanford: Stanford Univ. Press, 1974. – 1008 p.

23. *Yarova, O.* The geographic analysis of the flora of Bilozersky National Nature Park (Ukraine) / O. Yarova, M. Fedoronchuk // *Thaiszia: J. of Botany*. – 2005. – Vol. 25, suppl. 1. – P. 15–20.

24. *Witoslawski, P.* Southern European species in the flora of towns in the central Poland / P. Witoslawski, A. Bomanowska // *Botanica Serbica*. – 2009. – Vol. 33, suppl. 2. – P. 115–129.

Поступила в редакцію 04.01.2016

УДК 581.154:635.054

В. И. ТОРЧИК, Е. В. КОНДРАТОВ

**ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ СПОНТАННЫХ СОМАТИЧЕСКИХ
МУТАЦИЙ ПИХТЫ КОРЕЙСКОЙ (*ABIES KOREANA* WILS.)
И СОСНЫ БАНКСА (*PINUS BANKSIANA* LAMB.)**

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь, e-mail: kondratov.20144@mail.ru

Приводятся результаты сравнительного изучения морфологических характеристик, жизнеспособности и особенностей формирования пыльцевой трубки у пыльцы спонтанных соматических мутаций *Abies koreana* Wils., *Pinus banksiana* Lamb. и их материнских растений. Установлено, что у 57,5 % пыльцы пихты корейской и у 61,7 % пыльцы сосны Банка формируются нормально развитые пыльцевые трубки, что позволяет использовать ее в селекционных целях.

Ключевые слова: спонтанные соматические мутации, «ведьмина метла», пыльца, жизнеспособность, пыльцевая трубка, аномалии.

U. I. TORCHYK, Y. V. KANDRATAU

**GERMINATING ABILITY OF SPONTANEOUS SOMATIC MUTATION POLLEN
ABIES KOREANA WILS. AND *PINUS BANKSIANA* LAMB.**

*Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: kondratov.20144@mail.ru*

The comparative study results of morphological characteristics, germination ability and special features in pollen tube formation of Spontaneous Somatic Mutation *Abies koreana* Wils. *Pinus banksiana* Lamb. and their maternal plants are given. It was found that normally developed pollen tubes were formed in 57.5 % of Korean fir pollen and 61.7 % of Hudson Bay pine pollen, which allows using them for selection.

Keywords: spontaneous somatic mutation “witches’ broom”, pollen, germination ability, pollen tube, anomalies.

Введение. В последние годы отмечается активное использование вегетативного материала спонтанных соматических мутаций «ведьмина метла» для получения новых декоративных культиваров древесных растений [1–5]. Это обусловлено, с одной стороны, активизацией мутационных явлений у растений в результате воздействия на вегетативные органы различных антропогенных факторов, а с другой – возросшей потребностью в оригинальных декоративных формах, которые достаточно быстро можно получить путем прививки. В то же время ряд авторов указывают на способность мутаций формировать жизнеспособную пыльцу [6], которая, по существующим в классической генетике представлениям, несет генетическую информацию, определяющую морфологическое строение, рост, развитие и другие свойства растений. В связи с этим она является ценным материалом для использования в селекционных целях.

Цель работы – сравнительное изучение качества и морфологических характеристик пыльцы спонтанных соматических мутаций пихты корейской, сосны Банка и их материнских растений.

Материалы и методы исследования. Материалом для исследования служила свежесобранная пыльца пихты корейской, сосны Банка и их спонтанных соматических мутаций.

Для исключения возможности смешения пыльцы спонтанных соматических мутаций и материнских деревьев микростробилы за 2 недели до начала пыления изолировали пергаментной бумагой. Сбор микростробил проводили с началом массового пыления. Затем их высушивали,

пыльцу извлекали из пыльников, просеивали через марлю, помещали в бумажные пакеты и до проращивания хранили в холодильнике.

Жизнеспособность пыльцы определяли путем ее проращивания в 5, 10 и 15 %-ном растворе сахарозы в термостате ХТ 3/70-2 при температуре 25 °С методом «висячей капли» во влажной камере в трех повторностях. В качестве влажной камеры использовали специальное предметное стекло с углублением посередине. Пыльцу высевали на второй день после сбора. Через 7 дней учитывали общее количество проросших пыльцевых зерен, сформировавших нормально развитую пыльцевую трубку и имеющих отклонения в ее развитии. Жизнеспособными считали пыльцевые зерна, образующие трубки, длина которых превышала диаметр самих зерен [7–9]. В каждом варианте опыта измеряли диаметр и длину 100 нормально развитых пыльцевых трубок [10, 11].

Учет результатов опытов и фотосъемку объектов проводили с использованием микроскопа Levenhuk 40L с цифровой камерой Levenhuk C35 NG 350K при 4- и 10-кратном увеличении и программного обеспечения TourView.

Полученные данные обрабатывали с помощью современных компьютерных программ.

Результаты и их обсуждение. Анализ данных табл. 1 показал, что размер пыльцевых зерен спонтанных соматических мутаций и материнских растений (контроль) не имеет статистически значимых различий. В то же время пыльца как у мутации, так и у материнского растения сосны Банкса была в 2 раза мельче, чем у пихты корейской, что, по-видимому, обусловлено биологическими особенностями развития генеративной сферы этих видов.

Т а б л и ц а 1. Размер пыльцевых зерен мутаций пихты корейской и сосны Банкса

Вариант опыта	$X \pm Sx$, мкм	Lim, мкм	CV, %
Мутация пихты корейской	$55,7 \pm 0,2$	30,2–86,1	15
Пихта корейская (контроль)	$53,8 \pm 0,1$	27,6–75,8	11
Мутация сосны Банкса	$26,0 \pm 0,1$	13,0–41,2	14
Сосна Банкса (контроль)	$26,3 \pm 0,1$	11,8–37,1	12

Общеизвестно, что важными показателями качества пыльцы являются ее жизнеспособность и способность формировать нормальные пыльцевые трубки при прорастании. Проращивание пыльцы исследованных образцов в растворах сахарозы позволило выявить оптимальную ее концентрацию для успешного прорастания (табл. 2). Так, в обоих вариантах с пихтой корейской оптимальной была 5 %-ная концентрация сахарозы, а для сосны Банкса – 10 %-ная. Причем в оптимальных концентарциях был отмечен различный уровень прорастания пыльцы. Например, у пихты корейской жизнеспособность пыльцы у материнского растения была на 61,1 % выше, чем у мутации, тогда как у сосны Банкса – всего лишь на 11,2 % выше, чем у мутации.

Т а б л и ц а 2. Жизнеспособность пыльцы и длина нормально развитой пыльцевой трубки у спонтанных соматических мутаций и у нормальной части кроны пихты корейской и сосны Банкса

Вариант опыта	Концентрация сахарозы, %	К-во проросших пыльцевых зерен, %	Длина нормально развитой пыльцевой трубки		
			$X \pm Sx$, мкм	Lim, мкм	CV, %
Мутация пихты корейской	5	42,7	$121,7 \pm 6,3^*$	67,2–230,4	34
	10	20,9	$99,9 \pm 6,9^*$	49–163,8	29
Пихта корейской (контроль)	5	71,1	$205,7 \pm 9,1$	95,4–345,4	30
	10	56,7	$211,8 \pm 9,6$	107,4–342,4	31
Сосна Банкса (контроль)	5	63,7	$78,2 \pm 1,8$	37,4–91,2	30
	10	75,4	$64,8 \pm 0,7$	33,7–96,6	20
Мутация сосны Банкса	5	72,4	$53,0 \pm 0,8^*$	25,9–96,5	27
	10	83,9	$40,9 \pm 0,8^*$	20,5–98,33	31

*Различия статистически значимы при $p \geq 0,05$.

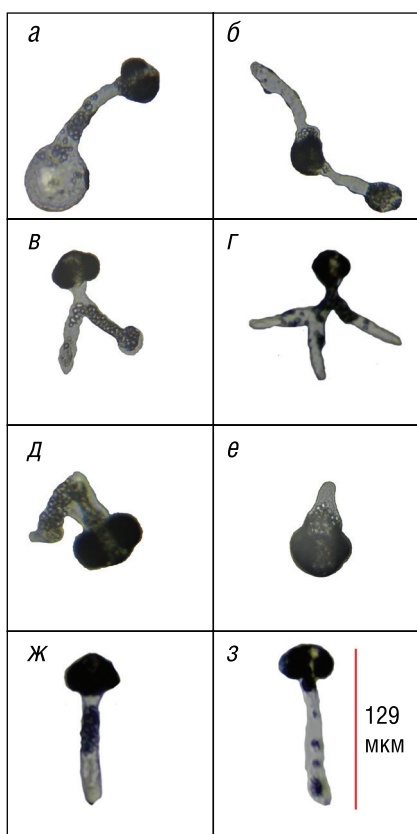


Рис. 1. Аномалии пыльцевой трубки мутации и материнского растения сосны Банкса: *а* – вздутие; *б* – дорсовентральное прорастание; *в*, *г* – разветвление; *д* – изгиб; *е* – утолщение у основания; *ж* – нормально развитая пыльцевая трубка мутации; *з* – нормально развитая пыльцевая трубка материнского растения

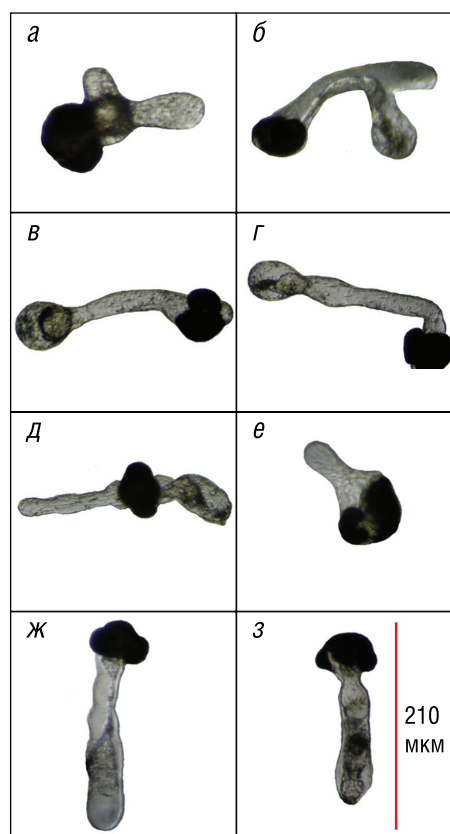


Рис. 2. Аномалии пыльцевой трубки мутации и материнского растения пихты корейской: *а*, *б* – разветвление; *в* – вздутие; *г* – изгиб; *д* – дорсовентральное прорастание; *е* – утолщение у основания; *ж* – нормально развитая пыльцевая трубка материнского растения; *з* – нормально развитая пыльцевая трубка мутации

Средняя длина нормально развитых пыльцевых трубок у мутации пихты корейской варьировалась от 89,3 до 132,7 мкм. Этот показатель у пыльцы материнского растения был значительно выше (от 192,1 до 248,1 мкм). Существенные отличия имелись также между длиной нормально развитой пыльцевой трубки мутации и материнского растения сосны Банкса. Так, средняя длина пыльцевой трубки мутации колебалась от 31,1 до 71,4 мкм, у материнского растения – от 56,3 до 83,5 мкм. Следует отметить, что жизнеспособной считается пыльца, у которой длина пыльцевой трубки превышает диаметр пыльцевого зерна [7]. В наших опытах длина пыльцевой трубки пыльцы, собранной на мутациях, была в 1,2 раза и более выше этого показателя, что указывает на возможность использования ее в селекционных целях.

В процессе прорастания было установлено, что у части пыльцы пыльцевые трубки имели аномальное развитие. Это явление отмечалось как у пыльцы мутаций, так и у пыльцы материнских растений. Выявлены следующие отклонения в развитии пыльцы: ветвление, изгиб, вздутие, утолщение у основания, разветвление по типу «оленьих рогов», а также дорсовентральное прорастание (рис. 1, 2).

Доля пыльцы с аномальным прорастанием у материнского растения пихты корейской была выше на 15,2 %, чем у мутации (рис. 3). Причем преобладали дорсовентральное прорастание и искривление пыльцевых трубок, на долю которых приходилось 42,8 % аномалий.

В варианте с сосной Банкса наблюдалась обратная картина (рис. 4). Доля пыльцы с аномальным прорастанием у мутации была на 9,3 % выше, чем у материнского растения. Основную долю аномалий пыльцевых трубок составляло разветвление (24,7 %).

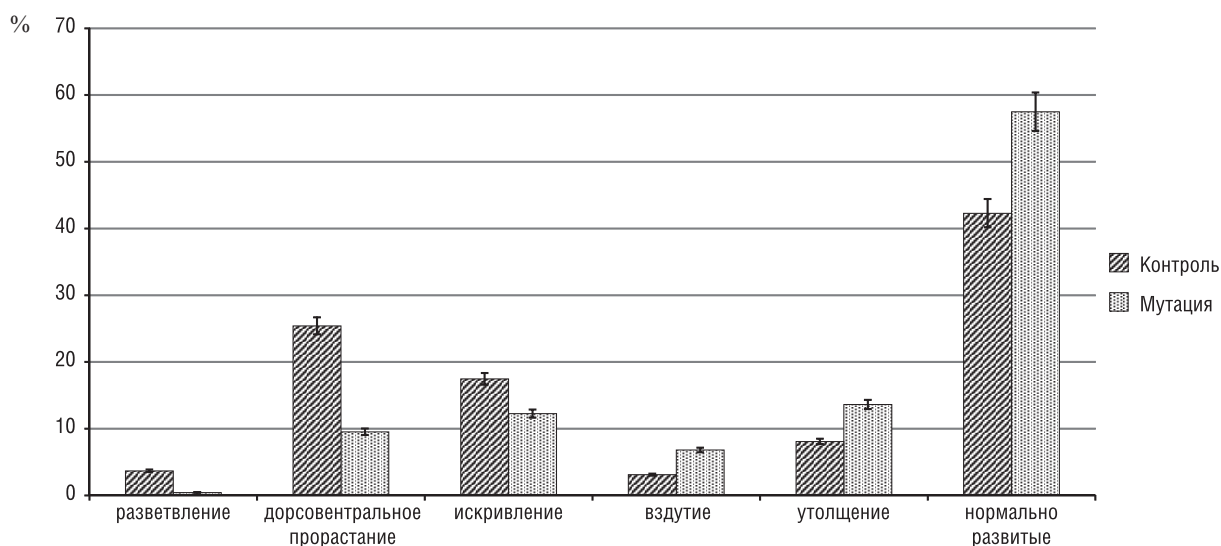


Рис. 3. Соотношение различных аномалий пыльцевой трубки у мутации и материнского растения пихты корейской

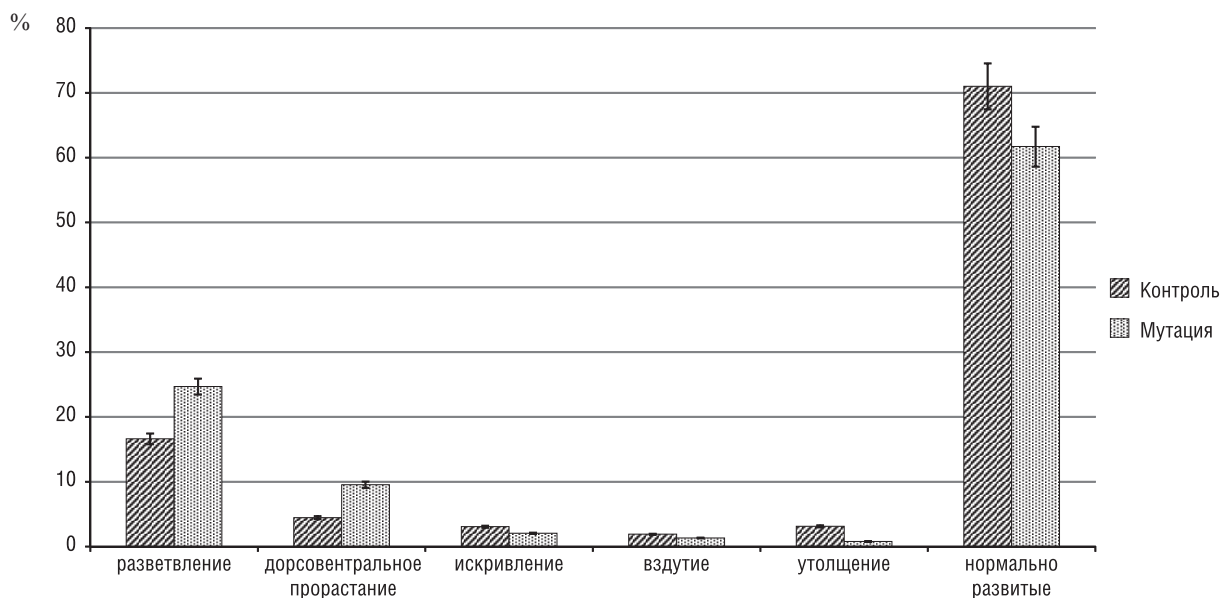


Рис. 4. Соотношение различных аномалий пыльцевой трубки мутации и материнского растения сосны Банкса

Следует отметить, что уровень жизнеспособности пыльцы и особенности формирования пыльцевых трубок при прорастании, наряду с другими показателями, используются в качестве диагностических параметров при оценке изменения генеративной сферы растений в сложных экологических условиях [12–16]. По мнению Т. П. Некрасовой [17, 18], аномальное прорастание пыльцевых трубок (разрывы, искривления, утолщения, ветвление, вздутие и др.) ведет к формированию мелких, недоразвитых, пустых или содержащих только эндосперм семян. В то же время ветвление пыльцевых трубок некоторые авторы объясняют избыточной влажностью среды при прорастании [19]. Другие же считают это явление приспособительным признаком голосемянных, который позволяет им компенсировать низкую ферментативную активность цитоплазмы и стенок пыльцевых трубок по сравнению с покрытосеменными [20].

Заключение. В результате проведенных исследований установлено, что спонтанные соматические мутации «ведьмина метла» формируют пыльцу, по размеру не отличающуюся от пыльцы материнских растений. Жизнеспособность пыльцы мутаций зависит от ее видовой принадлежности и составляет при прорастании в оптимальной концентрации сахарозы 42,7 % у мутации

пихты корейской и 83,9 % у сосны Банкса. В процессе прорастания у значительного количества пыльцы мутаций формируются, несмотря на встречающиеся аномалии, нормально развитые пыльцевые трубки, что позволяет использовать ее в селекционных целях.

Список использованной литературы

1. *Bärtels, A.* Enzyklopedie der Gartengehölze / A. Bärtels. – Stuttgart: Ulmer, 2001. – 800 s.
2. *Щербинина, А. А.* «Ведьмины метлы» как источник новых форм древесных растений / А. А. Щербинина // Экология-2003: тез. молодеж. междунар. конф. – Архангельск: Ин-т эколог. проблем Севера УрО РАН, 2003. – С. 220.
3. «Ведьмины метлы» мутантного типа как перспективный источник для получения новых декоративных форм хвойных растений / М. С. Ямбуров [и др.] // Вестн. Иркут. гос. сельскохозяй. акад. – 2011. – Т. 4, № 44. – С. 153–160.
4. *Торчик, В. И.* Перспективы использования спонтанных соматических мутаций в селекции декоративных форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / В. И. Торчик // Наука и инновации. – 2011. – № 8. – С. 67–70.
5. *Auders, A.* Encyclopedia of conifers / A. Auders, D. Spicer. – Woking-Royal Horticultural Society, 2013. – 1507 p.
6. *Ямбуров, М. С.* Структура мужских побегов и качество пыльцы «ведьминой метлы» сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / М. С. Ямбуров // Вестн. Томск. гос. ун-та. Ботаника. – 2008. – № 3. – С. 42–47.
7. *Голубинский, И. Н.* Биология прорастания пыльцы / И. Н. Голубинский. – Киев: Наук. думка, 1974. – 367 с.
8. *Горячкина, О. В.* Морфология и качество пыльцы у видов рода *Picea* (PINACEAE) из коллекции дендрария института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН / О. В. Горячкина, М. И. Седаева // Раст. мир Азиат. России. – 2012. – № 2 (10). – С. 27–32.
9. *Ларина, Н. П.* Качество пыльцы сосны обыкновенной в окрестностях г. Тайшета / Н. П. Ларина, Н. Е. Носкова // Проблемы современной аграрной науки: материалы междунар. заоч. науч. конф., Красноярск, 15 октября 2012 г. / М-во сельск. хоз-ва Рос. Федерации, Красноярск. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2012. – С. 137–141.
10. *Владимирова, О. С.* Пыльца ели сибирской, произрастающей в различных экологических условиях / О. С. Владимирова, Е. Н. Муратова, М. И. Седаева // Хвойные бореальной зоны. – 2008. – № 1–2. – С. 98–102.
11. Морфология и жизнеспособность пыльцы желто- и краснопольниковой форм сосны обыкновенной на болотах и суходолах Западной Сибири / С. П. Ефремов [и др.] // Хвойные бореальной зоны. – 2011. – № 1–2. – С. 126–129.
12. Качество пыльцы сосны крымской и сосны обыкновенной из насаждений техногенно загрязненных территорий Криворожья / И. И. Коршиков [и др.] // Интродукция растений. – 2014. – № 3. – С. 38–45.
13. *Осколков, В. А.* Репродуктивный процесс сосны обыкновенной в Верхнем Приангарье при техногенном загрязнении / В. А. Осколков, В. И. Воронин. – Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2003. – 140 с.
14. *Третьякова, И. Н.* Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса / И. Н. Третьякова, Н. Е. Носкова // Экология. – 2004. – № 1. – С. 26–33.
15. *Глазун, И. Н.* Динамика жизнеспособности пыльцы сосны обыкновенной в зоне отчуждения ЧАЭС / И. Н. Глазун // ИВУЗ «Лесной журнал». – 2006. – № 2. – С. 39–42.
16. *Некрасова, Т. П.* Влияние температуры воздуха на формирование пыльцы хвойных древесных пород / Т. П. Некрасова // Лесоведение. – 1976. – № 6. – С. 23–31.
17. *Некрасова, Т. П.* О значении желтой и розовой окраски мужских шишек у видов PINUS / Т. П. Некрасова // Бот. журн. – 1959. – № 7. – С. 975–978.
18. *Пименов, А. В.* Морфология и качество пыльцы сосны обыкновенной в контрастных экотипах Хакасии / А. В. Пименов, Т. С. Седелникова, С. П. Ефремов // Лесоведение. – 2014. – № 1. – С. 57–64.
19. *Смирнов, И. А.* Жизнеспособность пыльцы некоторых видов хвойных интродуцентов / И. А. Смирнов // Бюл. ГБС АН СССР. – 1977. – Вып. 106. – С. 32–38.
20. *Цингер, Н. В.* Эволюция мужского гаметофита голосеменных / Н. П. Цингер, В. П. Размологов // Биохимия и филогения растений. – М., 1972. – С. 163–198.

Поступила в редакцию 21.01.2016

УДК 639.21:567.5(476)

А. В. ЗУБЕЙ

**ВИДОВОЙ СОСТАВ И ВОЗРАСТНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЫБ
СУБФОССИЛЬНОЙ КОЛЛЕКЦИИ АРХЕОЛОГИЧЕСКОГО ПАМЯТНИКА
СТРУГА-ПОСЕЛЕНИЕ (р. ГОРЫНЬ, БАСЕЙН р. ДНЕПР)**

Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Беларусь, e-mail: zubey@mail.ru

На основании исследования остеологического материала из раскопов археологических памятников Струга 1988 и Струга 2002, средневековых поселений XIII в., приведен видовой состав и возрастные характеристики для 19 видов рыб. Установлено, что основными промысловыми видами для жителей древнего города были *Esox lucius* L. (41,2 % от общего числа субфоссильных остатков), *Perca fluviatilis* L. (24,7 %) и *Abramis brama* (L.) (13,3 %). Проходные рыбы – представители семейства Acipenseridae, Осетровые, а также *Rutilus frisii* (Nord.), вырезуб – в данный момент на территории Беларуси не встречаются, а *Vimba vimba* (L.), рыбец, представлен туводной формой. Промысловая нагрузка в уловах XIII в. приходилась на старшие возрастные группы рыб: щука – 6+, окунь – 9+, лещ – 8+...11+. В отличие от древних уловов, современные уловы рыб базируются в основном на младших возрастных группах рыб: щука – 3+, окунь – 4+, лещ – 1+.

Ключевые слова: остеологический материал, археологические памятники, промысловые виды, проходные рыбы, Осетровые (Acipenseridae), вырезуб (*Rutilus frisii* (Nord.)).

A. V. ZUBEI

**THE SPECIES COMPOSITION AND AGE CHARACTERISTIC
OF FISH SUBFOSSIL COLLECTION OF ARCHAEOLOGICAL SITE STRUGA-SETTLEMENT
(RIVER GORYN, DNIEPER RIVER BASIN)**

*Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources,
Minsk, Belarus, e-mail: zubey@mail.ru*

It was the species compositions and age characteristics of 19 species of fish on the based on the study of osteological material from the excavation of archaeological sites Struga 1988 and Struga 2002, medieval settlements of the XIII century. It was found that the main commercial species for the inhabitants of the ancient city were *Esox lucius* L. (41.2 % of the total number of subfossil remains), *Perca fluviatilis* L. (24.7 %) and *Abramis brama* (L.) (13.3 %). The anadromous fish – members of the family Acipenseridae, Sturgeons, as well as *Rutilus frisii* (Nord.), vyrezub – currently in Belarus do not occur, and *Vimba vimba* L., vimba presented not anadromous form. The fishing capacity in catches of the XIII century accounted for the older age groups: pike – 6+, perch – 9+, bream – 8+...11+. Unlike ancient catches, modern fish catches are based mainly on the younger age groups of fish: pike – 3+ perch – 4+, bream – 1+.

Keywords: osteological material, archaeological sites, commercial species, anadromous fish, Sturgeons (Acipenseridae), vyrezub (*Rutilus frisii* (Nord.)).

Введение. Использование археоихтиологических данных по материалам разных исторических периодов дает более полное представление о видовом составе и возрасте рыб в древних промысловых уловах из водоемов/водотоков нашей страны, что позволяет охарактеризировать состояние древнего рыболовного промысла и сравнить видовой состав и возрастные показатели рыб как древних, так и современных уловов.

Цель данной работы – установление видового состава и возраста рыб коллекции субфоссильных остатков промысловых видов рыб археологического памятника Струга-поселение и сравнение их с аналогичными данными современных промысловых уловов.

Материалы и методы исследования. Струга 1988 и Струга 2002 – археологические памятники средневековых поселений, включающие также коллекции субфоссильных остатков рыб, – географически располагались на правом берегу р. Горынь в окрестностях современной д. Струга Столинского района Брестской области. Определение видов рыб по субфоссильной чешуе проведено по коллекции эталонов чешуи современных промысловых видов рыб Беларуси, собранной и определенной автором (коллекция эталонов чешуй современных промысловых видов рыб водоемов Беларуси находится в ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам») с помощью общепринятой методики [1, 2]. Для сравнения видового состава рыб древних и современных уловов использованы данные анализа промысловых уловов из бассейна р. Днепр за период с 2006 по 2014 г. и определенные по косным субфоссильным остаткам данные анализа Э. А. Лешкевич. Датировка большинства субфоссильных остатков рыб относится к пластам XIII в. [3, 4].

Результаты и их обсуждение. Видовой состав рыб субфоссильных коллекций археологических памятников Струга 1988 и Струга 2002. Коллекция субфоссильных остатков чешуи рыб археологического памятника Струга 1988 состоит из 583 элементов. Из них 204 экз. чешуи рыб определены до вида, 50 экз. субфоссильных остатков принадлежат сем. Карповые (328 – обломки чешуи карповых рыб), 1 экз. – сем. Окуневые, неопределенных чешуй нет. Коллекция субфоссильных остатков чешуи рыб археологического памятника Струга 2002 состоит из 379 элементов, из них 256 экз. костей и чешуи определены до вида, сем. Карповые принадлежат 2 экз. чешуи (48 – обломки чешуи карповых рыб), сем. Окуневые – 3 экз. костей, не определено 70 экз. костей рыб. Для определения доли (%) каждого вида рыб в общей субфоссильной коллекции количество чешуи рыб (определения автора) и костей рыб (определения Э. А. Лешкевич) были суммированы. Подробно видовой состав рыб обеих коллекций, определенный по субфоссильным остаткам, приведен в табл. 1.

Т а б л и ц а 1. Определение видового состава рыб по субфоссильным остаткам из раскопов археологических памятников Струга 1988 и Струга 2002

Вид рыб	Чешуя		Кости		Чешуя + кости	
	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Щука	56	20,4	133	70,1	189	41,2
Окунь	75	28,0	38	20,0	113	24,7
Лещ	61	22,8	0	0	61	13,3
Язь	8	3,0	8	4,2	16	3,5
Плотва	7	2,6	8	4,2	15	3,3
Жерех	9	3,4	0	0	9	2,0
Голавль	8	3,0	1	0,5	9	2,0
Белоглазка	8	3,0	0	0	8	1,8
Густера	8	3,0	0	0	8	1,8
Подуст	8	3,0	0	0	8	1,8
Вырезуб	5	1,9	0	0	5	1,1
Красноперка	5	1,9	0	0	5	1,1
Чехонь	3	1,2	0	0	3	0,6
Рыбец	3	1,2	0	0	3	0,6
Судак	2	0,8	0	0	2	0,4
Синец	1	0,4	0	0	1	0,2
Усач	1	0,4	0	0	1	0,2
Карась золотой	0	0	1	0,5	1	0,2
Линь	0	0	1	0,5	1	0,2
Всего	268	100	190	100	458	100

В субфоссильных остатках, таксономическая принадлежность которых определена до вида, преобладают чешуя и кости сем. Щуковые, которое представлено в коллекции одним видом. Высокую долю этого вида в коллекции можно объяснить его массовостью в уловах древних жителей и хорошей сохранностью субфоссильных остатков. Сем. Карповые занимает второе место

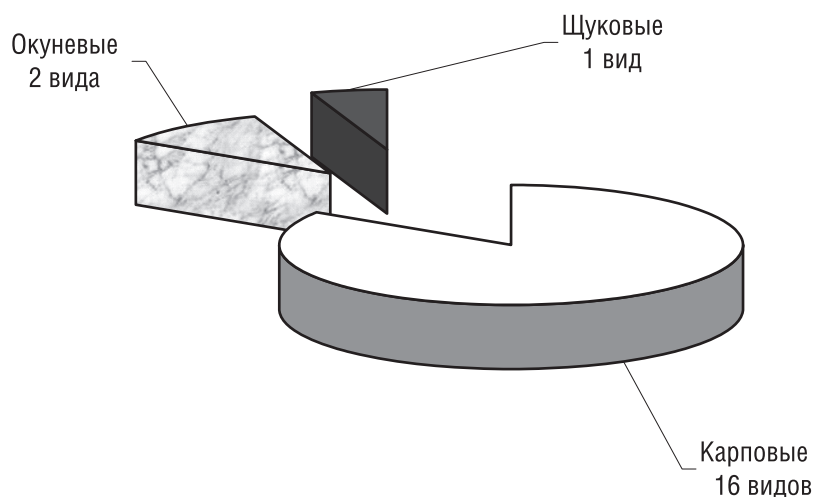


Рис. 1. Таксономический состав коллекции субфоссильных остатков промысловых рыб археологического памятника Струга-поселение

по количеству субфоссильных остатков, определенных до вида 336 экз. и по их доле в коллекции (33,7 %). Сем. Окуневые, представленное в коллекции меньшим числом субфоссильных остатков рыб (25,1 %), занимает последнее, третье место.

Субфоссильные остатки щуки, окуня и леща (общая доля в коллекции 79,2 %) из раскопов поселения XIII в. многочисленны, хорошо сохранились и позволяют проанализировать возраст этих промысловых видов рыб в вышеуказанный период.

Таксономический состав рыб субфоссильной коллекции археологических памятников Струга 1988 и Струга 2002. Коллекция субфоссильных остатков промысловых рыб археологического памятника Струга насчитывает 19 видов рыб, относящихся к 3 семействам (рис. 1).

Наиболее многочисленно представлено сем. Карповые – 16 видов рыб. Вторым по числу видов рыб является сем. Окуневые, представленное двумя видами рыб, одним видом в коллекции субфоссильных остатков промысловых рыб представлено сем. Щуковые. Данные о субфоссильных остатках костей представителей семейств Сомовые и Осетровые отсутствуют, так как использованы в работах польских коллег.

Анализ видового состава рыб из промысловых уловов XIII и начала XXI в. Для сравнения видового состава уловов в древности и на момент проведения исследований были проанализированы данные рыбопромысловой статистики за 14 лет текущего века. Исходя из статистических данных, в период с 2006 по 2014 г. промыслом в вышеуказанном водотоке было охвачено 18 товарных сортов промысловых рыб (табл. 2).

Т а б л и ц а 2. Качественный состав современных промысловых уловов рыб из р. Припять за 2006–2014 гг.

Товарный сорт	Виды рыб, составляющих сорт
Лещ	Лещ
Судак	Судак обыкновенный
Щука	Щука обыкновенная
Окунь	Окунь речной
Плотва	Плотва обыкновенная
Густера	Густера
Карп	Карп обыкновенный (сазан)
Линь	Линь
Ерш	Ерш обыкновенный, ерш-носарь, ерш Балона
Жерех	Жерех обыкновенный
Язь	Язь
Сом	Сом обыкновенный

Товарный сорт	Виды рыб, составляющих сорт
Красноперка	Красноперка
Толстолобик	Толстолобик пестрый, толстолобик белый
Карась	Карась серебряный, карась обыкновенный
Чехонь	Чехонь
Синец	Синец
Белоглазка	Белоглазка

Таким образом, исходя из того, что товарные сорта ерш, карась и толстолобик состоят соответственно из трех, двух и двух видов рыб, промыслом в реках Горынь и Припять охвачено 22 вида рыб. Согласно данным рыбопромысловой статистики, из современных промысловых уловов исчезли все представители сем. Осетровые, а также вырезуб, усач, голавль, подуст и рыбец, но появились интродуцированные в данный водоток виды рыб – карп, карась серебряный, толстолобики белый и пестрый. Причины отсутствия вышеперечисленных видов рыб не однозначны. Так, стерлядь, усач и рыбец, недавно внесенные в Красную книгу, подлежат выпуску из промысловых снастей в живом виде, поэтому рыбопромысловая статистика их не учитывает [5, 6]. Несмотря на то что подуст выведен из списка охраняемых рыб, на сегодняшний день этот вид также статистически не учитывается. Отсутствие в промысловых уловах голавля подтверждают и литературные данные за последнее десятилетие [7].

Возраст рыб археологических памятников Струга 1988 и Струга 2002 (по субфоссильным остаткам). В результате исследований субфоссильных остатков промысловых рыб вышеупомянутых археологических памятников определен возраст для 194 экз. древних рыб, составивший от 3 до 13 полных лет. Таким образом, в уловах древних людей нами отмечено 11 возрастных групп (табл. 3).

Т а б л и ц а 3. Количество рыб разного возраста из коллекции субфоссильных остатков рыб (всего 194 экз.) археологических памятников Струга 1988 и Струга 2002

Возраст рыб, полных лет	Щука (n = 61)	Окунь (n = 44)	Лещ (n = 39)	Голавль (n = 7)	Жерех (n = 6)	Подуст (n = 6)	Плотва (n = 5)	Бело-глазка (n = 4)	Густера (n = 4)	Язь (n = 3)	Чехонь (n = 3)	Вырезуб (n = 3)	Красно-перка (n = 3)	Судак (n = 2)	Рыбец (n = 1)	Синец (n = 1)	Усач (n = 1)	Линь (n = 1)
3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	27	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0
7	9	7	4	2	0	2	0	1	0	1	2	2	2	0	1	0	1	0
8	2	11	8	2	1	2	2	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
9	2	14	7	3	3	0	3	1	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1
10	1	7	6	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	0	3	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	0	2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Единичные определения возраста произведены для следующих видов рыб: рыбец (7+), синец (7+), усач (7+) и линь (9+). По 2 экз. чешуи был определен возраст для судака (6+, 9+), по 3 экз. – для красноперки (7–9+), вырезуба (6–7+), чехони (6–7+) и язя (7–9+). Возраст белоглазки и густеры определен по 4 субфоссильным остаткам – (7–9+) и (9–10+).

По 5 экз. определен возраст плотвы (8, 9+), по 6 экз. – жереха (8–11+) и подуста (6–8+), по 7 экз. – голавля (7–9+).

Количество определений для леща, окуня и щуки, по нашему мнению, является достаточным для анализа возрастной структуры этих видов рыб в древних и современных промысловых уловах.

При диагностике возраста щуки по субфоссильным остаткам использовали плоские кости (*cleithrum*), позвонки (*vertebrae*) и субфоссильную чешую, возраст остальных видов рыб из древ-

них уловов определяли по чешуе. Для определения возраста щуки, окуня и леща, взятых из современных уловов, использовали общепринятую методику [2].

Анализ возраста рыб из уловов XIII и начала XXI в. Для сравнения возрастного состава рыб, добытых древними жителями поселения в XIII в., и рыб из современных промыслов для ряда видов возраст определяли по чешуе, используя данные мониторинга промыслового улова на р. Припять в Мозырском районе за 2006–2014 гг. Для сравнения возрастной структуры рыб указанных уловов были отобраны три наиболее широко представленных вида – щука, лещ и окунь (табл. 4).

Т а б л и ц а 4. Доля щуки, окуня и леща в древних и современных уловах, %

Возраст рыб, полных лет	XIII в.			XXI в.		
	Щука	Окунь	Лещ	Щука	Окунь	Лещ
1	0	0	0	6,9	0	24,3
2	0	0	0	30,1	30,7	16,9
3	1,6	0	0	32,8	22	7,9
4	18,0	0	0	21,9	16	3,7
5	14,8	0	0	6,9	13,3	6,9
6	44,4	0	0	1,4	14	11,1
7	14,8	15,9	10,3	0	2	10,1
8	2,4	25,0	20,5	0	2	9,5
9	2,4	31,8	18,0	0	0	0,5
10	1,6	15,9	15,3	0	0	2,7
11	0	6,8	20,5	0	0	2,7
12	0	4,6	12,8	0	0	1,6
13	0	0	2,6	0	0	2,1

Для наглядности сравнения абсолютные цифры количества особей рыб каждой возрастной группы как из древних, так и современных уловов были переведены в доли (%) и на основе этих данных были построены графики (рис. 2–4).

При сравнении промысловой нагрузки на вышеперечисленные виды рыб оказалось, что основу уловов в XIII в. составляли особи более старших возрастных групп (от 3+ для всех видов). Напротив, основу уловов щуки, окуня и леща в. из р. Припять в начале XXI составляли особи более младших возрастных групп – от 1+ для всех видов.

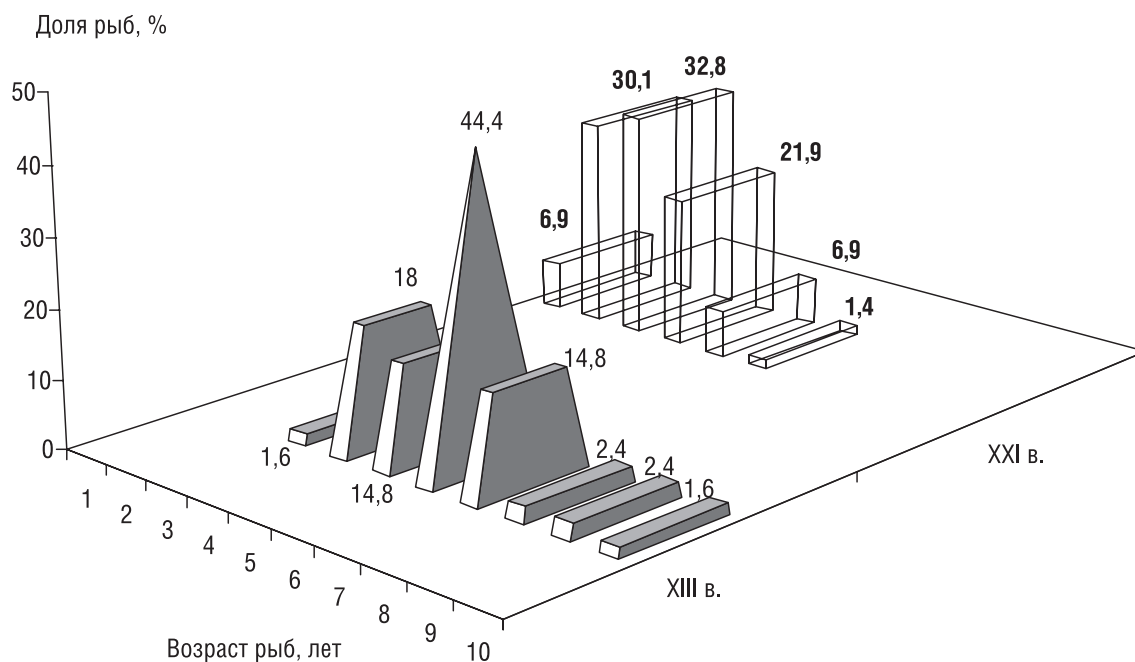


Рис. 2. Доля щуки разного возраста в уловах XIII и XXI вв.

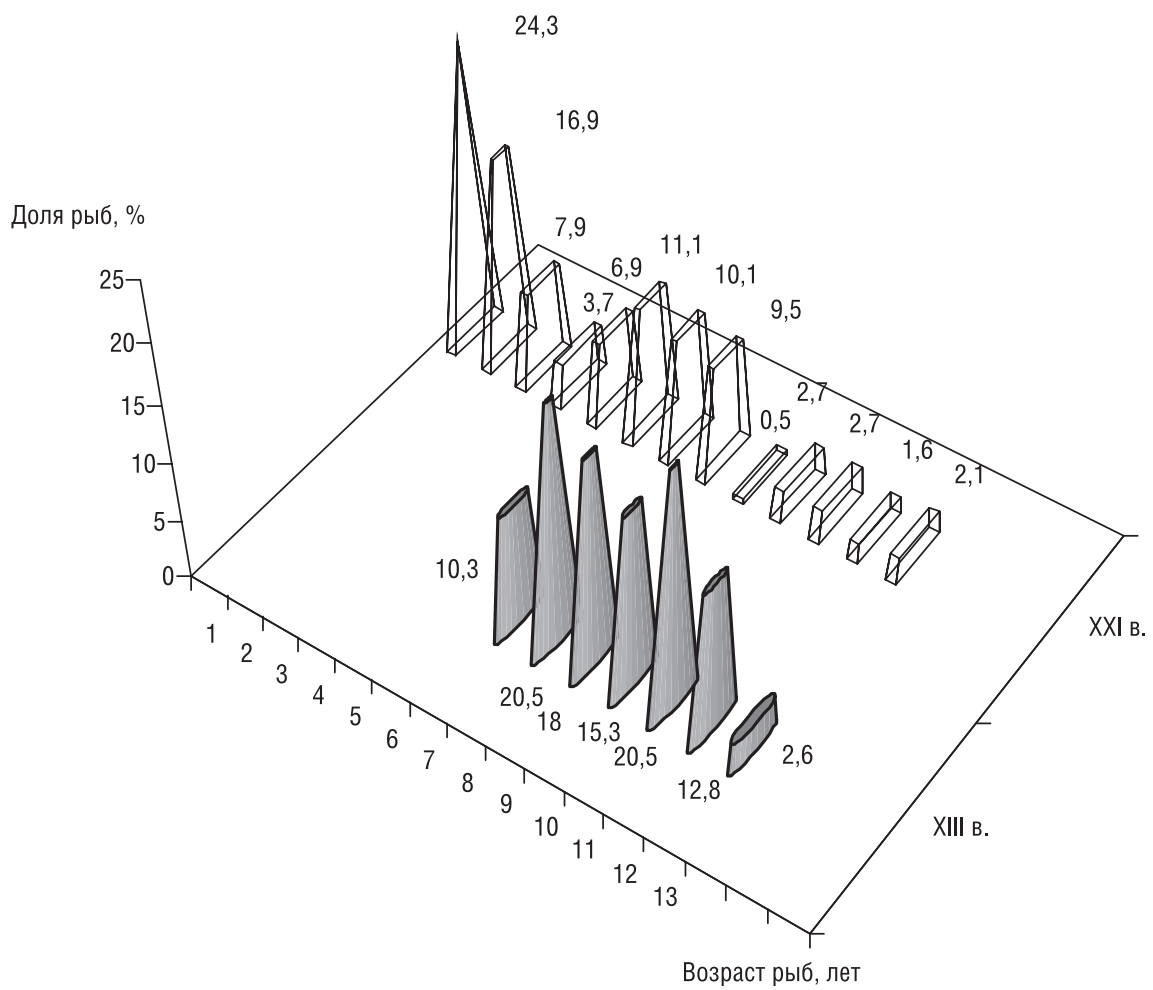


Рис. 3. Доля леща разного возраста в уловах XIII и XXI вв.

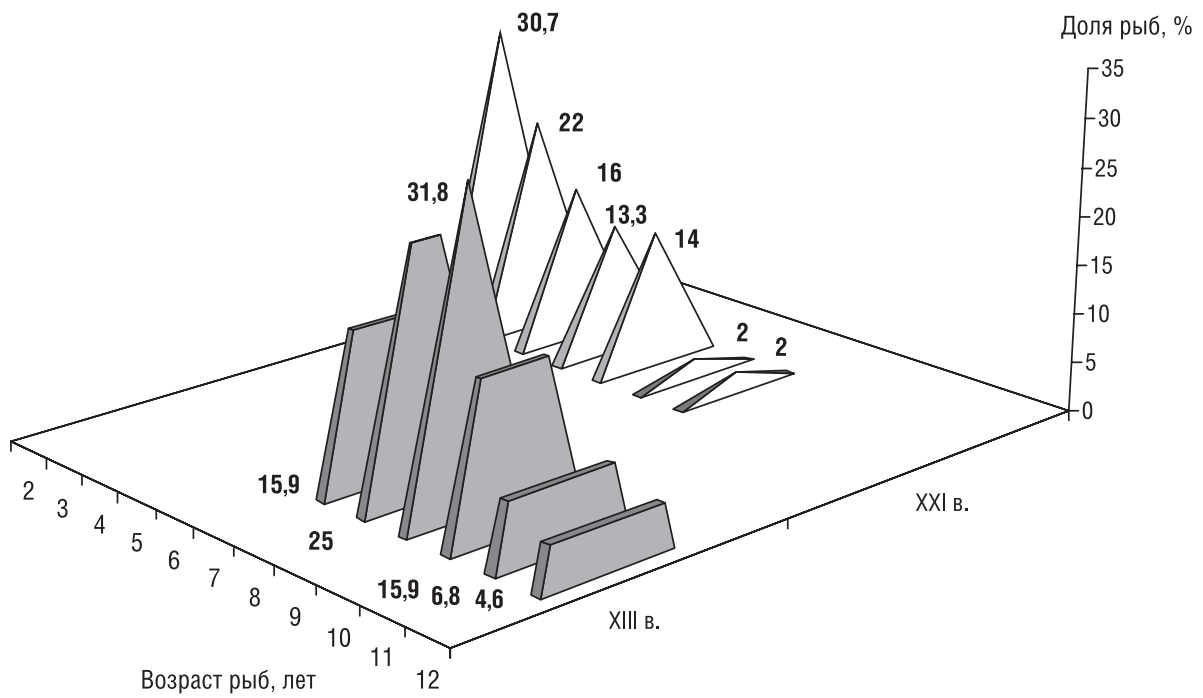


Рис. 4. Доля окуня речного разного возраста в уловах XIII и XXI вв.

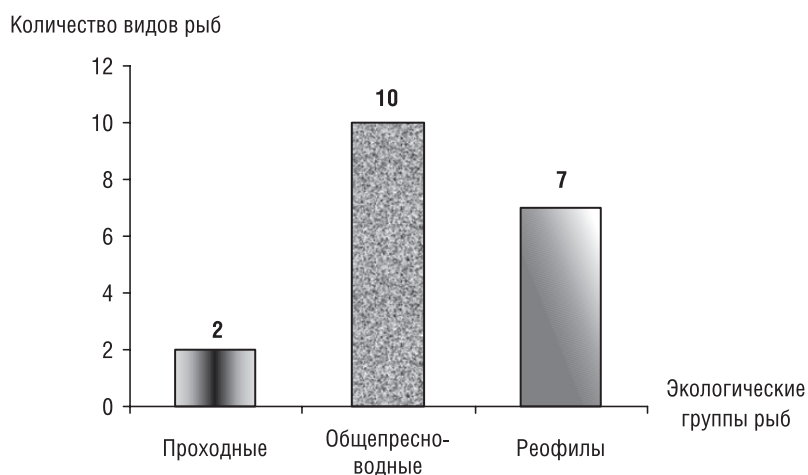


Рис. 5. Экологические группы промысловых рыб субфоссиальной коллекции археологического памятника Струга-поселение XIII в.

Так, щука в уловах XIII в. была представлена 8 возрастными группами (3+...10+), большинство (44,4 %) составляли особи в возрасте 6+. В уловах начала XXI в. этот вид рыб был представлен только 6 возрастными группами (1+...6+), а наибольшую долю (32,8 %) составляли особи в возрасте 3+.

Окунь в древних уловах представлен 6 возрастными группами – от 7+ до 12+, при этом возраст рыб, выловленных в наибольшем количестве (31,8 %), составил 9+ лет. В рыбном промысле начала XXI в. отмечено меньшее количество возрастных групп этого вида – 7 (от 2+ до 8+ лет), при этом возраст рыб, выловленных в наибольшем количестве (30,7 %), составил 2+.

В уловах XIII в. лещ представлен 7 возрастными группами (6+...13+), при этом возраст рыб, выловленных в наибольшем количестве (по 20,5 % каждая), составил 8+ и 11+. В промысловых уловах начала XXI в. выявлено 13 возрастных групп этого вида рыб (1+...13+ лет), но наиболее массовой в уловах была возрастная группа 1+ (24,3 %).

Анализ экологических групп промысловых рыб субфоссиальной коллекции. Исследование субфоссиальной коллекции позволило выделить следующие экологические группы рыб (рис. 5).

Группа общепресноводных (озерно-речных) рыб, самая многочисленная, включает 10 видов рыб – щуку обыкновенную, леща, густеру, язя, плотву обыкновенную, красноперку, карася золотого, линя, окуня речного и судака обыкновенного.

Кроме общепресноводных рыб необходимо выделить группу из 7 реофилов, в которую входят белоглазка, синец, жерех обыкновенный, чехонь, подуст обыкновенный, голавль и усач обыкновенный. На территории Беларуси все виды-реофилы и общепресноводные сохранились до настоящего времени в реках бассейна р. Днепр.

Отдельно следует отметить два вида проходных рыб – вырезуба и рыбеца. Из вышеперечисленных рыб на территории Беларуси вырезуб исчез в начале XX в. после строительства на р. Днепр в 1931 г. плотины ДнепроГЭС, а рыбец сохранился только в виде непроходной формы (сырти). Так как остеологический субфоссиальный материал проходных рыб в субфоссиальной коллекции отсутствует, такие обычные в уловах XIII в. виды проходных рыб, как осетр русский и севрюга, в списке не приводятся [8].

Рыболовный промысел древние жители вели как в русле р. Горынь, так и в придаточной системе реки (пойменных и старичных водоемах), окружавшей древнее поселение. О том, что промысел велся в придаточной системе, свидетельствует большая доля субфоссиальных остатков рыб (89,7 %), принадлежащих к группе общепресноводных.

Заключение. В результате исследования субфоссиальных коллекций археологических памятников Струга 1988 и Струга 2002 средневекового поселения, датированного XIII в., определены 19 видов рыб, относящихся к 3 семействам. Основными в коллекции субфоссиальных остатков рыб археологического памятника были щука (41,2 % от общего числа субфоссиальных остатков), окунь (24,7%) и лещ (13,3 %).

Меньшую долю (от 3,5 до 2,0 %) в коллекции составили язь, плотва, жерех и голавль. Менее 2,0 %, но более 1 % представлены такими видами, как белоглазка, густера, подуст, вырезуб и красноперка. Остальные виды рыб (чехонь, рыбец, судак, синец, усач, карась золотой и линь) занимают в коллекции меньше 1 %. Сегодня на территории Беларуси не встречаются проходные осетровые и вырезуб, а рыбец представлен туводной формой. Все остальные виды рыб, диагностированные нами, встречаются в районе исследований и в настоящее время. Изучение возраста рыб из уловов XIII и начала XXI вв., показало следующее. В древности промысловая нагрузка приходилась на более старшие возрастные группы: щука – 6+, окунь – 9+, лещ – 8+ и 11+. В отличие от древнего промысла, современные уловы из р. Припять базируются в основном на младших возрастных группах рыб: щука – 3+, окунь – 3+, лещ – 1+.

Выражаем благодарность Элоне Александровне Лешкевич за сбор и предоставление археологического материала, а также за данные по определению ряда видов рыб по остеологическому субфоссильному материалу.

Список использованной литературы

1. Лебедев, В. Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР / В. Д. Лебедев. – М.: Изд-во МГУ, 1960. – 402 с.
2. Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) / И. Ф. Правдин. – М.: Пищевая промышленность, 1966. – С. 163–191.
3. Lyashkevich, E. The ancient fishing of Belarusion Polessye / E. Lyashkevich // Fishes–Culture–Environment: the 15th Meeting of the ICAZ (FRWG), Poznań & Toruń (Poland). – Poznań, 2009. – P. 99–102.
4. Белицкая, Г. М. Культавы комплекс у Пагарыні // Г. М. Белицкая // МАБ. – 2003. – № 8. – С. 96–117.
5. Красная книга Республики Беларусь. Животные: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных / редкол.: И. М. Качановский (предс.) [и др.]. – 4-е изд. – Минск: Беларус. энцыкл. імя П. Броўкі, 2015. – 320 с.
6. Плюта, М. В. Структура контрольного промыслового лова рыбы на участке реки Припять в осенний период / М. В. Плюта, В. К. Ризевский, И. В. Новик // Современные экологические проблемы устойчивого развития Полесского региона и сопредельных территорий: наука, образование, культура: материалы III междунар. науч.-практ. конф. – Мозырь, 2007. – Ч. 1. – С. 193–196.
7. Зубей, А. В. Видовой состав и структура сообществ молоди рыб на участках р. Припять в границах заказника «Средняя Припять» / А. В. Зубей // Збереження та відтворення біорізноманіття природно-заповідних територій: матеріали міжнар. наук.-практ. конф., присвяч. 10-річчю Рівненськ. природ. заповідника. – Рівне, 2009. – С. 417–425.
8. Зубей, А. В. Видовой состав проходных промысловых рыб реки Припять / А. В. Зубей, Э. А. Лешкевич // Экологические проблемы Полесья и сопредельных территорий: материалы IV Междунар. науч.-практ. конф. – Гомель, 2002. – С. 108.

Поступила в редакцию 18.01.2016

УДК 582.32(476.6)

М. С. ШАБЕТА

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И СОЗОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МОХООБРАЗНЫХ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ БЕЛАРУСИ

*Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
Минск, Беларусь, e-mail: Zentsova2009@gmail.com*

Представлена таксономическая структура, в том числе созологический аспект, мохообразных хвойных лесов Беларуси согласно новейшей классификации мохообразных с учетом современных данных. На основе сравнительного анализа отделов Marchantiophyta и Bryophyta выделены особенности данных групп бриофитов в условиях хвойных лесов Беларуси.

Ключевые слова: бриокомпонент, мохообразные, хвойные леса, сосновые леса, еловые леса, биоразнообразие, таксономическая структура, редкие виды.

M. S. SHABETA

TAXONOMIC STRUCTURE AND SOZOLOGICAL ANALYSIS OF BRYOPHYTES CONIFEROUS FORESTS OF BELARUS

*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: Zentsova2009@gmail.com*

The taxonomic structure, including the sozoological aspect, bryophytes of coniferous forests of Belarus on the basis of the analysis according to the modern classification of bryophytes based on recent data. And also on the basis of a comparative analysis of departments of Marchantiophyta and Bryophyta of the highlighted features of these groups of bryophytes in the conditions of coniferous forests of Belarus.

Keywords: bryocomponent, bryophytes, coniferous forests, pine forests, spruce forests, biodiversity, taxonomic structure, rare species.

Введение. В связи с тем что территория Беларуси находится в лесной зоне, мохообразные лесных сообществ и прежде всего в составе хвойных формаций, преобладающих в лесном фонде, заслуживают особого внимания. Аборигенные хвойные леса Беларуси, обладая рядом общих структурно-функциональных признаков, представлены двумя различными формациями: азональными сосновыми и зональными еловыми, находящимися на границе своего сплошного распространения. С этим связано разделение территории страны на две геоботанические зоны – хвойных и широколиственных лесов. Мохообразные представляют неотъемлемый автотрофный компонент данных сообществ, отношение которого с древостоем сложилось в их взаимной ценотической адаптации, восходя еще к третичному периоду, и это во многом определяет функционирование и сукцессионный процесс в хвойных фитоценозах. Несмотря на то что современные хвойные леса подвергаются значительному антропогенному воздействию, около трети их видов (бриофлоры Беларуси) относится к редким, хотя и в разной степени [1, 2]. Некоторые из них, очень редкие, обнаружены давно и пока еще не подтверждены. При этом следует учитывать, что распространение многих из данных видов значительно сократилось, а отдельные виды вообще могли исчезнуть.

Цель работы – провести таксономический и созологический анализ мохообразных хвойных лесов Беларуси для определения их таксономической структуры и выявления редких и исчезающих видов.

Материалы (объекты) и методы исследования. В качестве материалов исследования использованы собственные бриологические сборы (около 5000 образцов) [3]; гербарные коллекции мохообразных ИЭБ НАН Беларуси, БИН РАН, Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, Института экологии Карпат, ГрГУ им. Я. Купалы, ГГУ им. Ф. Скорины и некоторые другие коллекции. Определение мохообразных проводилось по стандартным методикам с использованием данных фундаментальных изданий цикла «Флора Беларуси» по мохообразным [1, 2], а также монографии М. С. Игнатова, Е. А. Игнатовой [4, 5].

Классификация таксонов и цитирование видовых названий приводятся согласно современной таксономии мхов [6], печеночников и антоцеротовых [7] с некоторой корректировкой [8, 9]. Авторы таксонов не указываются, но соответствуют данным источникам. Согласно современной классификации, мхи хвойных лесов Беларуси представлены классами Sphagnopsida, Andreaeopsida, Polytrichopsida, Tetraphidopsida, Bryopsida, однако такая классификация представляется нам не вполне обоснованной [8], так как, исходя из типа организации бриевых мхов, такие группы, как политриховые и тетрафисовые, относятся к классу Bryopsida. При этом их некоторая примитивность по структуре спорогонов не дает достаточного основания для выделения их на уровне классификационного ранга Sphagnopsida и Andreaeopsida, значительно удаленного по данным признакам от целостного класса Bryopsida. В связи с этим тетрафисовые и политриховые рассматриваем как подклассы класса Bryopsida.

Результаты и их обсуждение. В составе бриофлоры хвойных лесов Беларуси отмечено 255 видов из 134 родов, 65 семейств, 21 порядка, 5 классов и 2 отделов надотдела Bryobionta (табл. 1). Видовой состав бриокомпонента здесь сравнительно богат и составляет 57,3 % от общего числа видов, известных в составе бриофлоры Беларуси.

Т а б л и ц а 1. Таксономический состав бриокомпонента хвойных лесов

Отдел/класс	Порядок	К-во семейств			К-во родов			К-во видов		
		Хвойные леса	Сосняки	Ельники	Хвойные леса	Сосняки	Ельники	Хвойные леса	Сосняки	Ельники
I. Marchantiophyta	7	25	20	23	35	25	31	57	41	50
В том числе:										
1. Jungermanniopsida	6	22	17	20	31	21	28	53	37	47
	Pelliales	1	1	1	1	1	1	3	2	3
	Pallaviciniales	1	0	1	1	0	1	1	0	1
	Metzgeriales	2	2	2	3	3	3	5	4	5
	Porellales	3	1	3	3	1	3	3	1	3
	Ptilidiales	1	1	1	1	1	1	2	2	2
	Jungermaniales	14	12	12	22	15	19	39	28	33
2. Marchantiopsida	Marchantiales	3	3	3	4	4	3	4	4	3
II. Bryophyta	14	40	37	38	99	87	86	198	166	158
В том числе:										
1. Sphagnopsida	Sphagnales	1	1	1	1	1	1	26	26	17
2. Andreaeaeopsida	Andreaeales	1	1	0	1	1	0	1	1	0
3. Bryopsida	12	38	35	37	97	85	85	171	139	141
	Polytrichales	1	1	1	4	4	3	10	9	6
	Tetraphidales	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	Buxbaumiales	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	Funariales	1	1	1	2	2	1	2	2	1
	Encalyptales	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	Grimmiales	1	1	1	4	4	2	5	5	3
	Dicranales	5	5	5	17	15	14	33	25	27
	Splachnales	2	2	1	2	2	1	2	2	1
	Orthotrichales	1	1	1	2	1	2	5	4	3
	Hedwigiales	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	Bryales	5	5	5	9	9	9	29	24	23
	Hypnales	18	15	18	53	44	49	81	64	73
Итого: 2/5	21	65	57	61	134	112	117	255	207	208

В хвойных лесах Беларуси отдел печеночников (Marchantiophyta) включает 57 видов из 35 родов, 25 семейств, 7 порядков и 2 классов, не равноценных по объему. В классе юнгерманниевых (Jungermanniopsida) – 53 вида из 31 рода, 22 семейств, 6 порядков, а в классе маршанциевых (Marchantiopsida) – лишь 4 вида из 4 родов, 3 семейств, 1 порядка, поскольку последние приурочены большей частью к открытым экотопам. В составе отдела мхов (Bryophyta) в хвойных лесах представлено 198 видов из 99 родов, 40 семейств, 14 порядков, 3 классов: в классе сфагновых (Sphagnopsida) – 26 видов из 1 рода, в классе андреевых (Andreaeopsida) – 1 вид, в классе бриевых (Bryopsida) – 171 вид из 97 родов и 38 семейств, 12 порядков. Из порядков печеночников в хвойных лесах по видовой насыщенности выделяется Jugermanniales (39 видов), из порядков мхов – Hurnales (84), Dicranales (33), Bryales (29), Sphagnales (26).

В лесах сосновой формации выявлено 207 видов из 112 родов, 57 семейств, 20 порядков, 5 классов, 2 отделов (81,2 % от видов бриофитов хвойных лесов Беларуси). Печеночники сосняков – 41 вид из 25 родов, 20 семейств, 6 порядков, 2 классов. В классе юнгерманниевых – 37 видов из 21 рода, 17 семейств, 5 порядков, в классе маршанциевых – 4 вида из 4 родов, 3 семейств, 1 порядка. Мхи сосняков – 166 видов из 87 родов, 37 семейств, 14 порядков, 3 классов. В классе сфагновых – 26 видов из 1 рода, в классе андреевых – 1 вид, в классе бриевых – 139 видов из 85 родов и 35 семейств, 12 порядков.

Из порядков в сосновых лесах по видовой насыщенности выделяются: у печеночников – Jugermanniales (28 видов), у мхов – Hurnales (64), Sphagnales (26), Dicranales (25), Bryales (24).

В еловых лесах выявлено 208 видов из 117 родов, 61 семейства, 20 порядков, 4 классов и 2 отделов (81,6 % от числа видов в составе хвойных лесов Беларуси). Печеночники ельников – 50 видов из 31 рода, 23 семейств, 7 порядков, 2 классов. В классе юнгерманниевых – 47 видов из 28 родов, 20 семейств, 6 порядков, в классе маршанциевых – 3 вида из 3 родов, 3 семейств, 1 порядка. Мхи ельников – 158 видов из 86 родов, 38 семейств, 13 порядков, 2 классов. В классе сфагновых – 17 видов из 1 рода, в классе бриевых – 141 вид из 85 родов и 37 семейств, 12 порядков.

Из порядков мохообразных в еловых лесах по видовой насыщенности выделяются: у печеночников – Jugermanniales (33 вида), у мхов – Hurnales (73), Dicranales (27), Bryales (23), Sphagnales (17).

В целом бриокомпонент хвойных лесов Беларуси представлен 65 семействами, из них 25 относится к печеночникам (84,4 % от бриоразнообразия Беларуси), 40 – ко мхам (81,6 %). Антоцеротовые не выявлены. В сосняках у печеночников – 20 семейств (80,8 % от бриоразнообразия Беларуси), у мхов – 37 (75,0 %), в ельниках – соответственно 23 (82,1 %) и 38 (79,6 %).

Для оценки биоразнообразия бриофитов хвойных лесов приводим средние данные по числу видов, приходящихся на 1 семейство, что составляет 3,9 (табл. 2); у печеночников и мхов – 2,3 и 5,0 соответственно. В целом по республике данный показатель равен соответственно 5,8; 3,5 и 7,0.

Т а б л и ц а 2. Показатели систематического разнообразия бриокомпонента хвойных лесов

Показатель	Хвойные леса	Сосняки	Ельники
Число видов	255	207	208
Число родов	134	112	117
Число семейств	65	57	61
Число видов в 3 ведущих семействах	60 (23,5 %)	54 (26,1 %)	47 (22,6 %)
Число видов в 10 ведущих семействах	134 (52,5 %)	114 (55,1 %)	108 (51,9 %)
Число видов в ведущих семействах (с числом видов выше среднего)	189 (74,1 %)	160 (77,3 %)	139 (66,8 %)
Число видов в ведущих родах (с числом видов выше среднего)	111 (43,5 %)	97 (46,9 %)	99 (47,6 %)
Среднее число видов в семействе	3,9	3,6	3,4
Среднее число видов в роде	1,9	1,8	1,8
Среднее число родов в семействе	2,1	1,9	1,9
Число семейств с 1 видом	30 (46,2 %)	26 (44,8 %)	29 (46,8 %)
Число семейств с 2 видами	6 (9,2 %)	9 (15,5 %)	4 (6,5 %)
Число родов с 1 видом	94 (70,1 %)	82 (72,6 %)	75 (63,6 %)
Число родов с 2 видами	15 (11,2 %)	14 (12,4 %)	18 (15,3 %)
Число семейств с 1 родом	39 (60,0 %)	28 (48,3 %)	32 (51,6 %)

В сосняках этот коэффициент по мохообразным составляет 3,7, по печеночникам – 2,1, по мхам – 4,6. В ельниках среднее число видов, приходящихся на 1 семейство, у мохообразных в целом – 3,4, у печеночников – 2,2, у мхов – 4. В сосняках видовая насыщенность семейств выше, чем в ельниках, а относительно отделов бриофитов хвойных лесов наблюдается большая степень таксономической «сборности» печеночников в сравнении со мхами, что свидетельствует о большем соответствии экологических условий в регионе для мхов, чем для печеночников, а также для сосновых лесов по сравнению с еловыми.

В хвойных лесах по числу видов среди печеночников выделяются семейства Scapaniaceae (9 видов), Cephaloziaceae (7), Lophocoleaceae (5), Aneuraceae и Cephaloziellaceae (по 4 вида), среди мхов – Sphagnaceae (26 видов), Brachytheciaceae (19), Amblystegiaceae (15), Dicranaceae (13), Mniaceae (12), Bryaceae (11), Polytrichaceae, Pottiaceae (по 10), Pylaisiaceae (9), Thuidiaceae (6), Plagiotheciaceae (7), Orthotrichaceae и Grimmiaceae (по 5).

В сосняках и ельниках спектр ведущих семейств сходен с таковым хвойных лесов в целом. Десять ведущих семейств в составе бриокомпонента хвойных лесов объединяют 134 вида, что составляет 52,5 % от видовой представленности бриофитов. Такая тенденция характерна для многих флор мохообразных северного полушария. Доля семейств с числом видов больше среднего высока и составляет 74,1 % (в сосняках – 77,3 %, в ельниках – 66,8 %). Одно- и двувидовые семейства составляют более половины (55,4 %) от бриоразнообразия хвойных лесов (в сосняках – 60,3 %, в ельниках – 53,3 %).

Большая степень участия в сложении бриокомпонента видов семейств Sphagnaceae, Amblystegiaceae, Calliergonaceae и Thuidiaceae соответствует повышенному увлажнению исследуемых биотопов, а значительная доля семейств Brachytheciaceae, Bryaceae, Dicranaceae, Mniaceae, Orthotrichaceae, Polytrichaceae, Plagiotheciaceae – высокому разнообразию экотопической структуры лесов. Вместе с тем бриокомпонент сосновых лесов относительно беден болотными видами бриевых мхов и, в отличие от бриофлоры Беларуси в целом, характеризуется преимущественно широким участием сфагновых, что связано с высокой олиготрофностью данных местообитаний.

На родовом уровне бриокомпонент хвойных лесов в целом представлен 134 таксонами, из которых 35 родов – печеночники, 99 – мхи. На один род надотдела мохообразных хвойных лесов приходится 1,9 вида, на отделы печеночников и мхов – соответственно 1,6 и 2,0 вида. Сосновые леса представлены 112 родами, на каждый из которых в среднем приходится 1,8 вида (1,6 – у печеночников, 1,9 – у мхов), еловые – 117 родами, на каждый из которых в среднем приходится 1,75 вида (1,6 – у печеночников, 1,8 – у мхов).

Среди печеночников наиболее представлены роды *Chiloscyphus* (5 видов), а также *Lophozia*, *Cephalozia* и *Cephaloziella* (по 4), среди мхов – *Sphagnum* (26 видов), за которым следуют *Bryum* (10), *Dicranum* (8), *Plagiomnium* (7), *Brachythecium* (6), *Plagiothecium* (5), *Thuidium*, *Sciuro-hypnum*, *Polytrichum*, *Orthotrichum*, *Fissidens*, *Dicranella* (по 4). Высокое положение этих родов характерно для переходных бореально-неморальных бриофлор. Спектр ведущих родов отдельно для сосновых и еловых лесов сходен с таковым хвойных лесов в целом. Четырнадцать ведущих родов мохообразных хвойных лесов объединяют 95 видов бриофитов (37,3 % от общего их состава). Роды с числом видов больше среднего составляют 43,5 % от бриоразнообразия хвойных лесов Беларуси (в сосняках – 46,9 %, в ельниках – 47,6 %).

Бриокомпонент хвойных лесов Беларуси характеризуется высоким положением в спектре родов *Sphagnum*, *Bryum*, *Dicranum*, *Plagiomnium*, *Brachythecium*, *Plagiothecium*, что свидетельствует о значительном таксономическом разнообразии и соответствии его систематической структуры большинству бриофлор севера Голарктики. По видовой представленности выделяются также роды *Thuidium*, *Sciuro-hypnum*, *Polytrichum*, *Orthotrichum*, *Fissidens*, *Dicranella*, *Chiloscyphus* и *Cephalozia*, что отражает биотопическое разнообразие данных лесов. Относительно бриофлоры Беларуси в целом бриокомпонент хвойных лесов включает 84,4 % семейств, а в ведущей десятке отличается порядком их расположения: теряют свои позиции лидирующие во флоре Беларуси семейства Pottiaceae и Bryaceae (во многом ценофобные), а их место занимают Brachytheciaceae, Amblystegiaceae, Dicranaceae (во многом ценофильные). Сравнительный таксономический анализ

бриокомпонентов сосняков и ельников показал слабое их отличие по видовой представленности таксонов всех уровней, несмотря на существенные экологические отличия формируемых ими сообществ (сосняки, в отличие от ельников, формируются в большем диапазоне экотопов, азональны и представляют менее благоприятные условия (по микроклимату) для бриофитов).

В хвойных лесах Беларуси отмечен ряд редких и очень редких видов, в том числе подлежащих строгой или профилактической охране. Согласно Красной книге Республики Беларусь [10], к числу охраняемых из бриофитов хвойных лесов относятся 12 видов, из них 3 вида – I категории охраны (CR – виды, находящиеся на грани исчезновения, – *Andreaea rupestris*, *Campylopus flexuosus*, *Moerckia hibernica* – ныне трактуется как *M. flotoviana*), 4 вида – II категории охраны (EN – исчезающие виды – *Cephaloziella elachista*, *Lophozia ascendens*, *Pelekium minutulum*, *Tortella tortuosa*) и 5 видов – III категории охраны (VU – уязвимые виды – *Cephalozia catenulata*, *Dicranum viride*, *Neckera pennata*, *Paraleucobryum longifolium*, *Pseudobryum cinclidioides*). Профилактической охране [10] подлежат 5 видов (DD – недостаточно изученные – *Buxbaumia aphylla*, *Geocalyx graveolens*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Orthocaulis attenuatus*, *Pseudoscleropodium purum*). Эти виды не равноценны по степени своего распространения в Беларуси. Среди них по своей редкости выделяется *Geocalyx graveolens*.

Такие охраняемые виды, как *Buxbaumia aphylla*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Neckera pennata*, не являются редкими на территории Беларуси, но подлежат охране, поскольку включены в Красную книгу мохообразных Европы или в другие охранные документы общеевропейского значения.

В составе бриокомпонента хвойных сообществ на территории Беларуси редкими видами являются *Orthocaulis attenuates* и *Pseudoscleropodium purum*; очень редкими – *Atrichum angustatum*, *Mnium hornum*, *Sciuro-hypnum reflexum*. Данные виды приводятся для территории Беларуси в одном-двух местообитаниях. Из числа других редких (или слабо изученных хорологически в составе бриофлоры Беларуси) видов в хвойных лесах встречаются *Crossocalyx hellerianus*, *Lophozia longiflora*, *Ptilidium ciliare*, *Riccardia multifida*, *Solenostoma sphaerocarpum*, *Bryum amblyodon*, *B. dichotomum*, *B. pallens*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Campyllum protensum*, *Dicranella crispa*, *Dicranum spurium*, *Encalypta streptocarpa*, *Hygroamblystegium humile*, *Hygroamblystegium tenax*, *Kindbergia praelonga*, *Mnium lycopodioides*, *Pleuridium subulatum*, *Pogonatum nanum*, *Sphagnum riparium*, *Sphagnum quinquefarium*, *Sphagnum wulfianum*, *Splachnum ampullaceum*, *Stereodon fertilis*, *Weissia controversa*.

Такие виды, как *Crossocalyx hellerianus*, *Lophozia ascendens*, *Lophozia longiflora*, *Orthocaulis attenuatus*, *Campyllum protensum*, *Dicranum majus*, *Mnium lycopodioides*, *Pelekium minutulum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Sphagnum quinquefarium*, известны в хвойных лесах Беларуси только в Поозерье.

Ряд видов (*Liochlaena lanceolata*, *Andreaea rupestris*, *Bryum bimum*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Campylopus flexuosus* и др.) не заходят южнее границы сплошного распространения ели, а *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium androgynum*, *Tortula acaulon*, *Weissia controversa* не распространяются севернее данной границы.

Такие виды, как *Cephaloziella hampeana*, *Moerckia flotoviana*, *Tortula lanceola*, отмечены в хвойных лесах только для территории Полесья.

Впервые указаны для хвойных сообществ подзоны дубово-темнохвойных лесов *Homalothecium lutescens*, *Stereodon fertilis*, а для подзоны елово-грабовых дубрав – *Campylopus flexuosus*, приводимый ранее [11] только для Пуховичского района Минской области. С учетом крайне редкой встречаемости последнего этот вид включен в 4-е издание Красной книги Беларуси [10].

Некоторые редкие для хвойных сообществ бриофиты упоминаются в бриологических публикациях М. А. Алексенко на рубеже XIX и XX вв. [12–14], например *Pogonatum nanum*, который нередко встречался в западной части Белорусского Полесья.

Согласно А. С. Лазаренко [15], на территории Беларуси нередко встречались такие виды, как *Phascum cuspidatum*, *Barbula convoluta*, *Tortula subulata*, *Didymodon acutus*, *Weissia controversa* и некоторые другие. Эти виды могут быть приведены для хвойных лесов, хотя Г. Ф. Рыковский и О. М. Масловский [2] отмечают, что большинство из них уже давно не обнаруживаются.

Часть редких видов бриофитов, которые ранее указывались для флоры Беларуси, могли исчезнуть из-за большой антропогенной нагрузки на природный комплекс республики (осушительная мелиорация и сельскохозяйственное освоение земель, вырубка лесов, широкое использование минеральных удобрений и гербицидов при ведении сельского хозяйства и др.). К таким видам можно отнести *Pogonatum aloides*, *Encalypta ciliata*, *E. vulgaris*, *Aloina ambigua*, *A. rigida*, *Weissia brachycarpa*, *Dicranodontium asperulum*, *Dicranella subulata*, *Pohlia atropurpurea*, *Bryum cyclophyllum*, *B. longisetum*, *B. uliginosum*, *Bartramia pomiformis*, *Timmia megapolitana*, а также виды родов *Ulota*, *Ditrichum*, *Dicranoweissia* и др.

Вместе с тем для флоры Беларуси приводится 14 видов бриевых мхов [2] с учетом их распространения на соседних территориях, из которых 8 можно отнести к хвойным сообществам: *Pogonatum dentatum*, *Polytrichum pallidisetum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Buxbaumia viridis*, *Tortella fragilis*, *Fissidens dubius*, *F. rigidulus*, *Distichium capillaceum*.

Среди печеночников хвойных лесов Беларуси к редким и очень редким видам, которые, возможно, уже исчезли, относятся *Barbilophozia barbata*, *B. lycopodioides*, *Tritomaria exectiformis*, *T. quinquedentata*, *Scapania curta*, *S. paludicola*, *S. nemorosa*, *Frullania tamarisci* и некоторые другие.

Биоразнообразие бриофитов может охраняться на нескольких уровнях: популяционно-видовом, ценолитическом и пространственно-экосистемном – в системе экологических коридоров или восстанавливаемых природно-миграционных русел [16]. Сохранение биоразнообразия на популяционно-видовом уровне, на который ориентируют красные книги, не имеет долговременного значения. Для этого должно быть обеспечено беспрепятственное протекание микроэволюционно-миграционных процессов, создающих возможность для видов адаптироваться к непрерывным динамическим процессам. Обеспечение этого возможно только путем создания разветвленной, пространственно непрерывной системы охраняемых природных территорий [17]. Установление современного состояния биоразнообразия и его распределения в территориально-ценолитическом отношении – лишь отправная точка в решении проблемы охраны на долговременной основе. В отличие от флоры сосудистых растений, которая пополняется за счет значительного проникновения на территорию республики адвентивных видов, в составе бриофлоры таких видов пока не обнаружено [18], что приводит к одностороннему сокращению биоразнообразия мохообразных.

Заключение. Видовой состав бриокомпонента аборигенных хвойных лесов Беларуси в целом сравнительно богат (255 видов из 134 родов, 65 семейств, 21 порядка, 7 классов и 2 отделов) и составляет 57,3 % от бриофлоры Беларуси. Сосновые леса, несмотря на значительное превосходство по занимаемым площадям и широте спектров типов леса в сравнении с еловыми, практически не отличаются от последних по числу видов мохообразных (соответственно 207 и 208 видов), а также видовой представленности таксонов всех уровней. Это связано с тем, что сосновые леса значительно уступают еловым по степени устойчивости микроклимата и по трофности занимаемых ими эдафотопов, что обуславливает в сосняках большее разнообразие пионерных бриофитов, а также наличие видов, выносящих экстремальные условия среды, а в ельниках – повышенное разнообразие печеночников и некоторых других представителей мохообразных с большей требовательностью к уровню влажности среды и трофности субстрата. Относительно бриофлоры Беларуси в целом бриокомпонент хвойных лесов составляет 84,4 % от разнообразия семейств, а в ведущей десятке семейств отличается порядком их расположения: теряют свои позиции лидирующие во флоре Беларуси семейства Pottiaceae и Bryaceae, а их места занимают более ценолитически связанные Brachytheciaceae, Amblystegiaceae, Dicranaceae, что отражает их биотопическое разнообразие. Более высокая видовая насыщенность семейств мхов в лесах сосновой формации по сравнению с еловой отражает меньшую степень «сборности» бриокомпонента первых и свидетельствует о большем соответствии условиям произрастания представителей отдела мхов, нежели печеночников. Бриокомпонент хвойных лесов относительно беден болотными видами бриевых мхов и характеризуется повышенной долей сфагновых. Также особенностью исследуемого бриокомпонента является высокое положение в спектрах родов таких таксонов, как *Sphagnum*,

Bryum, *Dicranum*, *Plagiomnium*, *Brachythecium*, *Plagiothecium*, что характерно для переходных неморально-бореальных бриофлор. Таким образом, бриокомпонент аборигенных хвойных лесов Беларуси характеризуется сравнительно высоким таксономическим разнообразием, и его систематическая структура имеет ряд черт, общих для большинства бриофлор севера Голарктики. В составе бриокомпонента хвойных лесов выявлено 12 видов, подлежащих строгой охране, 5 – профилактической, а также 3 очень редких вида и 26 редких или слабо изученных в отношении их распространения. В составе бриофлоры, в отличие от флоры сосудистых растений, не отмечено адвентивных видов. В связи с этим на территории Беларуси в настоящее время происходит одностороннее сокращение бриоразнообразия, что указывает на специфику в вопросе сохранения мохообразных, для которых особенно важно воссоздание природно-миграционных экологических русел на обширной территории (панъевропейская система).

Список использованной литературы

1. Рыковский, Г. Ф. Флора Беларуси. Мохообразные: в 2 т. / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский; под ред. В. И. Парфенова. – Минск: Тэхналогія, 2004–2009. – Т. 1: Andreaeopsida–Bryopsida. – 2004. – 437 с.
2. Рыковский, Г. Ф. Флора Беларуси. Мохообразные: в 2 т. / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский; под ред. В. И. Парфенова. – Минск: Беларус. навука, 2004–2009. – Т. 2: Hepaticopsida – Sphagnopsida. – 2009. – 213 с.
3. Шабета, М. С. Структура бриокомпонента хвойных лесов Беларуси: таксономия, биоморфология, экология, география, созоология: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01, 03.02.08. / М. С. Шабета. – Минск, 2014. – 369 с.
4. Игнатов, М. С. Флора мхов средней части европейской России. Том 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae / М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова. – М.: КМК, 2003. – С. 1–608. (Arctoa том 11, приложение 1).
5. Игнатов, М. С. Флора мхов средней части европейской России. Том 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae / М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова. – М.: КМК, 2004. – С. 609–944. (Arctoa том 11, приложение 2).
6. Ignatov, M. S. Check-list of mosses of East Europe and North Asia / М. S. Ignatov, О. М. Afonina, Е. А. Ignatova // Arctoa. – 2006. – Vol. 15. – P. 1–130.
7. Потемкин, А. Д. Печеночники и антоцеротовые России / А. Д. Потемкин, Е. В. Софронова. – СПб.; Якутск: Бостон-спектр, 2009. – Т. 1. – 368 с.
8. Рыковский, Г. Ф. Происхождение и эволюция мохообразных / Г. Ф. Рыковский. – Минск: Беларус. навука, 2011. – 433 с.
9. Stebel, A. Mosses of the pieniny range (Polish Western Carpatians) / A. Stebel, R. Ochyra, G. Voncina. – Poznan: Sorus, 2010. – 214 p.
10. Красная книга Республики Беларусь. Растения: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / редкол.: И. М. Качановский [и др.]. – 4-е изд. – Минск: Беларус. энцыкл. імя П. Броўкі, 2015. – 448 с.
11. Szafnagel, K. Zapiski bryologiczne / K. Szafnagel. – Wilno, 1908. – S. 1–58.
12. Алексенко, М. А. Бриологическая флора Литовского Полесья / М. А. Алексенко // Тр. об-ва испыт. природы при Харьк. ун-те. – 1900. – Т. 34. – С. 91–136.
13. Алексенко, М. А. К бриологической флоре Литовского Полесья / М. А. Алексенко // Тр. об-ва испыт. природы при Харьк. ун-те. – 1901. – Т. 35. – С. 39–71, 234–266.
14. Алексенко, М. А. Материалы для бриологической флоры Черниговской и Могилевской губерний / М. А. Алексенко // Тр. об-ва испыт. природы при Харьк. ун-те. – 1898. – Т. 33. – С. 39–71.
15. Лазаренко, А. С. Определитель листовых мхов БССР / А. С. Лазаренко. – Минск: Изд-во АН БССР, 1951. – 399 с.
16. Парфёнаў, В. І. Тэарэтычныя прынцыпы арганізацыі сеткі ахоўваемых прыродных тэрыторый Беларусі / В. І. Парфёнаў, Г. Ф. Рыкоўскі, Г. У. Вынаеў // Вес. акад. навук БССР. Сер. біял. навук. – 1982. – № 6. – С. 6–13.
17. Рыковский, Г. Ф. Развитие системы охраняемых природных территорий в Республике Беларусь (современная трактовка) / Г. Ф. Рыковский, В. И. Парфенов // Ботаника (исследования): сб. науч. тр. Ин-та эксперим. ботаники НАН Беларуси. – Минск, 2008. – Вып. 35. – С. 86–98.
18. Рыковский, Г. Ф. Мхи-апофиты на старых бетонных сооружениях северо-запада Беларуси / Г. Ф. Рыковский, А. А. Сакович // Вес. НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2014. – № 1. – С. 45–50.

Поступила в редакцию 12.01.2016

УДК 582.572.42:635.92 (476)

Л. В. ЗАВАДСКАЯ

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЛКОКОРОНЧАТЫХ НАРЦИССОВ
(*NARCISSUS*) КОЛЛЕКЦИОННОГО ФОНДА ЦЕНТРАЛЬНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО САДА НАН БЕЛАРУСИ**

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь, e-mail: hbc@bas-net.by

По результатам интродукционного изучения определен адаптационный потенциал мелкокорончатых нарциссов коллекции ЦБС НАН Беларуси. Представлены данные комплексной оценки сортов этой группы, позволившие рекомендовать для использования в озеленительных посадках республики 17 оригинальных сортов, относительно устойчивых в местных условиях к абиотическим и биотическим факторам внешней среды.

Ключевые слова: коллекция, мелкокорончатые нарциссы, сорта, доли околоцветника, коронка, сортооценка, декоративность, хозяйственно-биологические признаки, озеленение.

L. V. ZAVADSKAYA

**BIOLOGICAL CHARACTERISTICS SHORT-CUPPED DAFFODILS OF NARCISSUS OF THE COLLECTION
FUND OF THE CENTRAL BOTANICAL GARDEN OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS**

Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus, e-mail: hbc@bas-net.by

The introduction resistance of the short-cupped daffodils from the collection of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus in the midland conditions of the republic has been studied. The article presents data on the integral assessment of the varieties according to the combination of ornamental and economic-biological features. The results of assessment have made it possible to recommend 17 original varieties resistant to abiotic and biotic environmental stresses for the use in landscape gardening in the republic.

Keywords: collection, short-cupped daffodils, cultivars, perianth segments, paracorolla, evaluation grade, ornamental, economic-biological features, planting.

Введение. Нарциссы – многолетние луковичные растения, относящиеся к роду нарцисс (*Narcissus* L.) семейства амариллисовые (Amaryllidaceae Jaume). Род насчитывает около 60 видов, встречающихся преимущественно на юге Западной Европы, центр видового разнообразия – Испания и Португалия. Здесь на каменистых склонах гор, субальпийских лугах и в долинах встречается большая часть видов рода. Первые садовые формы, появившиеся в середине XIX в., вызвали повышенный интерес к этой культуре. Современные сорта нарциссов – сложные многоступенчатые гибриды, объединенные под общим названием *N. × hybrids hort.* [1], многие из которых – полиплоиды с крупными цветками [2]. Морфологическое строение цветков нарциссов весьма разнообразно. По этому признаку сорта Международного реестра, которых более 30 тыс., разделены на 12 садовых групп. Группа под номером 3, так называемые мелкокорончатые нарциссы, созданные в результате обратных скрещиваний крупнокорончатых нарциссов с *N. poeticus*, объединяет 13 % зарегистрированных сортов. Коронки цветков этих нарциссов не превышают трети длины долей околоцветника (отгиба). В зависимости от окраски отгибов и коронок сорта группы разделены на три подгруппы – 3а (отгиб желтый, коронка желтая, оранжевая или красная), 3б (отгиб белый, коронка желтая, оранжевая, красная или розовая) и 3с (отгиб и коронка белые).

Мелкокорончатые нарциссы достаточно рослые растения с одним цветком среднего размера, отличаются неприхотливостью к условиям произрастания. Цветут несколько позже сортов

других садовых групп, продлевая тем самым период цветения нарциссов. За рубежом их широко используют в разных типах зеленых насаждений, выращивают на срез и выгоняют в зимний период.

Центральный ботанический сад НАН Беларуси занимается интродукцией нарциссов с 1955 г. В коллекционный фонд привлекались сорта, отражающие морфологическое разнообразие культуры.

Цель данной работы – изучение биологических особенностей мелкокорончатых нарциссов в условиях Центральной агроклиматической зоны Беларуси и оценка возможности их использования в зеленом строительстве республики.

Объекты и методы исследования. Исследования проводили в лаборатории интродукции и селекции орнаментальных растений ЦБС НАН Беларуси в 2010–2015 гг. Объектом изучения служила коллекция мелкокорончатых нарциссов, насчитывающая 45 сортов иностранного происхождения. Нарциссы выращивали в грядах, подготовленных в соответствии с требованиями культуры. В период вегетации растения подкармливали полным комплексом минеральных удобрений в оптимальные для нарциссов сроки [3]. Фенологические наблюдения за их ростом и развитием проводили по методике И. Н. Бейдемана [4]. В период массового цветения оценивали декоративные качества и биометрические параметры нарциссов (высота цветоноса, размер цветка и его коронки) [5].

Результаты и их обсуждение. Наблюдения за ростом и развитием мелкокорончатых нарциссов в течение ряда лет показали, что их выращивание в Беларуси может быть вполне успешным. Сроки наступления фенологических фаз и их продолжительность у мелкокорончатых нарциссов, как и у нарциссов других садовых групп, могут колебаться, что обусловлено погодными условиями.

Как правило, большинство сортов трогаются в рост в конце марта – первой декаде апреля (с 22–29 марта по 1–10 апреля). Бывают годы, когда растения начинают расти под снегом. Отрастание небольшой группы сортов (*Blarney*, *Enniskillen*, *Hamzaly*, *Limerick*, *Mistic*) отмечено в период с 12 по 26 апреля. Стабильно поздно (с 20–28 апреля) отрастают сорта *Shepherd* и *Fairy Tale*. Спустя 16–25 дней мелкокорончатые нарциссы начинают бутонизировать. При благоприятных погодных условиях развитие бутонов до стадии окрашивания проходит за 5–14 дней. Спустя 3–5 дней приобретшие окраску бутоны раскрываются. В годы с ранней весной мелкокорончатые нарциссы зацветают с 1 по 10 мая, а в годы с поздней весной – с 11 по 19 мая. Анализ фенологической фазы «начало цветения» позволил выделить среди этой группы нарциссов ранние, средние и поздние сорта. К ранним отнесены сорта *Amor*, *Apricot Distinction*, *Aflame*, *Brilliancy*, *Barret Browning*, *Edward Buxton*, *La Riante*, *Pomona*, *White Lady* и др., зацветающие в первой декаде мая. В первую половину второй декады мая (11–14 мая) зацветают мелкокорончатые нарциссы среднего срока цветения (*Bithynia*, *Blarney*, *Capparoe*, *Chungking*, *Chinese White*, *Enniskillen*, *Hamzaly*, *Queen of Narcissi*, *Flaming Jewel*, *Sunrise*, *Verger* и др.). Вторая половина второй декады мая (15–19 мая) – время роспуска цветков у поздних мелкокорончатых нарциссов (*Arguros*, *Fairy Tale*, *Limerick*, *Lancaster*, *Mystic Shepherd*).

Обилие цветения зависит от индивидуальных особенностей сортов. При трехлетнем беспередачном выращивании этот показатель колеблется от 3,5 до 12 цветков на гнездо. Наиболее урожайны сорта *Polar Ice*, *Seagull*, *Evangeline*, *Cardinal*, *Queen of Narcissi*, *Brilliancy*, *Edward Buxton*, *Verger*.

Все сорта, имея прочный и достаточно высокий цветонос (25–35 см) уже на стадии окрашенного бутона, пригодны для срезки. Цветы, снятые в этот период, при комнатной температуре сохраняют декоративность в букете в течение 5–7 дней. Цветоносы нарциссов, растущих в грунте, все время удлиняются за счет вставочного роста. К концу цветения они подрастают минимум на 4–9 см, максимум на 12–18 см. У сортов *Amor*, *Bithynia*, *Fairy Queen*, *La Riante*, *Margaret Mitchell*, *Pomona*, *Shantallow* и др. длина цветоносов достигает 40 см. У сортов *Aflame*, *Apricot Distinction*, *Arguros*, *Blarney*, *Matapan*, *Mystic*, *Red Beacon*, *Sunrise* и др. – 46 см. С полуметровыми цветоносами заканчивают цветение сорта *Evangeline*, *Queen of Narcissi*, *Seagull*.

Размеры цветков мелкокорончатых нарциссов, в зависимости от сортовой принадлежности, варьируются от 6–7 до 10,5–11,5 см. Самые мелкие цветки (не более 6–6,5 см в диаметре) у сорта *Star*, 7–7,5 см у сортов *Brilliancy*, *Edward Buxton*, *Fairy Queen*, *Fairy Tale*, *La Riante*, *Polar Ice*, *Sunrise*, *Verger*, *White Lady*. У большой группы сортов (*Apricot Distinction*, *Barret Browning*, *Bitynia*, *Capparoe*, *Chinese White*, *Changking*, *Enniskillen*, *Hamzali*, *Shantallow*, *Limerick*, *Matapan*, *Mystic*, *Margaret Mitchell*, *Verona*, *Queen of Narcissi*, *Pomona*, *Red Beacon*, *Sheperd*) размер цветков достигает 8–8,5 см. Около 9,5–10 см цветки у сортов *Aflame*, *Arguros*, *Blarney*, *Lancaster*. Самые крупные цветки (до 11,5 см) отмечены у сорта *Amor*.

При оценке цветовых сочетаний мелкокорончатых нарциссов установлено, что 8 сортов относятся к подгруппе 3а. Среди них *Brilliancy*, *Edward Buxton*, *Star* со светло-желтыми долями околоцветников и оранжевыми коронками, а также сорта *Birma*, *Chungking*, *Lady Kesteven* с серно-желтыми долями околоцветников и оранжево-красными коронками. Особое положение в этой подгруппе занимают сорта *Apricot Distinction* и *Altruist*. У них апельсиновые доли околоцветников и темно-красные плоские коронки. Под влиянием солнечных лучей апельсиновая окраска очень быстро приобретает грязно-кремовый оттенок, что заметно снижает декоративный эффект.

Подгруппа 3б объединяет 28 сортов с белыми долями околоцветников и коронками кремового, желтого, оранжевого, красного цветов с каемками или без них. Форма коронок у нарциссов этой подгруппы весьма разнообразна: чашевидная, цилиндрическая, блюдцевидная, плоская. Наиболее эффектны мелкокорончатые нарциссы с красными и оранжевыми коронками: *Aflame*, *Barret Browning*, *Blarney*, *Capparoe*, *Enniskillen*, *Flaming Jewel*, *Limerick*, *Matapan*, *Sunrise*, *Verger*. Декоративны сорта с желтыми коронками, окаймленными оранжевой или красной полосками. Среди них *Amor*, *Fairy Tale*, *Hamzali*, *La Riante*, *Margaret Mitchell*, *Pomona*, *Queen of Narcissi*, *Red Beacon*, *Shepherd*, *Snow Princess*. По-своему оригинальны сорта *Mystic* и *Shantallow*. Их почти плоские кремовые коронки имеют изумрудно-зеленый центр и, соответственно, желтую и ярко-оранжевую каемки по краю коронок. Интересны сорта *Argurus* и *Lancaster*. У первого блюдцевидная коронка диаметром чуть больше 2 см, почти до основания рассеченная на гофрированные лопасти. Дно коронки зеленоватое, ее центральная часть оранжевая, ближе к периферии коронка становится желтоватой, по ее гладкому краю проходит узкая оранжевая каемка. У второго центральная часть коронки желтоватая, к краю приобретающая оранжевый оттенок. Из новых поступлений необычайно привлекателен сорт *Audubon* с чашевидной кремовой коронкой, окаймленной по лопастному краю розовой полоской. Три сорта этой подгруппы (*Cardinal*, *Evangeline*, *Seagull*) далеки от совершенства и содержатся в коллекции как исторические сорта, так как созданы в 1893–1908 гг.

Подгруппа 3с представлена 9 сортами с белыми долями околоцветников и коронок: *Bithynia*, *Carnmoon*, *Chinese White*, *Fairy Queen*, *Portrush*, *Polar Ice*, *Verona*, *Weiss Klaus*, *White Lady*. Доли их околоцветников отличаются по форме и текстуре. Коронки блюдцевидные или чашевидные, с рассеченными и гофрированными в той или иной степени краями. Диаметр коронок варьируется от 1,5 до 3,5 см, а их высота – от 1 до 1,7 см. Сорт *White Lady*, выведенный в 1898 г., также является историческим.

Репродукция мелкокорончатых нарциссов осуществляется только вегетативным путем. Нами установлено, что коэффициент размножения сортов, оцениваемый соотношением выкопанных луковиц к посаженным, разнится. Наряду с сортами, у которых он находится в пределах 7–8 ед. (*Apricot Distinction*, *Edward Buxton*, *Snow Princess*, *Brilliancy*), выявлены нарциссы, репродуктивная способность которых на порядок выше и составляет 15–20 ед. (*Barret Browning*, *Evangeline*, *Seagull*, *Verger*, *White Lady*). Как видим, репродуктивная способность мелкокорончатых нарциссов зависит при прочих равных условиях от сортовых особенностей и не имеет четко выраженного различия по подгруппам.

Мелкокорончатые нарциссы относительно устойчивы к вредителям и болезням. Опасность для них, как и для других нарциссов, представляют нарциссная муха и луковая журчалка. Встречается также фузариозная гниль луковиц, вызываемая грибами из рода *Fusarium*, ведущая к гибели растений, а также вирусная мозаика различной природы. У пораженных вирусом рас-

тений наблюдается угнетение роста и штриховатость листьев. Наименее устойчивы к вирусам сорта *Arguros*, *Apricot Distinction*, *Chinese White*, *Hamzali*, *Mystic*, *Shantallow*.

Первичная оценка мелкокорончатых нарциссов по 5-балльной шкале выявила высокую степень их декоративности, поскольку оценочный балл не опускался ниже 4, лишь исторические сорта и сорта, сильно поражаемые вирусом, были исключены из плана дальнейшего изучения.

Таким образом, из числа изученных мелкокорончатых нарциссов выделено 36 перспективных для дальнейшего изучения сортов. С целью отбора сортов, пригодных для использования в промышленном цветоводстве, проведена комплексная оценка декоративных и хозяйственно-биологических признаков перспективных сортов по 150-балльной шкале. Декоративность сортов оценивали суммарно по 100-балльной шкале по 9 признакам: окраске, размеру, форме, жароустойчивости цветка, качеству цветоноса, оригинальности и выравненности растений. В зависимости от значимости признака максимальная его оценка составляла от 5 до 15 баллов. Результаты суммарной оценки признаков декоративности представлены в таблице. Как видим, суммарная оценка декоративности сортов колеблется от 75 до 95 баллов, при этом высокодекоративные сорта имеются в каждой из оцениваемых подгрупп.

Вторая составляющая комплексной оценки – оценка хозяйственно-биологических качеств сортов, которая имеет решающее значение при отборе растений для промышленного ассортимента. Оценка проводилась суммарно в пределах 50-балльной шкалы по 4 показателям: устойчивости к болезням и вредителям, продуктивности цветения, продолжительности цветения, репродуктивной способности. В зависимости от значимости признака максимальная оценка составляла 10–15 баллов. Как показали результаты суммарной оценки хозяйственно-биологических качеств изученных сортов, представленные в таблице, они варьируются от 25 до 40 баллов.

Комплексная оценка мелкокорончатых нарциссов

Сорт	Оценка, балл		
	декоративных признаков (по 100-балльной шкале)	хозяйственно-биологических признаков (по 50-балльной шкале)	комплексная (по 150-балльной шкале)
Подгруппа 3а			
<i>Altruist</i>	95	40	135
<i>Brilliancy</i>	80	35	115
<i>Birma</i>	95	35	130
<i>Chungking</i>	90	30	120
<i>Edward Buxton</i>	85	40	125
<i>Lady Kesteven</i>	80	30	120
<i>Star</i>	70	25	95
Подгруппа 3б			
<i>Audubon</i>	95	35	130
<i>Aflame</i>	90	35	125
<i>Amor</i>	90	35	125
<i>Barret Browning</i>	85	40	125
<i>Blarney</i>	95	30	125
<i>Capparoe</i>	90	25	115
<i>Enniskillen</i>	95	30	125
<i>Flaming Jewel</i>	95	30	125
<i>Fairy Tale</i>	70	25	95
<i>La Riante</i>	80	30	110
<i>Limerick</i>	90	35	125
<i>Lancaster</i>	90	35	125
<i>Matapan</i>	95	30	125
<i>Margaret Mitchell</i>	85	25	110
<i>Pomona</i>	80	35	115
<i>Queen of Narcissi</i>	90	35	125
<i>Red Beacon</i>	85	30	115
<i>Shepherd</i>	80	30	110

Сорт	Оценка, балл		
	декоративных признаков (по 100-балльной шкале)	хозяйственно-биологических признаков (по 50-балльной шкале)	комплексная (по 150-балльной шкале)
Подгруппа 3b			
<i>Snow Princess</i>	90	35	125
<i>Sunrise</i>	70	30	100
<i>Verger</i>	75	35	110
Подгруппа 3c			
<i>Bithynia</i>	90	35	125
<i>Carnmoon</i>	85	40	125
<i>Fairy Queen</i>	70	30	100
<i>Portrush</i>	75	35	110
<i>Polar Ice</i>	70	25	95
<i>Verona</i>	80	35	115
<i>Weiss Klaus</i>	75	30	105
<i>White Lady</i>	75	30	105

Комплексная оценка декоративных и хозяйственно-биологических качеств мелкокорончатых нарциссов позволила выделить 17 лучших сортов (с суммарным баллом не ниже 125) разных цветовых окрасок и сроков цветения, достаточно устойчивых в местных условиях к неблагоприятным факторам внешней среды, болезням и вредителям, с высокой продуктивностью цветения и репродуктивной способностью. Среди них сорта *Birma* и *Edward Buxton* с желтыми долями околоцветников и оранжевыми коронками, сорт *Altruist* с апельсиновыми долями околоцветника и темно-красной коронкой. Следует отметить также сорта с белыми долями околоцветников и коронками разных цветовых вариаций. Так, у сорта *Audubon* она белая с розовой каймой. У сортов *Aflame*, *Barret Browning*, *Capparoe*, *Flaming Jewel*, *Limerick* – оранжево-красная, у сорта *Amor* – ярко-желтая с оранжевой каймой, у сорта *Blarney* – розовато-оранжевая, у сорта *Enniskillen* – ярко-желтая с оранжево-красной каймой, у сорта *Lancaster* – желто-оранжевая. У сортов *Matapan*, *Snow Princess* коронки ярко-желтые с ярко-красными краями. Коронка сорта *Queen of Narcissi* желто-зеленая, у сортов *Bithynia*, *Carnmoon* коронки белые.

Заключение. Таким образом, оценка декоративных и хозяйственно-биологических признаков мелкокорончатых нарциссов показала, что они декоративны, хорошо размножаются и достаточно устойчивы к вредителям и болезням. Профилактические меры защиты растений значительно снижают уровень вредоносных факторов, что позволяет использовать нарциссы как элемент цветочного оформления в разнообразных насаждениях.

Список использованной литературы

1. Чопик, В. И. Нарцисс / В. И. Чопик // Декоративные травянистые растения. – Л.: Наука, 1977. – Т. 1. – С. 106–111.
2. Матвеева, Т. С. Нарцисс / Т. С. Матвеева // Полиплоидные декоративные растения. – Л.: Наука, 1980. – С. 121–137.
3. Мантрова, Е. З. Подкормка нарциссов / Е. З. Мантрова // Особенности питания и удобрение растений декоративных культур. – М.: МГУ, 1973. – С. 61–68.
4. Бейдеман, И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / И. Н. Бейдеман. – Новосибирск: Наука, 1974. – 156 с.
5. Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур (декоративные растения). – М.: Колос, 1968. – Вып. 6. – 223 с.

Поступила в редакцию 03.03.2016

УДК 582.29[581.5+581.19](99)

Ю. Г. ГИГИНЯК¹, В. Е. МЯМИН¹, О. И. БОРОДИН¹, П. Н. БЕЛЫЙ², О. Л. КАНДЕЛИНСКАЯ³,
Е. Р. ГРИЩЕНКО³, К. Ю. РИПИНСКАЯ³, Е. А. ДАВЫДОВ⁴

ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ЛИХЕНОБИОТЫ АНТАРКТИДЫ

¹Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Беларусь,
e-mail: antarctida_2010@mail.ru, vladmiamin@mail.ru, zoology@biobel.by

²Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь, e-mail: pavel.bely@tut.by

³Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск, Беларусь,
e-mail: okandy@yandex.ru, helegreen@yandex.ru, kristina.ripinskaya@gmail.com

⁴Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия, e-mail: eadavydov@yandex.ru

Установлено, что функциональная активность эндогенных лектинов лишайников, произрастающих в экстремальных условиях Антарктиды, характеризуется видоспецифичностью, пластичностью и зависит от условий произрастания. Предполагается, что белки, в том числе эндогенные лектины таллома лишайников Антарктиды, вовлечены в механизмы адаптации к экстремальным воздействиям и изменяющимся условиям среды обитания.

Ключевые слова: лишайники, белки, лектины, адаптация.

Y. G. GIGINIAK¹, V. E. MIAMIN¹, O. I. BORODIN¹, P. N. BELY², O. L. KANDELINSKAYA³,
E. R. GRISCHENKO³, K. Y. RIPINSKAYA³, E. A. DAVYDOV⁴

ECOLOGICAL AND BIOCHEMICAL FEATURES OF ANTARCTICA LICHEN BIOTA REPRESENTATIVES

¹Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: antarctida_2010@mail.ru, vladmiamin@mail.ru, zoology@biobel.by

²Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus, e-mail: pavel.bely@tut.by

³V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: okandy@yandex.ru, helegreen@yandex.ru, kristina.ripinskaya@gmail.com

⁴Altai State University, Barnaul, Russia, e-mail: eadavydov@yandex.ru

It is found that endogenous lectin activity index of lichens growing in the extreme conditions of Antarctica is characterized by species specificity, flexibility and depends on the growing conditions. It is assumed that the endogenous lectins and other proteins of the Antarctica lichen thallus are involved in the mechanisms of adaptation to the extreme influences and changing habitat conditions.

Keywords: lichens, proteins, lectins, adaptation.

Введение. Лишайники представляют собой глубоко интегрированный симбиотический комплекс неродственных организмов – фототрофного циано- и/или фикобионта и гетеротрофного микосимбионта (грибов отдела аскомицетов, реже – базидиомицетов), что является необходимым условием их структурно-функциональной целостности и экологической пластичности [1]. Благодаря чувствительности к изменениям баланса природных циклов и высокому адаптивному потенциалу лишайники являются не только биоиндикаторами экологического состояния окружающей среды, но и способны осваивать местообитания и субстраты, недоступные для высших растений [2–5]. Кроме того, они являются источником уникальных физиологически активных веществ (лишайниковых кислот, полисахаридов, витаминов, минеральных веществ, фенольных соединений, белков, аминокислот), что определяет их фармакологическую, а для некоторых регионов – питательную и кормовую ценность [6–11].

В этой связи возрастает значимость не только ботанико-экологических исследований видового разнообразия лишенобиоты, вклада лишайников в формирование структуры и функционирование различных экосистем, но и понимания физиолого-биохимических механизмов, лежащих в основе их адаптации к действию экстремальных факторов и изменяющихся условий среды. Подобный комплексный подход является необходимой основой для разработки мероприятий по охране и рациональному использованию лишайников, в том числе в качестве биоиндикаторов экологического состояния биосферы.

Относительно малоизученным аспектом неспецифической устойчивости лишайников является возможность участия в этом процессе гликопротеинов семейства лектинов, способных к избирательному и обратимому связыванию гликолигандов благодаря наличию углеводсвязывающих сайтов и, как полагают, индуцибельному синтезу при действии биотических и абиотических факторов среды [12–17].

Значимость лектинов в физиологии лишайника определяется их участием в реализации процессов селективного узнавания и специфического взаимодействия партнеров симбиоза, в установлении и регулировании симбиотических взаимоотношений между ними, в образовании и развитии функционально активного таллома. Предполагается, что у цианолишайников лектины, локализованные на поверхности гиф микобионта, специфично связываются с углеводными детерминантами клеточных стенок компетентных цианобактерий при контакте [18–24]. У трехкомпонентных лишайников ведущую роль в этом процессе выполняют специфические АВР-белки (algal binding protein) микобионта, являющиеся компонентами его клеточных стенок, и лектины. Например, у трехкомпонентного лишайника *Peltigera aphthosa* в состав клеточных стенок молодых частей таллома (апикальная и медиальная зоны) помимо АВР-белков, участвующих в связывании фикобионта таллома – зеленой водоросли рода *Coccomyxa*, входят лектины, осуществляющие селективное узнавание цианобактерий рода *Nostoc*, формирующих поверхностные цефалодии [25].

Заслуживает внимания мнение, согласно которому показатель функциональной активности лектинов таллома лишайников отражает их физиологический статус [26]. Однако в литературе весьма фрагментарны сведения о метаболизме лектинов в лишайниках Антарктиды.

Цель работы – исследование варибельности показателей функциональной активности эндогенных лектинов и содержания белка у представителей лишенобиоты различных экологических групп, произрастающих в Антарктиде.

Объекты и методы исследований. Объектами исследования являлись виды, собранные на территории Антарктиды и относящиеся к следующим семействам: Пармелиевые – *Parmeliaceae* Zenker (*Pseudephebe minuscula* (Nyl. ex Arnold) Brodo & D. Hawksw., *Usnea aurantiacoatra* (Jatta) Krog & Swinscow, *U. sphacelata* R. Br.), Телосхистовые – *Teloschistaceae* Zahlbr. (*Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr.), Фисциевые – *Physciaceae* Zahlbr. (*Physcia caesia* (Hoffm.) Hampe ex Fűrnr.), Умбиликариевые – *Umbilicariaceae* Chevall. (*Umbilicaria africana* (Jatta) Krog & Swinscow, *U. aprina* Nyl., *U. decussata* (Vill.) Zahlbr.).

Сбор лишайников осуществляли на территории Западной Антарктиды в районе российской станции «Беллинсгаузен», а также на побережье Восточной Антарктиды в районе Земли Эндерби, где расположена российская сезонная полевая база «Молодежная», и в районе белорусской антарктической полевой базы «Гора Вечерняя».

Лишайники определяли стандартными методами световой микроскопии. Талломы лишайников изучали под бинокулярной лупой Zeiss Stemi 2000-C. Кроме того, исследовали микроскопические срезы талломов под микроскопом Zeiss Axiol Lab A1. Для камеральной обработки собранных образцов лишайников использовали определители и недавно опубликованные данные [27–29]. При определении видовой принадлежности образцов применяли следующие химические реактивы: 10 %-ный водный раствор гидроксида калия – КОН, насыщенный водный раствор гипохлорита кальция – CaCl_2O_2 , 10 %-ный спиртовой раствор парафенилендиамина – $\text{C}_6\text{H}_4(\text{NH}_2)_2$. Изучение состава лишайниковых веществ проводили методом тонкослойной хроматографии в системе растворителей С, описанной S. Huneck и I. Yoshimura [30], на пластинах Sorbifil ПТСХ-АФ-А

(Россия). Кроме того, использовали метод идентификации некоторых лишайниковых веществ, основанный на их способности флуоресцировать под воздействием ультрафиолетового излучения. Для этого применяли ртутно-кварцевые источники излучения с длиной волны 254 и 356 нм.

Подготовку экстрактов для оценки гемагглютинирующей активности эндогенных фитолектинов осуществляли посредством гомогенизации растительного сырья в 0,9 %-ном растворе NaCl в соотношении 1:6. Гомогенат перемешивали в течение суток, осадок отделяли путем фильтрования через капроновую ткань и центрифугирования в течение 15 мин при 5000 об/мин [31].

Идентификацию гемагглютинирующей активности лектинов осуществляли на иммунологических планшетах с U-образными лунками посредством микротитрования исследуемых белков с последующим добавлением в них 2,5 %-ной суспензии эритроцитов кролика. Реакцию проводили при комнатной температуре и результат (гемагглютинацию) регистрировали через 2 ч после начала титрования. Гемагглютинирующую активность лектинов выражали в величинах, обратных минимальной концентрации белка, при которой отмечали реакцию гемагглютинации (мкг белка/мл^{-1}) в пересчете на воздушно-сухую массу (в ЕД/мг белка) [12].

Концентрацию белка определяли по методу Bradford [32]. Показатель содержания белка в таломе выражали в мкг/г воздушно-сухой массы.

Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Excel и по Доспехову [33].

Результаты и их обсуждение. Первые сведения о лишайниках Земли Эндерби опубликованы в работах российских ученых-лихенологов Н. С. Голубковой, В. П. Савича, И. М. Симонова [34–37]. В начале 1990-х годов М. П. Андреевым проведены исследования лишайнобиоты Западной и Восточной Антарктиды [38–41]. Кроме того, лишайнобиоту Антарктиды интенсивно исследуют зарубежные ученые [42].

Во время антарктических экспедиций 2009–2015 гг. О. И. Бородиным, Ю. Г. Гигиняком и В. Е. Мяминым впервые проведен сбор лишайников на территории Восточной Антарктиды в окрестностях базы «Гора Вечерняя», расположенной на побережье моря Космонавтов. Белорусская база находится в 20 км восточнее сезонной полевой базы «Молодежная». Район исследования охватывал окрестности горы Вечерняя мыса Доступный, отроги сопки Рубин, а также возвышенности 55,1; 95,1; 128,9. Сбор материала проводили на высотах от 15 до 253 м над уровнем моря (рис. 1).

Исследованные виды лишайников Антарктиды произрастали на участках, свободных ото льда, не образовывали сплошного покрова и вместе со мхами формировали своеобразные лишайниково-моховые пустыни. Преимущественно это были скальные либо песчаные обнажения, открытые большую часть сезона (конец весны, лето и начало осени).



Рис. 1. Локалитеты лишайников, собранных на территории Восточной Антарктиды в районе базы «Гора Вечерняя»

По приуроченности к субстрату исследованные представители лишенофлоры относились к одной экологической группе эпилитных лишайников и характеризовались листоватой или кустистой жизненной формой (табл. 1).

Таблица 1. Краткая экологическая характеристика изученных представителей лишенобиоты Антарктиды

Название	Экологическая группа (по приуроченности к субстрату произрастания)	Жизненная форма	Местонахождение
Семейство Пармелиевые – <i>Parmeliaceae</i> Zenker			
<i>Pseudephebe minuscula</i> (Nyl. ex Arnold) Brodo & D. Hawksw.	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом кустистый	Восточная Антарктида, мыс Доступный
<i>Usnea aurantiacoatra</i> (Jacq.) Bory	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом кустистый	Западная Антарктида
<i>Usnea sphacelata</i> R. Br.	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом кустистый	Западная Антарктида
Семейство Фисциевые – <i>Physciaceae</i> Zahlbr.			
<i>Physcia caesia</i> (Hoffm.) Hampe ex Fűrnr.	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом листоватый	Восточная Антарктида
Семейство Телосхистовые – <i>Teloschistaceae</i> Zahlbr.			
<i>Xanthoria elegans</i> (Link) Th. Fr.	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом листоватый	Восточная Антарктида
Семейство Умбиликариевые – <i>Umbilicariaceae</i> Chevall.			
<i>Umbilicaria aprina</i> Nyl.	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом листоватый	Восточная Антарктида, мыс Доступный
<i>Umbilicaria africana</i> (Jatta) Krog & Swinscow	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом листоватый	Восточная Антарктида
<i>Umbilicaria decussata</i> (Vill.) Zahlbr.	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом листоватый	Восточная Антарктида

Анализ активности эндогенных лектинов и содержания белка в талломе отдельных представителей лишенобиоты Антарктиды позволил выявить значительную вариабельность данных показателей в зависимости от вида (табл. 2). Так, в исследуемых образцах показатель гемагглютинирующей активности лектинов варьировался от 1418,4 ЕД/мг белка (*Umbilicaria aprina*) до 33542,4 ЕД/мг белка (*Physcia caesia*). В среднем по активности лектинов анализируемые семейства можно было представить в следующей последовательности: *Physciaceae* > *Parmeliaceae* > *Teloschistaceae* > *Umbilicariaceae*.

Таблица 2. Активность эндогенных лектинов и содержание белка в талломе лишайников, собранных на территории Антарктиды

Название	Гемагглютинирующая активность лектинов, ЕД/мг белка	Содержание белка, мкг/г возд.-сух. массы
Семейство Пармелиевые – <i>Parmeliaceae</i> Zenker		
<i>Pseudephebe minuscula</i> (Nyl. ex Arnold) Brodo & D. Hawksw.	15238,0 ± 2177,0	394,0 ± 2,0
<i>Usnea aurantiacoatra</i> (Jacq.) Bory	2308,0 ± 20,3	130,0 ± 1,3
<i>Usnea sphacelata</i> R. Br.	2105,0 ± 10,3	75,2 ± 1,6
Семейство Телосхистовые – <i>Teloschistaceae</i> Zahlbr.		
<i>Xanthoria elegans</i> (Link) Th. Fr.	5962,7 ± 1147,5	966,2 ± 3,9
Семейство Фисциевые – <i>Physciaceae</i> Zahlbr.		
<i>Physcia caesia</i> (Hoffm.) Hampe ex Fűrnr.	33542,4 ± 6342,1	587,5 ± 13,6
Семейство Умбиликариевые – <i>Umbilicariaceae</i> Chevall.		
<i>Umbilicaria aprina</i> Nyl.	2475,4 ± 225,0	710,3 ± 17,3
<i>Umbilicaria africana</i> (Jatta) Krog & Swinscow	1418,4 ± 141,8	564,0 ± 9,8
<i>Umbilicaria decussata</i> (Vill.) Zahlbr.	1678,3 ± 323,0	571,3 ± 4,6

Наибольшее количество белка в талломе было отмечено у видов *Xanthoria elegans* и *Umbilicaria aprina*, наименьшее – у представителей рода *Usnea* и у семейства *Parmeliaceae*.

Следует отметить, что изменение условий произрастания лишайников оказывало влияние на активность эндогенных лектинов в талломе, что определило не только межвидовую вариабельность данного показателя, но и его флуктуации внутри вида (рис. 2).

Согласно приведенным на рис. 2 данным, показатель активности эндогенных лектинов в талломе лишайника *Umbilicaria aprina*, произраставших на твердом субстрате в районе озера Верхнее, был ниже, чем у образцов, собранных на субстрате мыса Доступный ($HCP_{0,05} = 1755,0$ ЕД/мг белка; разность (d) между показателями активности лектинов в указанных образцах была существенна при уровне значимости 5 %, т. е. $d > HCP_{0,05}$).

Для вида *Pseudephebe minuscula* наблюдался аналогичный эффект: показатель функциональной активности лектинов в талломе образцов, произраставших на твердом субстрате у озера Верхнее, составлял 9800 ± 1230 ЕД/мг белка, тогда как в образцах этого же вида, но произраставших на твердом субстрате мыса Доступный, – $15238,0 \pm 2177,0$ ЕД/мг белка.

Кроме того, при подобном изменении условий произрастания показатель содержания белка в талломе *Pseudephebe minuscula* несколько снижался: с $394,0 \pm 25,5$ мкг/г возд.-сух. массы (мыс Доступный) до $348,0 \pm 2,0$ мкг/г возд.-сух. массы (район озера Верхнее), тогда как у *Umbilicaria aprina*, напротив, имело место значительное увеличение данного показателя: от $710,3 \pm 17,3$ мкг/г возд.-сух. массы (мыс Доступный) до $2244 \pm 26,2$ мкг/г возд.-сух. массы (район озера Верхнее).

Таким образом, показатель функциональной активности эндогенных лектинов в талломе представителей лишайнобиоты различных видов и семейств, произрастающих в Антарктиде, характеризовался видоспецифичностью. Вместе с тем необходимо отметить и его пластичность в зависимости от конкретных условий среды обитания. Можно предположить, что лектины лишайников помимо участия в регуляции взаимодействия между фото- и микосимбиотом вовлечены в процессы адаптации к экстремальным условиям существования.

Известно, что в талломе лишайников при неблагоприятных воздействиях (техногенные нагрузки, высокие или низкие температуры, водный стресс, увеличение степени экстремальности экологических факторов и др.) наблюдаются значительные сдвиги системы антиоксидантной защиты, а также снижение интенсивности фотосинтеза и содержания полисахаридов, белков [45, 46].

Наблюдаемые в антарктических лишайниках колебания активности эндогенных лектинов и содержания белка в талломе, индуцированные изменениями условий произрастания, связаны, по-видимому, с адаптацией к экстремальным воздействиям в определенном интервале интенсивности климатических стресс-факторов, что должно способствовать повышению их адаптивного потенциала. Возможно, вид *Umbilicaria aprina*, обладающий листоватой жизненной формой, более устойчив к изменениям условий среды обитания по сравнению с кустистым *Pseudephebe minuscula*, что согласуется с мнением о том, что наиболее чувствительными к неблагоприятным воздействиям являются представители лишайнобиоты, обладающие кустистой жизненной формой,

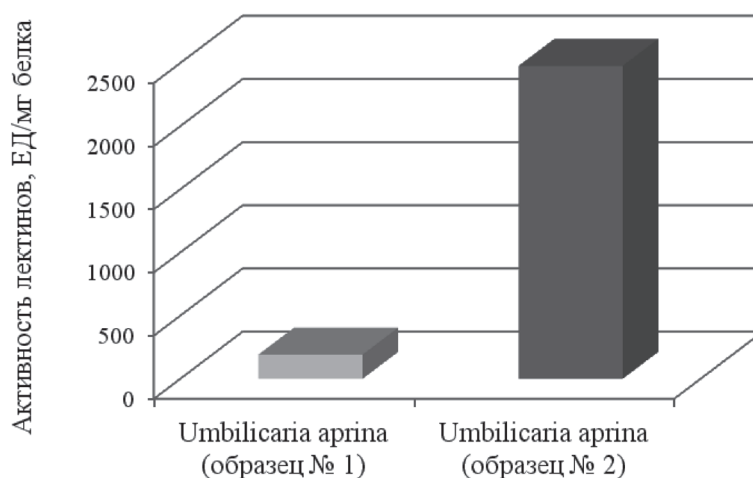


Рис. 2. Активность лектинов в образцах лишайника *Umbilicaria aprina* при изменении условий произрастания (образец № 1 собран в районе озера Верхнее, образец № 2 – в районе мыса Доступный)

тогда как листоватые и накипные лишайники считаются более устойчивыми [2, 45]. Неслучайно, по-видимому, среди обнаруженных жизненных форм представителей лишайнобиоты Антарктиды, согласно результатам инвентаризации собранного полевого материала, ведущая роль принадлежала накипным лишайникам (приблизительно 58 % общего числа видов), листоватым – 28 %, кустистым – 14 %.

Заключение. Установлено, что функциональная активность эндогенных лектинов лишайников, произрастающих в экстремальных условиях Антарктиды, характеризуется видоспецифичностью, пластичностью и зависит от условий произрастания. Предполагается, что белки, в том числе эндогенные лектины таллома лишайников Антарктиды, вовлечены в механизмы адаптации к экстремальным воздействиям и изменяющимся условиям среды обитания.

Авторы выражают глубокую признательность доценту В. В. Голубкову (Гродненский государственный университет им. Я. Купалы) и кандидату биологических наук А. П. Яцыне (Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси) за консультативную помощь.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта «Оценка перспектив использования возобновляемых живых ресурсов прибрежных экосистем Антарктики и воздействия на окружающую среду деятельности, связанной с организацией и функционированием белорусской антарктической базы» государственной программы «Мониторинг полярных районов Земли и обеспечение деятельности арктических и антарктических экспедиций на 2011–2015 годы» и гранта БРФФИ-СО РАН № Б15СО-053.

Список использованной литературы

1. Вайнштейн, Е. А. Лишайниковый симбиоз и физиолого-биохимическая регуляция взаимоотношений грибного и водорослевого компонентов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.24; 03.00.12 / Е. А. Вайнштейн; Бот. ин-т им. В. Л. Комарова АН СССР. – Ленинград, 1988. – 45 с.
2. Сони́на, А. В. Эпилитные лишайники в экосистемах северо-запада России: видовое разнообразие, экология: дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08 / А. В. Сони́на. – Петрозаводск, 2014. – 298 с.
3. Голубков, В. В. Лишайнобиота национального парка «Припятский» / В. В. Голубков. – Минск: Белорус. Дом печати, 2011. – 192 с.
4. Романова, Е. В. Лишайники – биоиндикаторы атмосферного загрязнения г. Кемерово / Е. В. Романова // Вестн. Томск. гос. ун-та. – 2012. – № 4. – С. 203–214.
5. Кузнецова, В. Ф. Эпифитные лишайники как индикаторы загрязнения атмосферного воздуха газообразными поллютантами, тяжелыми металлами и радионуклидами: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / В. Ф. Кузнецова; Нижегород. гос. ун-т им. Н. И. Лобачевского. – Нижний Новгород, 2004. – 24 с.
6. Степанова, А. В. Биологически активные вещества лишайников рода *Cladonia* / А. В. Степанова, В. В. Аньшакова // Argori. Сер. «Естественные и технические науки» [Электронный ресурс]. – 2015. – № 1. – Режим доступа: www.science-education.ru/pdf/2013/2/294.pdf. – Дата доступа: 31.08.2015.
7. Элементный состав лишайников рода *Cetraria* Ach. из различных регионов России / С. Э. Вершинина [и др.] // Химия раст. сырья. – 2009. – № 1. – С. 141–146.
8. Мейсу́рова, А. Ф. Анализ химического состава лишайников методом Фурье-ИК спектроскопии: возможности и перспективы использования / А. Ф. Мейсу́рова // Вестн. Тверск. гос. ун-та. Сер. «Биология и экология». – 2011. – Вып. 21, № 2. – С. 168–176.
9. Низкодозовые антибактериальные биопрепараты на основе лишайников рода *Cladonia* / В. В. Аньшакова [и др.] // Фунд. исслед. – 2012. – № 4. – С. 172–176.
10. Кравченко, О. Ю. Перспективы применения лишайников рода *Cetraria* в биотехнологии хлебобулочных изделий: автореф. дис. ... канд. техн. наук: 03.01.06 / О. Ю. Кравченко; Иркутск. гос. техн. ун-т. – Иркутск, 2010. – 20 с.
11. Будаева, С. Э. Практическое использование лишайников Бурятии / С. Э. Будаева, Б. Сангидорж // Вестн. Бурят. гос. ун-та. – 2010. – № 4. – С. 123–128.
12. Луцик, М. Д. Лектины / М. Д. Луцик, Е. Н. Панасюк, А. Д. Луцик. – Львов: Вища школа, 1981. – 155 с.
13. Шакирова, Ф. М. Современные представления о предполагаемых функциях лектинов растений / Ф. М. Шакирова, М. В. Безрукова // Журн. общ. биол. – 2007. – Т. 68, № 2. – С. 100–125.
14. Бабоша, А. В. Лектины и проблема распознавания фитопатогенов растением-хозяином / А. В. Бабоша // Журн. общ. биол. – 2008. – Т. 69, № 5. – С. 379–396.
15. Маменко, П. Н. Функции лектинов растений при абиотических и биотических стрессах / П. Н. Маменко // Физиол. раст. и генетика. – 2014. – Т. 46, № 2. – С. 95–107.
16. Бабоша, А. В. Индуцибельные лектины и устойчивость растений к патогенным организмам и абиотическим стрессам / А. В. Бабоша // Биохимия. – 2008. – Т. 73, № 7. – С. 1007–1022.

17. Шакирова, Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Ф. М. Шакирова. – Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.
18. Lichen physiology and cell biology / ed. by D. H. Brown. – Bristol: Avon, 1984. – 346 p.
19. Singh, R. S. Characteristics of lichen lectin and their role in symbiosis / R. S. Singh, A. R. Walia // *Symbiosis* [Electronic resource]. – 2014. – Mode of access: <http://link.springer.com/journal/13199>. – Date of access: 04.09.2015.
20. Petit, P. Phytolectins from the nitrogen-fixing lichen *Peltigera horizontalis*: the binding pattern of primary protein extract / P. Petit // *New Phytol.* – 1982. – N 91. – P. 705–710.
21. Petit, P. Purified phytolectin from the lichen *Peltigera canina* var. *canina* which binds to the phycobiont cell walls and its use as cytochemical marker *in situ* / P. Petit, R. Lallemand, D. Savoye // *New Phytol.* – 1983. – N 94. – P. 103–110.
22. A lichen lectin specifically binds to the alpha-1,4-polygalactoside moiety of urease located in the cell wall of homologous algae / M. Sacristan [et al.] // *Plant Signal. Behav.* – 2006. – N 1. – P. 23–27.
23. The recognition pattern of green algae by lichenized fungi can be extended to lichens containing a cyanobacterium as photobiont / M. Sacristan [et al.] // *Commun. Curr. Res. and Educat. Topics and Trends in Appl. Microbiol.* – 2007. – P. 213–219.
24. Fungal lectin of *Peltigera canina* induces chemotropism of compatible *Nostoc* cells by constriction-relaxation pulses of cyanobiont cytoskeleton / E. M. Diaz [et al.] // *Plant Signal. Behav.* – 2011. – Vol. 6, N 10. – P. 1525–1536.
25. Воробьев, Д. В. Ионнообменные группы и белки клеточных стенок таллома лишайника *Peltigera aphthosa* (L.) Willd: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.24; 03.00.12 / Д. В. Воробьев; Моск. гос. ун-т им. М. В. Ломоносова. – М., 2009. – 21 с.
26. Феоктистов, А. С. Распределение лектинов в талломе листоватых лишайников в связи с особенностями их морфофункциональной организации: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.12 / А. С. Феоктистов; Моск. гос. ун-т им. М. В. Ломоносова. – М., 2010. – 22 с.
27. Krzewicka, B. The lichen genus *Umbilicaria* from the neighbourhood of Admiralty Bay (King George Island, maritime Antarctic), with a proposed new key to all Antarctic taxa / B. Krzewicka, J. Smykla // *Polar Biol.* – 2004. – Vol. 28. – P. 15–25.
28. Phylogenetic and morphological analysis of Antarctic lichen-forming *Usnea* species in the group *Neuropogon* / F. A. Seymour [et al.] // *Antarctic Sci.* – 2007. – N 19 (1). – P. 1–12.
29. The lichens of Great Britain and Ireland / C. W. Smith [et al.]. – London: Brit. lichen soc., 2009. – 1046 p.
30. Huneck, S. Identification of lichen substances / S. Huneck, I. Yoshimura. – Berlin, 1996.
31. Sattsangi, P. P. Acetone precipitation – an improved procedure for the isolation of soybean agglutinin / P. P. Sattsangi, S. Sattsangi // *Prep. Biochem.* – 1984/1985. – Vol. 14, N 5. – P. 471–483.
32. Bradford, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding / M. M. Bradford // *Anal. Biochem.* – 1976. – Vol. 72. – P. 248–254.
33. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – М.: Колос, 1979. – 416 с.
34. Голубкова, Н. С. Новый арктический лишайник / Н. С. Голубкова, В. П. Савич // *Новости систематики низших растений.* – 1965. – Т. 2. – С. 169–172.
35. Голубкова, Н. С. Два новых вида лишайников из Антактиды / Н. С. Голубкова, В. П. Савич // *Новости систематики низших растений.* – 1967. – Т. 4. – С. 281–285.
36. Голубкова, Н. С. Лишайники западной части Земли Эндерби / Н. С. Голубкова, В. П. Савич, И. М. Симонов // *Тр. Сов. антаркт. экспедиции.* – 1968. – Т. 38. – С. 247–253.
37. Голубкова, Н. С. Виды семейства *Usneaceae* в Восточной Антарктиде / Н. С. Голубкова, В. П. Савич // *Новости систематики низших растений.* – 1969. – Т. 6. – С. 211–220.
38. Андреев, М. П. Флора лишайников острова Кинг-Джордж (Антарктика) / М. П. Андреев // *Новости систематики низших растений.* – 1988. – Т. 25. – С. 118–124.
39. Андреев, М. П. Лишайники окрестностей станции Беллинсгаузен / М. П. Андреев // *Информ. бюл. сов. антаркт. экспедиции.* – 1989. – № 111. – С. 110–114.
40. Андреев, М. П. Лишайники приморских оазисов Восточной Антарктиды / М. П. Андреев // *Новости систематики низших растений.* – 1990. – Т. 27. – С. 93–95.
41. Андреев, М. П. Лишайники оазиса Бангера (Восточная Антарктида) / М. П. Андреев // *Новости систематики низших растений.* – 1990. – Т. 27. – С. 85–93.
42. Особо охраняемый район Антарктики № 135 (Северо-восточная часть полуострова Бэйли, Берег Бадда, Земля Уилкса): пересмотренный План управления // База данных Договора об Антарктике [Электронный ресурс]. – 2013. – Режим доступа: http://www.ats.aq/devAS/info_measures_listitem.aspx?lang=r&id=531. – Дата доступа: 23.09.2015.
43. Соловьева, М. И. Эколого-биохимические особенности антиоксидантно-прооксидантных равновесий в слоевищах лишайников Якутии: теор. и прикл. аспекты: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / М. И. Соловьева; Якут. гос. ун-т им. М. К. Аммосова. – Якутск, 2008. – 23 с.
44. Домнина, Е. А. Физиолого-биохимические изменения у лишайников под влиянием атмосферного загрязнения в районе Кирово-Чепецкого химического комбината: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.12 / Е. А. Домнина. – СПб., 2005. – 131 с.
45. Малышева, Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга / Н. В. Малышева // *Тр. Санкт-Петерб. о-ва естествоиспытателей. Сер. 3.* – СПб.: Санкт-Петерб. ун-т, 2003. – Т. 79. – 100 с.

Поступила в редакцию 19.11.2015

УДК 581.143:579.64:631.811.98

Ж. Н. КАЛАЦКАЯ¹, О. В. МОЛЧАН², Н. А. ЛАМАН¹, Э. И. КОЛОМИЕЦ²,
М. А. БРАТАНОВА¹, Т. Л. НАСОНОВА², Т. В. ФРОЛОВА¹, В. В. МИНКОВА¹

ФИТОСТИМУЛИРУЮЩЕЕ ДЕЙСТВИЕ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ШТАММОВ *BACILLUS SUBTILIS* В ЗАВИСИМОСТИ ОТ КОМПОНЕНТНОГО СОСТАВА ПОЧВОГРУНТОВ

¹Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
Минск, Беларусь, e-mail: kalatskayaj@mail.ru

²Институт микробиологии НАН Беларуси, Минск, Беларусь, e-mail: olga.molchan@mail.ru

Установлены высокая приживаемость в почвогрунтах и ризосфере растений бактерий *Bacillus subtilis* штаммов М 9/6, 10/19 и 7МР, а также их способность эффективно подавлять развитие патогенов. Наиболее выраженная рострегулирующая активность обнаружена у *B. subtilis* М 9/6, при этом биомасса листьев салата листового увеличилась практически в 4,5 раза по сравнению с контролем (без применения удобрений). Добавление бентонита или глины в почвогрунт способствует увеличению продуктивности салата на 29,8 и 42,5 % соответственно в сравнении с такой у растений, выращиваемых на бактеризованном субстрате.

Ключевые слова: бактерии рода *Bacillus*, рострегулирующая и антагонистическая активность, органо-минеральные почвогрунты.

J. N. KALATSKAYA¹, O. V. MOLCHAN², N. A. LAMAN¹, E. I. KOLOMIETS²,
M. A. BRATANOVA¹, T. L. NASONOVA², T. V. FROLOVA¹, V. V. MINKOVA¹

PLANT GROWTH PROMOTING EFFECT OF INTRODUCED *BACILLUS SUBTILIS* STRAINS DEPENDING ON THE COMPOSITION OF THE GROWING MEDIA

¹V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: kalatskayaj@mail.ru

²Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus, e-mail: olga.molchan@mail.ru

It was detected *Bacillus subtilis* strains М 9/6, 10/19 and 7MR achieved high survival rates in peat-based substrates and the rhizosphere of plants and the ability to inhibit the development of pathogens. Growth promotion activity detected in *B. subtilis* М 9/6, biomass of lettuce leaf increased almost 4.5 times compared with the control (without fertilizers). The addition of bentonite or clay in bacterial peat-based growing media increases the productivity of lettuce, respectively, 29.8 and 42.5 % in comparison with the plants grown on such substrate.

Keywords: bacteria *Bacillus* genus, promote plant growth, antagonistic activity, organic-mineral growing media.

Введение. В последнее время все большее внимание исследователей привлекает проблема создания биопрепаратов широкого спектра действия, основу которых составляют стимулирующие рост растений бактерии (СРРБ или PGRP – *plant growth promoting rhizobacteria*) [1, 2]. Эффекты СРРБ связывают с улучшением питания растений, продукцией биологически активных веществ, снижением численности фитопатогенов, индукцией системной устойчивости растений к стрессовым факторам абиотической и биотической природы [2–11]. Особое внимание среди СРРБ заслуживают аэробные спорообразующие бактерии рода *Bacillus*, характеризующиеся мощным биосинтетическим потенциалом в сочетании с высокой экологической пластичностью, а также технологичностью в применении [12–14].

Большое значение экологически безопасные биопрепараты приобретают при выращивании растений, которые употребляются в пищу в сыром виде, например зеленных культур. Результаты обследований зеленных культур, выращиваемых в тепличных хозяйствах республики методом

проточной гидропоники, свидетельствуют о существенных потерях урожая из-за высокой вредности корневой гнили. Кроме того, представители родов *Fusarium*, *Alternaria* и грибоподобные организмы рода *Pythium*, которые являются доминирующими патогенами на корневой системе зеленных культур, могут образовывать и выделять в субстрат токсичные экзометаболиты [15].

В гидропонной технологии при выращивании зеленных культур в качестве корнеобитаемой среды используют органические субстраты на основе торфа [16], к которым, с физиологической точки зрения, предъявляют следующие требования: они должны обеспечивать дружность (одновременность) всходов, максимально быстрые темпы накопления вегетативной массы, способствовать получению высоких урожаев при коротком периоде вегетации и длительному хранению продукции на корню в фазе хозяйственной годности.

На наш взгляд, достижение максимальных уровней продуктивности зеленных культур может быть осуществлено при оптимизации состава и соотношения компонентов, физико-химических свойств субстрата и при интродукции высокоэффективных форм микроорганизмов с полифункциональными свойствами в корнеобитаемую среду. Интродуценты должны обладать способностью хорошо приживаться в почвогрунтах и проявлять фитозащитное и ростстимулирующее действие не только на ранних стадиях развития растений, но и на протяжении всего периода вегетации.

Цель настоящей работы – изучение приживаемости и динамики развития интродуцированных бактерий-антагонистов *B. subtilis* штаммов М 9/6, 10/19 и 7МР в ризосфере растений и особенностей роста и развития салата листового на биологически активных органо-минеральных субстратах, различающихся компонентным составом.

Объекты и методы исследования. Объектом исследования служил салат листовой (*Lactuca sativa var. crispa* L.) сортотипа Батавия, гибрид Афицион [17], предназначенный для малообъемной технологии, зимне-весеннего оборота. Период от всходов до технической спелости составляет 28 дней. Образует розетку листьев приподнятого типа диаметром 24–27 см, высотой 27 см [18].

В работе использованы выделенные штаммы М 9/6, 10/19 и 7МР спорообразующих бактерий *Bacillus subtilis*, проявляющие высокую антагонистическую активность к широкому спектру фитопатогенных грибов и бактерий. В качестве основных тест-объектов для оценки антагонистической активности исследуемых культур служили штаммы фитопатогенных грибов родов *Fusarium*, *Alternaria*, *Botrytis* и бактерий родов *Xanthomonas*, *Pseudomonas*, *Clavibacter*.

В работе использованы следующие среды:

натуральные: мясо-пептонный бульон, агаризованный мясо-пептонный бульон (плотные и полужидкие питательные среды приготавливали путем добавления к жидким 2,0 или 1,2 % агара микробиологического);

полусинтетические (г/л): 1) бульон Хоттингера – 50,0; глюкоза – 10,0; пептон – 5,0; NaCl – 5,0; агар-агар – 12,0–20,0; вода водопроводная – до 1 л; 2) меласса – 30,0; $K_2HPO_4 \cdot 3H_2O$ – 7,0; KH_2PO_4 – 3,0; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,1; $(NH_4)_2SO_4$ – 1,5; Na-цитрат – 0,5; вода дистиллированная – до 1 л.

Штаммы бактерий поддерживали на мясо-пептонном агаре (количество агар-агара – 1,2 %). Фитопатогенные грибы и бактерии поддерживали на агаризованном бульоне Хоттингера, количество агар-агара – 1,2 %.

Глубинное культивирование бактерий-антагонистов осуществляли в колбах Эрленмейера на питательной среде 2 при температуре 28–30 °С, используя шейкер роторного типа (200 об/мин).

Культуры фитопатогенных тест-объектов выращивали в колбах Эрленмейера на среде 1 при температуре 28–30 °С в течение 24 ч (бактерии) и 76 ч (грибы), используя качалку (200 об/мин).

Взаимодействие бактерий-антагонистов с фитопатогенными микроорганизмами исследовали с помощью метода лунок [19]. Результаты антагонистического действия учитывали после 18–24 ч инкубации при температуре 28–30 °С по диаметру зон задержки роста тест-культур. При определении титра клеток и спор бактерий применяли метод предельных разведений [20].

Состав почвогрунта включал смесь нейтрализованных торфов (верхового и переходного) и агроперлит в соотношении 2:1, в который вносили инокулят спорообразующих бактерий *Bacillus subtilis* в количестве 15 мл/л субстрата. Инокулят имел следующие показатели: титр КОЕ –

2,5·10⁹/мл, спор – 1,8·10⁹/мл, антагонистическая активность (по диаметру зон ингибирования роста фитопатогенных тест-объектов *Fusarium oxysporum* и *Pseudomonas syringae*) – 29,0–31,0 и 28,0–30,0 мм соответственно.

В бактеризованные торфосмеси добавляли бентонитовую глину (ГОСТ 28177-89) или глинистое сырье (ГОСТ 9169-75) в соотношении 1 г минерального сырья на 1 л почвогрунта.

Растения выращивали в наполненных субстратом пластиковых лотках. В каждый лоток высевали по 50 семян и помещали в термостат до появления всходов. Затем салат переносили в световые камеры с освещенностью 13–15 тыс. лк и ежедневно осуществляли полив.

Биометрические параметры растений, накопление сырой и сухой биомассы, содержание фотосинтетических пигментов по [21] определяли на 14-е и 28-е сутки вегетации.

Статистическую обработку данных производили общепринятыми методами [22, 23]. Для построения графиков использовали графический редактор для Windows XP. Планки погрешности на гистограмме отражают величину стандартной ошибки средней арифметической.

Результаты и их обсуждение. Эффективность действия бактерий-интродуцентов во многом определяется их способностью приживаться в ризосфере культурных растений. В связи с этим в модельных опытах нами изучена приживаемость и динамика развития бактерий-антагонистов *B. subtilis* штаммов М 9/6, 10/19 и 7МР в ризосфере растения и оценено влияние бактеризации на микробную систему «почва–антагонист–патоген».

Результаты исследований свидетельствуют о том, что все изучаемые бактерии характеризуются способностью колонизировать прикорневое пространство. Так, показано, что при инокуляции почвогрунта спорным материалом антагонистов в течение первых 7 сут титр всех исследуемых культур несколько снижается, однако в последующие 14 сут, по мере развития растений, он возрастает и к концу эксперимента составляет (3,3–4,2)·10⁸ клеток/г почвы, что на 22–31 % выше, чем количество исходно вносимых бактерий (рис. 1, а).

Несколько иная картина наблюдалась при инокуляции субстрата бактериями-антагонистами без последующей высадки в него растений (рис. 1, б). В течение первой недели инкубации, так же как и в опыте с растениями, наблюдался адаптационный период, во время которого отмечалось снижение титра инокулятов. Затем количество бактерий возрастало, однако не превышало уровня исходной концентрации.

В целом представленные на рис. 1 данные позволяют предположить, что эффективность колонизации прикорневой зоны изучаемыми бактериями-антагонистами зависит от их штаммовой принадлежности и наличия корневых экзометаболитов, что в значительной степени определяет дальнейшую интеграцию микроорганизмов с растением. Сравнительный анализ плотности популяции интродуцированных культур в условиях *in vitro* и *in vivo* показал, что численность этих бактерий длительное время поддерживается на достаточно высоком уровне.

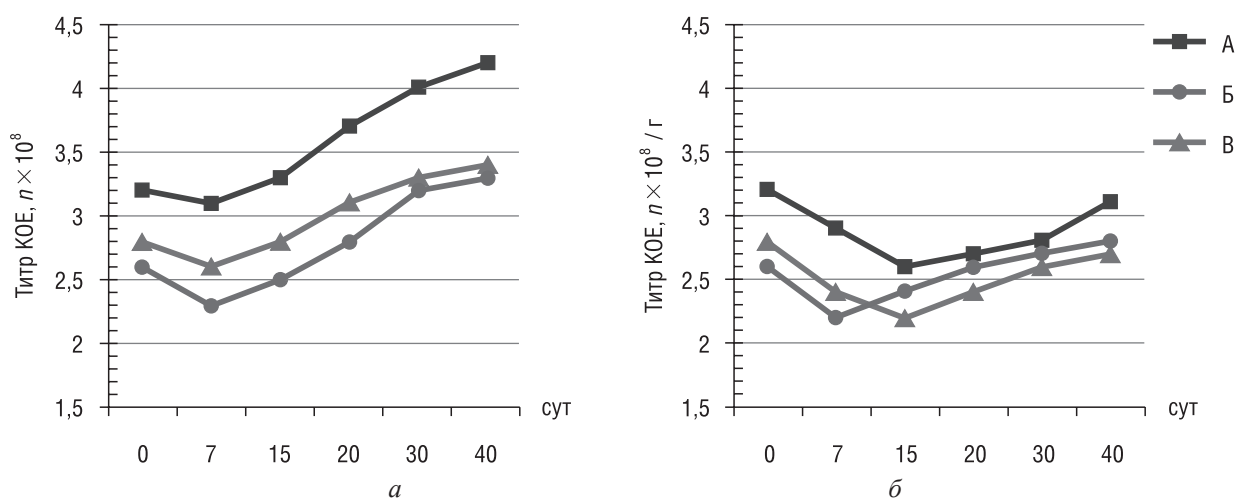


Рис. 1. Динамика численности интродуцируемых бактерий-антагонистов в опытах «почва–растение–антагонист» (а), «почва–антагонист» (б) в стерильных условиях (А – *B. subtilis* М 9/6, Б – *B. subtilis* 10/19, В – *B. subtilis* 7МР)

Изучение влияния *B. subtilis* штаммов М 9/6, 10/19 и 7МР на развитие популяций фитопатогенов показало, что все они обладают способностью ингибировать развитие фитопатогенных тест-объектов в почвенных условиях: в присутствии антагонистов происходит заметное снижение численности фитопатогенных грибов и бактерий. Так, численность фитопатогенного гриба *F. oxysporum* к концу эксперимента (30-е сутки) в зависимости от варианта составляет $(6,5-6,6) \cdot 10^2$ КОЕ/г почвогрунта, тогда как в контроле достигает уровня $2,2 \cdot 10^5$ КОЕ/г почвогрунта (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Влияние бактерий *B. subtilis* на динамику численности фитопатогена *Fusarium oxysporum* в почвогрунте

Сроки наблюдения, сутки	Динамика численности гриба <i>F. oxysporum</i> в почвогрунте			
	<i>B. subtilis</i> М 9/6	<i>B. subtilis</i> 10/19	<i>B. subtilis</i> 7МР	Контроль (без антагониста)
0-е	$5,2 \cdot 10^4$	$5,4 \cdot 10^4$	$5,6 \cdot 10^4$	$5,2 \cdot 10^4$
7-е	$1,7 \cdot 10^4$	$2,1 \cdot 10^4$	$3,7 \cdot 10^4$	$5,7 \cdot 10^4$
15-е	$8,6 \cdot 10^3$	$7,5 \cdot 10^3$	$6,6 \cdot 10^3$	$8,6 \cdot 10^4$
20-е	$3,6 \cdot 10^3$	$1,6 \cdot 10^3$	$2,4 \cdot 10^3$	$9,6 \cdot 10^4$
30-е	$6,5 \cdot 10^2$	$6,1 \cdot 10^2$	$6,6 \cdot 10^2$	$2,2 \cdot 10^5$

Титр фитопатогенных бактерий *Ps. syringae* в присутствии антагонистов не превышает $(3,4-4,1) \cdot 10^4$ КОЕ/г почвы, а в контрольном составляет $3,6 \cdot 10^7$ клеток/г почвы (табл. 2).

Т а б л и ц а 2. Влияние бактерий *B. subtilis* на динамику численности фитопатогена *Pseudomonas syringae* в почвогрунте

Сроки наблюдения, сутки	Динамика численности бактерий <i>Ps. syringae</i> в почвогрунте			
	<i>B. subtilis</i> М 9/6	<i>B. subtilis</i> 10/19	<i>B. subtilis</i> 7МР	Контроль (без антагониста)
0-е	$3,4 \cdot 10^6$	$3,8 \cdot 10^6$	$3,9 \cdot 10^6$	$3,7 \cdot 10^6$
7-е	$1,2 \cdot 10^6$	$8,1 \cdot 10^5$	$7,4 \cdot 10^5$	$6,1 \cdot 10^6$
15-е	$7,7 \cdot 10^5$	$2,5 \cdot 10^5$	$1,6 \cdot 10^5$	$3,4 \cdot 10^5$
20-е	$8,6 \cdot 10^4$	$7,6 \cdot 10^4$	$7,1 \cdot 10^4$	$6,8 \cdot 10^6$
30-е	$4,1 \cdot 10^4$	$3,6 \cdot 10^4$	$3,4 \cdot 10^4$	$3,6 \cdot 10^7$

Введение бактерий-антагонистов рода *Bacillus* в почвогрунты продемонстрировало их высокую приживаемость, а также способность оказывать регулирующее воздействие на состав почвенных микробоценозов путем подавления развития патогенных микроорганизмов.

В серии опытов исследовали влияние штаммов бактерий, инродуцированных в торфосмесь, не содержащую минеральных элементов питания, на особенности роста и развития растений салата листового. Анализ данных, полученных на 14-дневных растениях, показал, что все исследуемые бактериальные препараты стимулируют рост и развитие растений, увеличивая длину листьев и практически в 3 раза их биомассу (табл. 3).

Т а б л и ц а 3. Морфометрические показатели растений салата на торфосмеси (ТС), инокулированной биопрепаратами

Вариант опыта	Контроль (ТС)	ТС + <i>B. s.</i> М 9/6	ТС + <i>B. s.</i> 7МР	ТС + <i>B. s.</i> 10/19	НСР ₀₅
<i>14-е сутки вегетации</i>					
Общая биомасса растения, г	$0,07 \pm 0,007$	$0,21 \pm 0,024^*$	$0,20 \pm 0,019^*$	$0,20 \pm 0,018^*$	0,05
Длина листьев, см	$4,3 \pm 0,21$	$6,0 \pm 0,32^*$	$5,8 \pm 0,25^*$	$6,0 \pm 0,21^*$	0,7
Длина корней, см	$2,6 \pm 0,32$	$4,3 \pm 0,35^*$	$4,2 \pm 0,38^*$	$4,2 \pm 0,2^*$	0,8
<i>28-е сутки вегетации (техническая спелость)</i>					
Биомасса надземной части растения, г	$0,51 \pm 0,03$	$2,38 \pm 0,27^*$	$1,52 \pm 0,19^*$	$1,42 \pm 0,17^*$	0,50
Биомасса корней растения, г	$0,10 \pm 0,008$	$0,20 \pm 0,017^*$	$0,10 \pm 0,013$	$0,08 \pm 0,011$	0,03
Длина листьев, см	$8,4 \pm 0,17$	$14,5 \pm 0,25^*$	$12,6 \pm 0,47^*$	$13,3 \pm 0,70^*$	1,0
Количество полностью развернувшихся листьев на растении	$3,9 \pm 0,04$	$5,0 \pm 0,24$	$4,4 \pm 0,24$	$4,1 \pm 0,26$	

* Опытный вариант достоверно отличается от контрольного.

Бактерии-антагонисты способствовали активному развитию корневой системы растений: длина корней увеличивалась на 60–66 %, а их биомасса – в 2,6–2,8 раза. При этом индекс побег/корень составлял 1,4 и не отличался от такового в контрольном варианте.

Анализ морфологических параметров растений салата на 28-е сутки вегетации (техническая спелость, хозяйственная годность) показал более выраженное рострегулирующее действие отдельных штаммов бактерий *Bacillus subtilis*. Наиболее сильная ростстимулирующая активность отмечена в варианте с использованием культуральной жидкости бактерий *B. subtilis* М 9/6: длина листьев салата увеличилась на 69,5 %, а их биомасса – в 4,5 раза по сравнению с контролем (торфосмесь без минеральных удобрений).

Известно, что физико-химические характеристики и компонентный состав почвогрунтов оказывают большое влияние на формирование микробного ценоза. Очевидно, что при изменении этих характеристик могут создаваться как благоприятные, так и неблагоприятные условия для активной колонизации ризосферы и приживаемости бактерий и, как следствие, для проявления их эффективности как защитных агентов и стимуляторов роста растений. В ряде работ [24, 25] показана эффективность введения в субстраты тонкодисперсной минеральной компоненты – кембрийской глины или смеси кембрийской глины с сапропелем – для формирования органо-минеральных комплексов, которые создают более благоприятную среду для развития и функционирования корневой системы выращиваемых растений и сопутствующей микрофлоры. Нами исследовано влияние глинистых материалов, внесенных в почвогрунты, на ростстимулирующий эффект наиболее эффективного штамма М 9/6 *Bacillus subtilis*. В бактериализованные торфосмеси добавляли бентонитовую глину (ГОСТ 28177-89) или глинистое сырье (ГОСТ 9169-75). Включение глинистых материалов способствовало более активному росту листьев и увеличению биомассы растений, чем при их выращивании на торфосмеси (контроль) или на бактериализованном почвогрунте. Установлено, что растения, выращиваемые на почвогрунте, включающем глинистые компоненты и бактерии, достоверно превосходят по морфофизиологическим параметрам растения варианта «бактериализованная торфосмесь». Так, добавление бентонита или глины способствует формированию на стадии технической спелости салата с большей массой листьев (на 29,8 и 45,2 % соответственно), чем у растений, выращенных на бактериализованной торфосмеси без глинистого сырья (табл. 4).

Т а б л и ц а 4. Морфофизиологические показатели салата листового, выращенного на торфосмеси (ТС) с добавлением биопрепарата Биоактин и бентонита или глины

Вариант опыта	ТС	ТС + бентонит	ТС + глина	ТС + <i>B. s.</i> М 9/6	ТС + <i>B. s.</i> М 9/6 + бентонит	ТС + <i>B. s.</i> М 9/6 + глина	НСР ₀₅
<i>2,5-недельные проростки</i>							
Общая биомасса растения, г	0,29 ± 0,01	0,24 ± 0,01	0,24 ± 0,02	0,59 ± 0,06*	0,90 ± 0,10**	0,95 ± 0,09**	0,17
Биомасса розетки листьев, г	0,23 ± 0,01	0,19 ± 0,01	0,20 ± 0,01	0,53 ± 0,04*	0,77 ± 0,09**	0,83 ± 0,08**	0,15
Содержание сухого вещества в листьях, %	6,55 ± 0,11	6,25 ± 0,04	6,39 ± 0,06	4,68 ± 0,10	5,32 ± 0,32	4,68 ± 0,05	
Длина листьев, см	6,9 ± 0,10	6,7 ± 0,7	6,2 ± 0,25	9,2 ± 0,33*	9,0 ± 0,25*	10,1 ± 0,36*	0,7
Длина корней, см	4,9 ± 0,27	5,8 ± 0,27*	4,9 ± 0,17	4,6 ± 0,21	6,8 ± 0,50*	6,1 ± 0,38*	0,9
<i>4-недельные растения (техническая спелость)</i>							
Длина листьев, см	8,2 ± 0,18	8,4 ± 0,19	8,0 ± 0,15	13,9 ± 0,33*	13,9 ± 0,33*	14,9 ± 0,36**	0,7
Сырая биомасса листьев, г	0,51 ± 0,02	0,57 ± 0,02	0,47 ± 0,03	2,30 ± 0,28*	2,99 ± 0,27**	3,34 ± 0,29**	0,49
Сухая биомасса листьев, г	0,04 ± 0,02	0,04 ± 0,02	0,04 ± 0,02	0,11 ± 0,014*	0,13 ± 0,012*	0,18 ± 0,02**	0,02
Биомасса корней, г	0,05 ± 0,004	0,05 ± 0,004	0,06 ± 0,006	0,10 ± 0,015*	0,10 ± 0,015*	0,15 ± 0,024*	0,03
Количество полностью сформированных листьев на растении, шт.	4,0	4,5 ± 0,15	4,2 ± 0,11	5,9 ± 0,18	6,0	6,0	
Масса предпоследнего развернувшегося листа, г	0,13 ± 0,01	0,15 ± 0,01	0,13 ± 0,01	0,38 ± 0,04*	0,53 ± 0,07**	0,76 ± 0,09**	0,3
Площадь предпоследнего развернувшегося листа, см ²	9,2 ± 0,3	9,7 ± 0,5	9,0 ± 0,4	21,2 ± 1,64*	21,4 ± 2,3*	21,7 ± 3,1*	4,4

Вариант опыта	ТС	ТС + бентонит	ТС + глина	ТС + <i>B. s.</i> М 9/6	ТС + <i>B. s.</i> М 9/6 + бентонит	ТС + <i>B. s.</i> М 9/6 + глина	НСР ₀₅
<i>4-недельные растения (техническая спелость)</i>							
Масса последнего развернувшегося листа, г	0,16 ± 0,01	0,14 ± 0,01	0,14 ± 0,01	0,31 ± 0,03*	0,43 ± 0,05*	0,46 ± 0,09*	0,11
Площадь последнего развернувшегося листа, см ²	10,2 ± 0,33	8,4 ± 0,5	8,4 ± 0,7	15,4 ± 1,4*	19,5 ± 2,24*	17,0 ± 3,18*	4,5
Содержание фотосинтетических пигментов в листьях, мг/г сырой биомассы	0,63 ± 0,019	0,66 ± 0,017	0,76 ± 0,023	0,71 ± 0,032	0,75 ± 0,05	0,62 ± 0,044	
Содержание сухого вещества в листьях, %	8,17 ± 0,76	7,39 ± 0,83	8,67 ± 0,78	4,92 ± 0,15	4,35 ± 0,56	5,45 ± 0,36	

* Опытный вариант достоверно отличается от контрольного варианта.

** Опытный вариант достоверно отличается от варианта: торфосмесь + *Bacillus subtilis* М 9/6.

Содержание сухого вещества в листьях салата, выращенного на бактериализованных почвогрунтах, было значительно ниже, особенно у 4-недельных растений. Это связано с активным ростом листьев в исследуемых вариантах и, как следствие, с высокой оводненностью быстро растущих тканей. Однако общая сухая биомасса растений в этих вариантах была более чем в 2 раза выше, чем в контроле (табл. 4). Инокуляция почвогрунтов бактериями *Bacillus subtilis* М 9/6 способствовала также активному накоплению фотосинтетических пигментов. Их содержание в листьях салата, рассчитанное на сухую массу, в варианте с бактериализованной торфосмесью на 28-е сутки вегетации было в 2,4 раза больше, чем в контрольном варианте (рис. 2).

Таким образом, установлена высокая ростстимулирующая активность штамма спорообразующих бактерий *Bacillus subtilis* М 9/6 на рост растений салата листового и зависимость активности этих бактерий от компонентного состава почвогрунта. Отмечен положительный эффект введения в состав почвогрунта глинистых материалов.

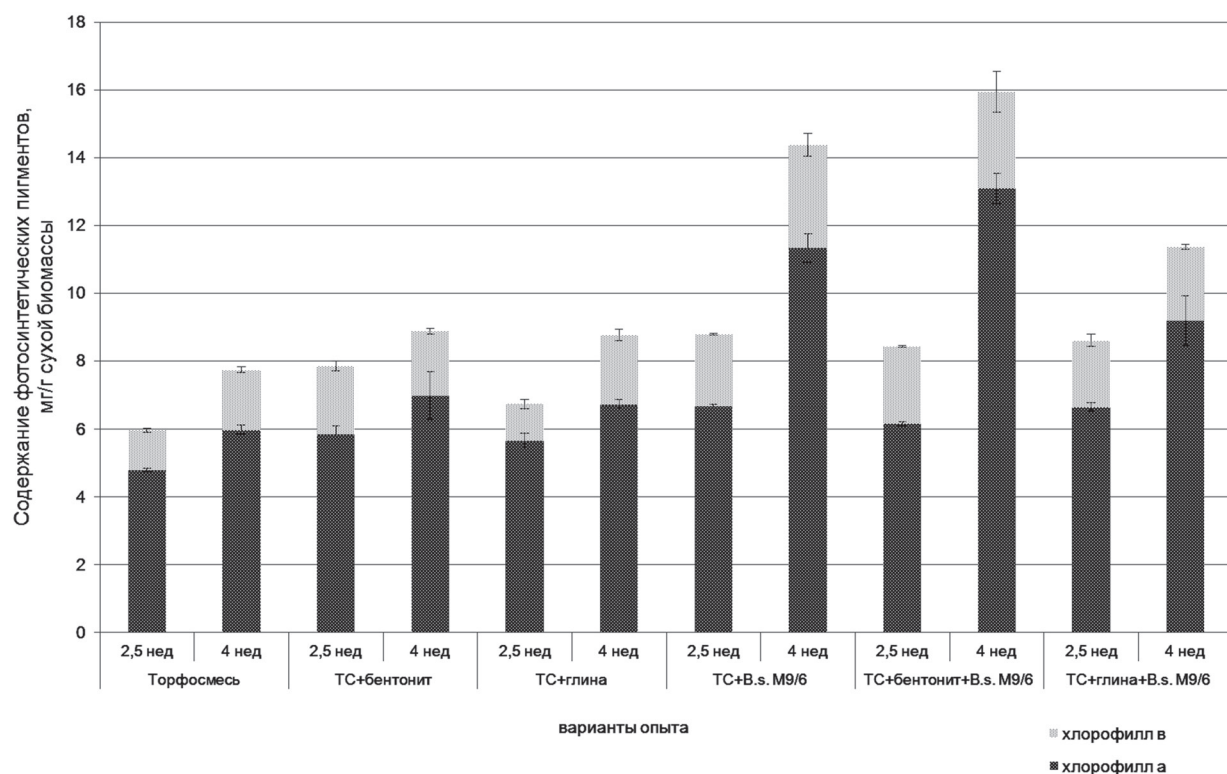


Рис. 2. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях салата, формирующихся на бактериализованном почвогрунте с глинистыми компонентами

Заключение. Проведенное комплексное исследование бактерий-антагонистов *Bacillus subtilis* штаммов М 9/6, 10/19 и 7МР в условиях *in vitro* и *in vivo* в качестве потенциальных интродуцентов почвогрунтов продемонстрировало их высокую приживаемость в субстратах и ризосфере растений, а также способность оказывать регулирующее действие на состав почвенных микробоценозов путем подавления развития патогенов. Под влиянием бактерий-антагонистов численность фитопатогенного гриба *F. oxysporum* к концу эксперимента (30-е сутки) в зависимости от варианта составляла $(6,5-6,6) \cdot 10^2$ КОЕ/г почвогрунта, тогда как в контроле достигала уровня $2,2 \cdot 10^5$ КОЕ/г почвогрунта. Титр фитопатогенных бактерий *Ps. syringae* в присутствии антагонистов не превышал $(3,4-4,1) \cdot 10^4$ КОЕ/г почвогрунта, а в контрольном составлял $3,6 \cdot 10^7$ клеток/г почвогрунта.

Анализ морфологических параметров растений салата на 28-е сутки вегетации (в фазе технической спелости) показал наиболее выраженную рострегулирующую активность у штамма спорообразующих бактерий *Bacillus subtilis* М 9/6, при этом длина листьев салата увеличилась на 69,5 %, а биомасса листьев – практически в 4,5 раза по сравнению с контролем (без применения удобрений).

Установлена зависимость активности интродуцированных бактерий от компонентного состава торфосмеси. Добавление бентонита или глины в бактеризованную торфосмесь способствует увеличению продуктивности растений салата на 29,8 и 42,5 % соответственно в сравнении с таковой у растений, выращиваемых на бактеризованной торфосмеси.

Список использованной литературы

1. Моргун, В. В. Ростстимулирующие ризобактерии и их практическое применение / В. В. Моргун, С. Я. Коць, Е. В. Кириченко // Физиол. и биохим. культур. раст. – 2012. – Т. 41, № 3. – С. 187–207.
2. Стимулирующие рост растений бактерии в регуляции устойчивости растений к стрессовым факторам / И. В. Максимов [и др.] // Физиол. раст. – 2015. – Т. 62, № 6. – С. 763–775.
3. Kloepper, J. W. Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus spp.* / J. W. Kloepper, C. M. Ryu, S. A. Zhang // Phytopathology. – 2004. – N 94. – P. 1259–1266.
4. Биохимические критерии оценки агрономически значимых свойств бацилл, используемых при создании микробиологических препаратов / В. К. Чеботарь [и др.] // Сельскохозяйств. биол. – 2011. – № 3. – С. 119–122.
5. Maksimov, I. V. Plant growth promoting rhizobacteria as alternative to chemical crop protectors from pathogens (review) / I. V. Maksimov, R. R. Abizgildina, L. I. Pusenkova // Appl. Biochem. Microbiol. – 2011. – N 47. – P. 333–345.
6. Lugtenberg, B. Plant-growth-promoting rhizobacteria / B. Lugtenberg, F. Kamilova // Annu. Rev. Microbiol. – 2009. – N 63. – P. 541–555.
7. Communities of P-solubilizing bacteria, fungi and arbuscular mycorrhizal fungi in grasspasture and secondary forest of Paraty / E. L. Souchie [et al.] // An. Acad. Bras. Cienc. – 2006. – Vol. 78, N 1. – P. 183–193.
8. Van Wees, S. C. M. Plant immune responses triggered by beneficial microbes / S. C. M. Van Wees, S. Van der Ent, C. M. J. Pieterse // Curr. Opin. Plant Biol. – 2008. – N 11. – P. 443–448.
9. Кудоярова, Г. П. Образование фитогормонов почвенными и ризосферными бактериями как фактор стимуляции роста растений / Г. П. Кудоярова, И. К. Курдиш, А. И. Мелентьев // Изв. Уфим. науч. центра РАН. – 2011. – № 3. – С. 5–15.
10. Взаимодействие ризосферных бактерий с растениями и факторы эффективности ассоциативных симбиозов / А. И. Шапошников [и др.] // Сельскохозяйств. биол. – 2011. – № 3. – С. 16–22.
11. Conrath, U. Priming of induced plant defense responses / U. Conrath // Advanced in Bot. Res. – 2009. – Vol. 51. – С. 362–384.
12. Фитостимулирующая, антагонистическая активность и биологическая эффективность штамма *Bacillus subtilis* IBM В-7243 / И. В. Драгозов [и др.] // Микробиология и биотехнология. – 2014. – № 4. – С. 77–87.
13. Синтез внеклеточных фитогормонов штаммами *Bacillus*, выделенных из различных природных источников / И. В. Драгозов [и др.] // Микробиол. журн. – 2013. – Т. 75, № 3. – С. 41–46.
14. Мелентьев, А. И. Аэробные спорообразующие бактерии *Bacillus Cohn* в агроэкосистемах / А. И. Мелентьев; Рос. акад. наук, Уфим. науч. центр, Ин-т биологии. – М.: Наука, 2007. – 147 с.
15. Юзефович, Е. К. Патогенность микромицетов, доминирующих на корневой системе зеленных культур, выращиваемых способом проточной гидропоники в Беларуси / Е. К. Юзефович, С. Ф. Буга // Защита растений: сб. науч. тр. / РУП «Институт защиты растений»; гл. ред. Л. И. Трепашко. – Несвиж: Несвиж. укрупн. тип., 2014. – Вып. 38. – С. 143–153.
16. Агротехнологические рекомендации по выращиванию зеленных культур методом гидропонной технологии / материалы подготовили О. В. Антипова, А. А. Сибиряков // Гавриш. – 2003. – № 3. – С. 4–12.
17. Немного о культуре салата [Электронный ресурс] // Теплицы.ру – промышленные теплицы, тепличные технологии. – Режим доступа: www.greenhouses.ru/kultura-salata. – Дата доступа: 15.03.2014.

18. Овощные, салат листовой [Электронный ресурс] / ГУ «Государственная инспекция по испытанию и охране сортов растений». – Режим доступа: www.sorttest.by/d/306784/d/salat-listovoy.pdf. – Дата доступа: 28.04.2014.
19. Сэги, Й. Методы почвенной микробиологии / Й. Сэги. – М.: Колос, 1983. – 253 с.
20. Звягинцев, Д. Г. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Д. Г. Звягинцев, И. В. Асеева, И. П. Бабьева. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 224 с.
21. Шлык, А. А. Определение хлорофилла и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев / А. А. Шлык // Биохимические методы в физиологии растений / отв. ред. О. А. Павлинова. – М.: Наука, 1971. – С. 154–170.
22. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий – Минск: Вышэйш. школа, 1973. – 320 с.
23. Тюрин, Ю. Н. Статистический анализ данных на компьютере / Ю. Н. Тюрин, А. А. Макаров. – М.: ИНФА-М. – 1998. – 544 с.
24. Удалова, О. Р. Конструирование корнеобитаемых сред как технологический прием культивирования растений томата в регулируемой агроэкосистеме / О. Р. Удалова, Л. М. Аникина, В. Л. Судаков // Материалы науч. сессии по итогам 2013 года Агрофиз. ин-та. – СПб.: АФИ, 2014. – С. 84–89.
25. Научно-технические основы оптимизации продукционного процесса в регулируемой агроэкосистеме / Г. Г. Панова [и др.] // Агрофизика. – 2011. – № 1. – С. 29–37.

Поступила в редакцию 29.12.2015

УДК 579.852.1+631.573

Э. И. КОЛОМИЕЦ

НОВЫЕ ПОДХОДЫ К СОЗДАНИЮ БИОЛОГИЧЕСКИХ СРЕДСТВ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

Институт микробиологии НАН Беларуси, Минск, Беларусь, e-mail: kolomiets@mbio.bas-net.by

Селектированы антибиотикоустойчивые штаммы бактерий родов *Bacillus* и *Pseudomonas* с повышенной антагонистической активностью. Установлена их высокая адаптационная способность в микробоценозах почв и филлоплане растений, устойчивость к химическим пестицидам, что в совокупности с выраженной антагонистической активностью обеспечивает перспективность использования исследуемых культур в качестве потенциальных интродуцентов для контроля возбудителей болезней растений. Предложены способы повышения антагонистической активности полученных штаммов, основанные на кратковременном воздействии на бактериальные клетки стресс-факторов – температурного или осмотического шока. Показано, что перспективы создания высокотехнологичных товарных форм биопрепаратов связаны с иммобилизацией исследуемых бактериальных культур на твердом носителе (трепеле) или в гелях.

Ключевые слова: бактерии-антагонисты, антимикробная активность, стресс-факторы, биопрепараты, препаративные формы.

E. I. KOLOMIETS

NEW APPROACHES TO ESTABLISHMENT OF PLANT BIOLOGICAL CONTROL AGENTS

Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus, e-mail: kolomiets@mbio.bas-net.by

Drug-resistant variants of bacteria representing genera *Bacillus* and *Pseudomonas* showing enhanced antagonistic activity were selected. High adaptation capacity of sporulating bacteria and resistance to chemical pesticides coupled to significant antagonistic activity was revealed in soil microbial cenoses and plant phylloplane to ensure their potential introduction in comprehensive systems of plant protection. The methods to increase antagonistic activity of the selected strains by short-term exposure of bacterial cultures to stress factors – temperature or osmotic shock were proposed. The prospects of generating high-tech commodity forms of biopreparations are directly related to microbial cell immobilization on solid support (trepel) or in gels.

Keywords: bacteria-antagonists, antimicrobial activity, stress factors, biopreparations, preparative (preparation) forms.

Введение. Необходимость производства и широкого применения биологических средств защиты растений в качестве альтернативы пестицидам при переходе к экологическому сельскому хозяйству обусловлена имеющимися проблемами резистентности патогенных микроорганизмов и негативными последствиями применения агрохимикатов.

По данным ФАО–ВОЗ, из 28 наиболее широко распространенных химических пестицидов 23 обладают канцерогенными свойствами, оказывая отрицательное воздействие на природные экобиосистемы и агроценозы. В этой связи в странах с высокой пестицидной нагрузкой разработаны государственные программы, предусматривающие снижение уровня применения химических пестицидов в 2 раза за счет внедрения биопрепаратов. И хотя доля биопестицидов на мировом рынке пестицидов в настоящее время составляет чуть больше 2 %, их применение с каждым годом увеличивается. Так, в 2012 г. объемы продаж биопестицидов компаниями BASF, Bayer CorpScience, Singenta составили 2 млрд долл. США, к 2016 г. специалисты прогнозируют их рост до 3 млрд долл., к 2020 г. – до 6,2 млрд долл. Приведенные данные свидетельствуют о благоприятных перспективах

развития мирового рынка биологических средств защиты растений, что связано в первую очередь с ростом спроса на экологически чистую продукцию [1–3].

Признанными лидерами по применению биологических методов защиты растений выступают Бельгия, Нидерланды, Люксембург, США, активно внедряющие и пропагандирующие органическое земледелие для получения высококачественной сельскохозяйственной продукции.

Таким образом, в связи с общемировой тенденцией к экологизации сельского хозяйства и все более широким употреблением продуктов органического земледелия роль биопестицидов с каждым годом увеличивается. Остается значимым и включение биопрепаратов в интегрированную защиту растений, что позволяет минимизировать использование химических пестицидов.

В Институте микробиологии НАН Беларуси в ходе реализации межгосударственной целевой программы ЕврАзЭС «Инновационные биотехнологии», ГНТП «Промышленные биотехнологии» разработаны и внедрены в производство технологии получения и применения ряда отечественных биологических средств защиты растений – биофунгицидов Бетапротектин, Фрутин, Фитопротектин, Экогрин, Бактосол, биоинсектицида Бацитурин, препаратов комплексного действия Ксантрел (с инсектицидной и антимикробной активностью) и Полибакт (с целлюлолитической, антимикробной, фосфатмобилизующей и азотфиксирующей активностью) [4, 5].

На настоящем этапе остро встают задачи повышения конкурентоспособности биопрепаратов и обеспечения рынка новыми ресурсосберегающими технологиями. Весьма актуальными являются исследования, направленные на получение высокоактивных штаммов микроорганизмов – антагонистов и энтомопатогенов, совершенствование методов культивирования потенциальных интродуцентов, разработку и создание новых товарных форм биопрепаратов пролонгированного действия, что и явилось целью настоящей работы.

Материалы и методы исследования. В работе использованы выделенные и отселектированные нами штаммы бактерий-антагонистов: *Bacillus subtilis* БИМ В-439 – основа биопестицида Бетапротектин, предназначенного для защиты сахарной свеклы от кагатной гнили, и *Pseudomonas brassicacearum* БИМ В-446 – основа биопестицида Экогрин для защиты огурца и зеленных культур в условиях малообъемной гидропоники. Штаммы характеризуются высокой антимикробной активностью в отношении широкого спектра возбудителей болезней сахарной свеклы и огурца.

В качестве тест-объектов использованы штаммы фитопатогенных грибов родов *Colletotrichum*, *Fusarium*, *Botrytis*, *Monilia*, *Sphaeropsis* и фитопатогенных бактерий рода *Pseudomonas* специализированной коллекции фитопатогенных микроорганизмов Института микробиологии НАН Беларуси.

Глубинное культивирование бактерий-антагонистов осуществляли в колбах Эрленмейера на качалке (200 об/мин, при температуре 28–30 °С) в течение 24 ч (для получения клеточной культуры) либо 72 ч (для получения споровой культуры *Bacillus subtilis* БИМ В-439) на модифицированной питательной среде Мейнелла: меласса – 30,0; $K_2HPO_4 \cdot 3H_2O$ – 7,0; KH_2PO_4 – 3,0; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,1; $(NH_4)_2SO_4$ – 1,5; Na-цитрат – 0,5; вода дистиллированная – до 1 л.

Культуры фитопатогенных тест-объектов выращивали в колбах Эрленмейера на питательной среде (бульон Хоттингера – 50,0; глюкоза – 10,0; пептон – 5,0; NaCl – 5,0; агар-агар – 12,0–20,0; вода водопроводная – до 1 л), на качалке (200 об/мин, при температуре 28–30 °С) в течение 24 ч (бактерии), 72 ч (грибы).

Для стимулирования физиологической активности потенциальных интродуцентов на бактериальные клетки воздействовали различными стресс-факторами, в частности такими, как тепловое воздействие (50, 65, 80 °С) и осмотический шок (обработка клеток хлоридом натрия в концентрации 5 %).

При изучении влияния теплового шока колбы с 50 мл клеточной и споровой бактериальной культурой помещали на терморегулируемую качалку, выдерживали в течение 30 мин при температурах 50, 65, 80 °С и затем определяли титры клеточной культуры и спор методом предельных разведений. В качестве контроля использовали бактериальную культуру, выдержанную 30 мин на качалке при 30 °С. Прогретую при различных температурных режимах жидкую культуру бактерий использовали для инокуляции свежей питательной среды.

Для исследования влияния осмотического шока 50 мл клеточной или споровой бактериальной культуры помещали в колбы Эрленмейера, содержащие стерильный хлорид натрия в количестве, соответствующем конечной концентрации в растворе 0,9; 5; 7 и 10 %, и выдерживали на качалке (200 об/мин, при температуре 28–30 °С) в течение 2 ч. Затем определяли титр культуры и спор методом предельных разведений. Подвергнутая осмотическому шоку культура использовалась в качестве инокулюма для засева свежей питательной среды.

Антагонистическую активность бактериальной культуры оценивали методом лунок [6]. Результаты учитывали после 18–24 ч инкубации при температуре 28–30 °С по диаметру зон задержки роста тест-культур.

Ферментативную активность бактерий (хитиназную, протеазную) определяли в бесклеточной культуральной жидкости (КЖ) [7, 8].

Влияние КЖ бактерий на прорастание спор и развитие мицелия фитопатогенных грибов изучали методом агаровой пластинки [9]. Пластинки из картофельно-глюкозного агара наносили на предметные стекла, инокулировали споровой суспензией фитопатогенного гриба и КЖ антагониста, помещали во влажные камеры в чашки Петри и инкубировали при 24 °С. Морфологические изменения фитопатогенных грибов под действием бактерий-антагонистов изучали под световым микроскопом Kozo Optics XJS 500 при 160-кратном увеличении с помощью цифровой камеры Microscope Digital Camera MDC 560.

Антибиотикорезистентные формы штаммов бактерий-антагонистов с целью генетического маркирования получали по методу Миллера [10]. Отбор спонтанных мутантов, обладающих резистентностью к стрептомицину и рифампицину, осуществляли путем последовательных пересевов бактерий на мясо-пептонный агар с постепенно возрастающими концентрациями антибиотиков.

Для получения высокотехнологичной товарной формы биопрепаратов использовали иммобилизацию клеток бактерий-антагонистов в альгинате натрия [11] и на твердом носителе – природном тонкодисперсном сорбенте трепеле.

Фитозащитное действие препарата Бетапротектин оценивали в микровегетационных экспериментах с использованием семян узколистного люпина (сорт Вясовы), инфицированных фитопатогенным грибом *C. Cladosporioides*, методом, основанным на сравнительном изучении всхожести семян и степени развития проростков сельскохозяйственных культур [12]. Экспериментальный образец биопрепарата Бетапротектин в иммобилизованной форме вносили из расчета 1 г/100 г почвы. В качестве контроля использовали дистиллированную воду, а также жидкий препарат Бетапротектин.

При статистической обработке результатов экспериментов определяли средние арифметические и их доверительные интервалы для уровня вероятности 95 % [13].

Результаты и их обсуждение. Ключевым этапом создания биологических средств защиты от патогенов и вредителей является получение штаммов микроорганизмов с высокой антагонистической и/или энтомоцидной активностью. Существующие ограничения на использование в открытых системах рекомбинантных штаммов определяют важность селекционных работ по получению интродуцентов с заданными свойствами, способных в условиях агробиоценозов эффективно контролировать развитие патогенных видов. Поставленные задачи решаются с помощью разнообразных методов выделения и отбора потенциальных агентов биологического контроля патогенов и вредителей. В частности, тепловая обработка образцов обеспечивает преимущественное выделение термоустойчивых спорообразующих бактерий рода *Bacillus*, тогда как применение селективных питательных сред позволяет, например, выделить изоляты с выраженной хитиназной активностью для контроля фитопатогенных грибов.

Использование указанных подходов позволило нам создать коллекцию штаммов микроорганизмов-антагонистов и энтомопатогенов, перспективных для разработки новых биопрепаратов. На основе наиболее активных культур селектированы антибиотикоустойчивые варианты, обладающие более высокой, чем у исходных штаммов, антагонистической активностью. На примере полученных генетически маркированных мутантных штаммов бактерий-антагонистов установлена высокая адаптационная способность спорообразующих бактерий в микробиоценозах почв

и филлоплане растений, а также устойчивость к химическим пестицидам, что в совокупности с выраженной антагонистической активностью обеспечивает эффективность и стабильность их фитозащитного действия в интегрированных системах защиты растений.

Многолетние исследования по изучению влияния различных факторов окружающей среды на клетки микроорганизмов свидетельствуют, что для направленной регуляции метаболизма и стимулирования физиологической активности последних целесообразно использовать ряд природных, достаточно «мягких» стресс-факторов, которые позволяют «подтолкнуть» клетки к активации необходимых процессов и реакций без непосредственного вмешательства в геном. Согласно современным представлениям, стрессогенными факторами считают экстремальные значения pH и температуры, высокие концентрации солей, ультрафиолетовое и радиоволновое излучение, магнитный вакуум, электрический ток [14].

Нами установлено (рис. 1), что использование в производстве биофунгицида Бетапротектин посевного материала, предварительно подвергнутого тепловому воздействию (65 °С, 30 мин) или осмотическому шоку (обработка клеток хлоридом натрия в концентрации 5 %), обеспечивает повышение антагонистической активности биопрепарата в отношении фитопатогенных грибов *Botrytis cinerea* и *Fusarium redolens* (возбудителей кагатной гнили сахарной свеклы) на 15 и 30 % соответственно, причем максимум активности достигается на 12–24 ч быстрее, чем в контроле с необработанным инокулятом.

Разработанные способы физиологической активации бактерий-антагонистов *Bacillus subtilis* БИМ В-436 апробированы в промышленных испытаниях биопрепарата Бетапротектин на сахарной свекле против кагатной гнили. Прогрев биопрепарата непосредственно перед обработкой корнеплодов обеспечил увеличение его биологической эффективности до 69,7 %, что на 26,7 % выше, чем в контроле (без прогрева). Таким образом, проведенные исследования позволили усовершенствовать технологию производства и повысить конкурентоспособность биопестицида Бетапротектин.

В целях выяснения характера взаимоотношений исследуемых микроорганизмов-антагонистов с фитопатогенами оценена протеолитическая и хитинолитическая активность бактерий *B. subtilis* БИМ В-439 и показана роль гидролитических ферментов в фитозащитном действии культуры. Установлено также, что способность штамма *B. subtilis* БИМ В-439 контролировать развитие фитопатогенного гриба *F. oxysporum* связана с продукцией антифунгального антибиотика полипептидной природы, тогда как антагонистическое действие бактерий *P. brassicacearum* БИМ В-446 обусловлено метаболитом, относящимся к группе флороглюциновых антибиотиков. Экспериментально подтверждено, что антифунгальное действие исследованных бактерий-антагонистов *B. subtilis* и *P. brassicacearum* проявляется в наибольшей степени на стадиях

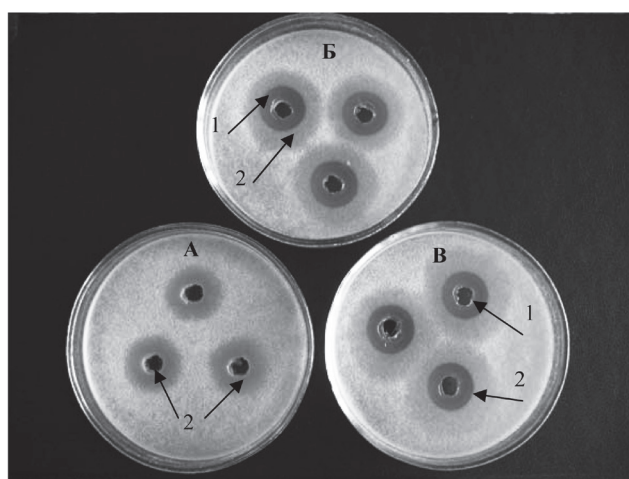


Рис. 1. Антагонистическая активность жидкой культуры *Bacillus subtilis* БИМ В-436, полученной при использовании необработанного (А), подвергнутого тепловому (Б) и осмотическому (В) воздействию посевного материала:

1 – зона полного подавления роста гриба, 2 – зона задержки роста воздушного мицелия

прорастания спор и формирования ростовых трубок фитопатогенных грибов и приводит к морфологическим изменениям гиф (вакуолизации, образованию опухолообразных структур) и ослаблению роста мицелия.

На примере бактерий *P. brassicacearum* БИМ Б-446 показано ингибирующее действие бактерий-антагонистов на развитие мицелия фитопатогенных грибов (рис. 2).

Так, ингибирование гриба *C. cladosporioides* БИМ F-593 выразилось в основном в образовании большого количества добавочных гиф, не способных развиваться в полноценный мицелий. Воздействие антагониста на гриб *M. fructigena* F-560 проявлялось в повышенной пролиферации и округлении концевых гиф мицелия, а на гриб *S. sapina* F-557 – в изменении мицелия с образованием крупных шарообразных вздутий темного цвета.

В настоящее время большинство отечественных биопестицидов представляют собой культуральную жидкость микроорганизмов-антагонистов с концентрацией спор и вегетативных клеток на уровне 1–4 млрд. Жидким препаративным формам свойственны такие недостатки, как непродолжительный срок хранения (около 3 мес.), неустойчивость к физико-химическим воздействиям, низкая приживаемость интродуцентов в реальных экосистемах, что ведет к снижению их биологической эффективности.

Для обеспечения конкурентоспособности средств биологического контроля патогенов весьма актуальными являются исследования, направленные на совершенствование товарных форм биопрепаратов с целью повышения приживаемости интродуцентов в биоценозах, устойчивости их к физико-химическим воздействиям окружающей среды, стабильности конечного продукта.

С этой целью обычно применяют различные методы иммобилизации микроорганизмов-антагонистов, основанные на мембранных технологиях или предусматривающие адсорбцию клеток на твердых носителях, включение их в пространственную структуру гелей.

Для иммобилизации бактерий-антагонистов нами использован коллоидный раствор альгината натрия в концентрации 1–4 %. Смесь альгината натрия и жидкой культуры бактерий в соотношении 1:1 по каплям добавляли в 0,2 М раствор хлорида кальция, в результате чего были получены гранулы с включенными в них бактериальными клетками. Установлено (см. таблицу), что

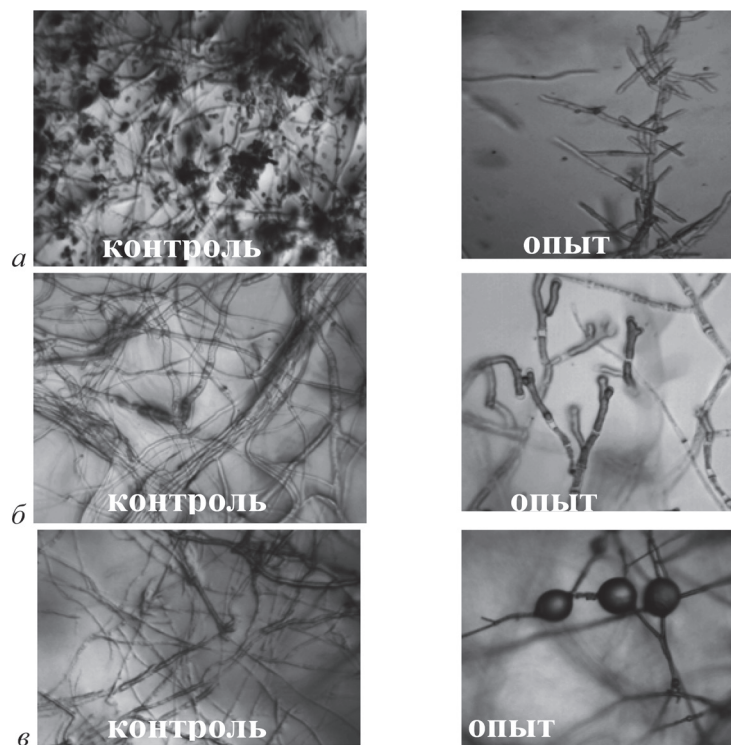


Рис. 2. Действие бактерий *P. brassicacearum* БИМ Б-446 на мицелий фитопатогенных грибов *C. cladosporioides* БИМ F-593 (а), *M. fructigena* БИМ F-560 (б), *S. sapina* БИМ F-557 (в)

бактерии-антагонисты, иммобилизованные в альгинатных гранулах, при интродукции в почву не только хорошо сохраняют жизнеспособность, но и обеспечивают длительный фитозащитный эффект.

Сохранность бактерий-антагонистов в жидкой и иммобилизованной формах биопрепаратов

Форма препарата	Исходный титр бактерий	1-й месяц хранения	2-й месяц хранения	3-й месяц хранения
Сохранность культуры в препарате при 7 °С, КОЕ/мл				
Бетапротектин жидкий	$2,0 \cdot 10^9$	$1,8 \cdot 10^9$	$1,6 \cdot 10^9$	$1,5 \cdot 10^9$
Бетапротектин иммобилизованный	$1,8 \cdot 10^9$	$1,8 \cdot 10^9$	$1,7 \cdot 10^9$	$1,7 \cdot 10^9$
Экогрин жидкий	$1,0 \cdot 10^{10}$	$9,0 \cdot 10^9$	$6,0 \cdot 10^9$	$3,0 \cdot 10^9$
Экогрин иммобилизованный	$8,0 \cdot 10^9$	$8,0 \cdot 10^9$	$7,0 \cdot 10^9$	$6,0 \cdot 10^9$
Сохранность культуры в почве, КОЕ/г				
Бетапротектин жидкий	$2,0 \cdot 10^8$	$1,3 \cdot 10^7$	$9,0 \cdot 10^6$	$1,5 \cdot 10^6$
Бетапротектин иммобилизованный	$1,2 \cdot 10^8$	$1,0 \cdot 10^8$	$7,9 \cdot 10^7$	$1,7 \cdot 10^7$
Экогрин жидкий	$1,0 \cdot 10^9$	$4,0 \cdot 10^8$	$3,0 \cdot 10^8$	$2,0 \cdot 10^8$
Экогрин иммобилизованный	$8,0 \cdot 10^8$	$7,3 \cdot 10^8$	$6,7 \cdot 10^8$	$6,0 \cdot 10^8$

Диаметр зон ингибирования роста фитопатогенных грибов антагонистами зависел от таких важнейших факторов, влияющих на поступление кислорода к иммобилизованным клеткам, как размер альгинатных гранул и содержание в них альгината. Средний диаметр гранул в различных сериях образцов составлял 0,5–0,6; 1,0–1,5 и 2,0–3,0 мм. Степень подавления патогена *F. oxysporum* коррелировала с диаметром гранул и возрастала по мере его увеличения от 3 до 7 мм (рис. 3).

Использование гранул с повышенной концентрацией альгината натрия, наоборот, приводило к снижению антифунгальной активности вследствие замедления диффузионных процессов.

Наряду с альгинатным гелем в качестве твердого носителя для иммобилизации клеток нами рекомендовано применение трепела – рыхлой, тонкопористой опаловой осадочной породы, состоящей из мелких сферических глобул размером 0,01–0,001 мм с примесью глинистых минералов, глауконита, кварца, полевых шпатов. Препарат Бетапротектин, полученный путем иммобилизации бактерий-антагонистов на трепеле, представляет собой комплекс, состоящий из жидкой культуры штамма-антагониста (30 % от веса носителя), непосредственно самого носителя и 0,5 % гуматов, введение которых в состав препарата существенно улучшает выживаемость бактерий и увеличивает титр КОЕ в 2 раза. Такое сочетание компонентов позволяет сохранить в течение

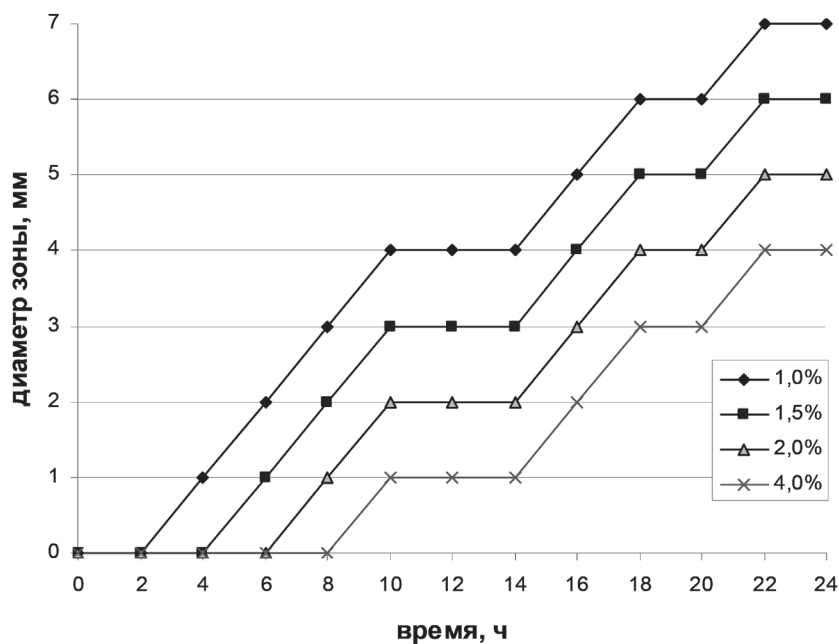


Рис. 3. Динамика изменения диаметра бактериального газона *B. subtilis* БИМ В-439 вокруг гранул с различным содержанием альгината



Рис. 4. Фитозащитное действие биоpestицида Бетапротектин в жидкой и иммобилизованной формах в отношении антракноза узколистного люпина (сорт Вясковы)

6 мес. жизнеспособность бактерий (титр не менее 10^8 КОЕ/мл), высокую антимикробную активность в отношении фитопатогенной микрофлоры и ростстимулирующее действие на растения (рис. 4).

Заключение. Таким образом, для повышения конкурентоспособности отечественных биоpestицидов рекомендуется:

использование в качестве их основы высокоактивных штаммов микроорганизмов-антагонистов с высокой адаптационной способностью;

регулирование активности потенциальных интродуцентов путем воздействия различными стресс-факторами (температура, осмотический шок);

создание высокотехнологичных товарных форм биопрепаратов путем иммобилизации бактериальных клеток в альгинатном геле или на твердом носителе – природном мелкодисперсном сорбенте трепеле.

Список использованной литературы

1. Latest round of M&A booms biopesticide industry [Electronic resource] // Stanley Alliance Info-tech Limited. – Agropages. – Mode of access: <http://news.agropages.com/News/NewsDetail>. – Date of access: 06.12.2012.
2. Organic pesticides – a key component of organic farming [Electronic resource] // Stanley Alliance Info-tech Limited. – Agropages. – Mode of access: <http://www.agropages.com/magazine/detail-8-29>. – Date of access: 31.01.2013.
3. The Growing Importance of Biopesticides in Europe [Electronic resource] // Stanley Alliance Info-tech Limited. – Agropages. – Mode of access: <http://news.agropages.com/News/NewsDetail-13357.htm>. – Date of access: 05.11.2014.
4. Современные технологии создания биологических средств защиты растений / Э. И. Коломиец [и др.] // Наука и инновации. – 2012. – № 8. – С. 24–26.
5. Коломиец, Э. И. Высокоэффективные экологически чистые биопрепараты для сельского хозяйства / Э. И. Коломиец // Беларус. сельск. хоз-во. – 2015. – № 5 (157). – С. 29–30.
6. Сэги, Й. Методы почвенной микробиологии / Й. Сэги. – М.: Колос, 1983. – 253 с.
7. Препараты ферментные. Методы определения протеолитической активности: ГОСТ 20264.2-74. – Введ. 29.10.74. – М.: Изд-во стандартов, 1974. – 31 с.
8. Рухлядева, А. П. Методы определения активности гидролитических ферментов / А. П. Рухлядева, Г. В. Полягина. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. – 288 с.
9. Методы общей бактериологии / под ред. Ф. Герхарда. – М.: Мир, 1984. – Т. 3. – 264 с.
10. Миллер, Д. Эксперименты в молекулярной генетике / Д. Миллер. – М.: Мир, 1976. – 436 с.
11. Иммобилизованные клетки и ферменты / под ред. Дж. Вудворда. – М.: Мир, 1988. – 216 с.
12. Волкова, И. Н. Экологическое почвоведение: лабораторные занятия для студентов-экологов (бакалавров): метод. указания / сост. И. Н. Волкова, Г. В. Кондакова. – Ярославль: Ярослав. гос. ун-т, 2002. – 35 с.
13. Тюрин, Ю. Н. Статистический анализ данных на компьютере / Ю. Н. Тюрин, А. А. Макаров. – М.: ИНФА-М, 1998. – 544 с.
14. Влияние физических стресс-факторов на физиолого-биохимические свойства бактерий *Bacillus subtilis* БИМ В-439 / Э. И. Коломиец [и др.] // Микробные биотехнологии: фундамент. и прикл. аспекты: сб. науч. тр. / Ин-т микробиол. НАН Беларуси; под ред. Э. И. Коломиец, А. Г. Лобанка. – Минск: Беларус. навука, 2009. – Т. 2. – С. 243–252.

Поступила в редакцию 25.01.2016

УДК [632.4+58.036]:633.16+547.587.11

Л. М. АБРАМЧИК, Е. В. СЕРДЮЧЕНКО, Л. В. ПАШКЕВИЧ, В. Н. МАКАРОВ,
Л. А. ЗЕНЕВИЧ, Л. Ф. КАБАШНИКОВА

**ВЛИЯНИЕ САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТЫ НА СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ
СОСТОЯНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА И ОКИСЛИТЕЛЬНЫЙ СТАТУС
РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ ПРИ ИНФИЦИРОВАНИИ ПАТОГЕНОМ
BIPOLARIS SOROKINIANA (SACC.) SHOEM И ПОВЫШЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ**

*Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси,
Минск, Беларусь, e-mail: kabashnikova@ibp.org.by*

Установлено, что салициловая кислота положительно влияет на устойчивость зеленых проростков ячменя (*Hordeum vulgare* L.) при совместном воздействии на них патогенной инфекции *Bipolaris sorokiniana* и гипертермии. Это выражается в нормализации функционирования фотосинтетического аппарата, снижении процессов перекисного окисления липидов клеточных мембран, повышении пула H_2O_2 , участвующей в запуске защитных систем клетки, повышении активности НАДФН-оксидазы, осуществляющей генерацию активных форм кислорода при инфицировании растений патогенами и активации пероксидазы.

Ключевые слова: ячмень, патоген *Bipolaris sorokiniana*, гипертермия, салициловая кислота, хлорофилл, каротиноиды, перекисное окисление липидов, пероксид, пероксидаза, НАДФН-оксидаза.

L. M. ABRAMCHIK, T. V. SERDIUCHENKO, L. V. PASHKEVICH, V. N. MAKAROV,
L. A. ZENEVICH, L. F. KABASHNIKOVA

**INFLUENCE OF SALICYLIC ACID ON THE STRUCTURAL-FUNCTIONAL STATE
OF THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS AND THE OXIDIZING STATUS OF THE BARLEY PLANTS
UNDER *BIPOLARIS SOROKINIANA* (SACC.) SHOEM INFECTION AND INCREASED TEMPERATURE**

*Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: kabashnikova@ibp.org.by*

It was found that salicylic acid has a positive effect on the stability of green barley seedlings (*Hordeum vulgare* L.) under the combined effect of pathogenic infection *Bipolaris sorokiniana* and hyperthermia. This results in normalization of functioning of the photosynthetic apparatus, reduction of peroxidation processes in cell membrane lipids, increasing of H_2O_2 pool, involved in triggering of the protective cell systems, increase of NADPH-oxidase activity, involved in the generation of active oxygen forms upon infection of the plants with pathogens and peroxidase activation.

Keywords: Barley, pathogen *Bipolaris sorokiniana*, hyperthermia, salicylic acid, chlorophyll, carotenoids, lipid peroxidation, peroxide, peroxidase, NADPH-oxidase.

Введение. Снижение урожайности высокопродуктивных сельскохозяйственных растений обусловлено прежде всего их недостаточной устойчивостью к многочисленным стрессовым воздействиям, как биотическим, так и абиотическим, которым растения подвергаются в течение их жизни. Решение проблемы защиты сельскохозяйственных растений от комплексного действия стрессовых факторов разной природы особенно актуально для Республики Беларусь с ее неустойчивым климатом. В связи с этим одна из первоочередных задач современной биологии – установить пути формирования устойчивости растений к фитопатогенам, так как болезни растений, в том числе зерновых культур, распространены широко и причиняют существенный ущерб сельскохозяйственному производству.

Наиболее распространенными и вредоносными заболеваниями злаковых культур являются гельминтоспориозы. Основным возбудителем этого заболевания выступает *B. sorokiniana* из класса

Deuteromycetes [1], вызывающий также темно-бурую пятнистость листьев зерновых культур, белоколосость, корневую гниль и черный зародыш семян. Гельминтоспориозами растения могут поражаться в период от всходов до созревания. Особенно агрессивен возбудитель в условиях высокой относительной влажности и повышенной температуры [2]. Вредоносный потенциал гриба снижает урожайность зерновых культур по всему миру [3]. Борьба с фитопатогенами, в первую очередь грибными, в настоящее время осуществляется преимущественно с использованием фунгицидов, но интенсивное применение пестицидов для подавления грибной инфекции приводит, с одной стороны, к химическому загрязнению экосистем, а с другой – к появлению высокорезистентных к пестицидам форм патогенов. Интерес к экологически чистым технологиям и биологически обоснованным методам борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур во всем мире растет с каждым годом. Биологически активные препараты имеют важное преимущество перед химическими биоцидными препаратами – они не токсичны, не вызывают привыкания у возбудителей болезней, не оказывают губительного влияния на экологическую систему и безопасны для человека [4]. В связи с этим остро встает проблема поиска средств повышения иммунитета сельскохозяйственных растений с использованием иммуномодуляторов природного происхождения. Одним из веществ, которые в последние годы привлекают пристальное внимание исследователей в связи с их способностью индуцировать системную приобретенную устойчивость растений к разнообразным возбудителям болезней, является салициловая кислота (СК) – эндогенный регулятор роста и важный компонент сигнальных систем [5, 6]. Ее концентрация многократно повышается в тканях растений при инфицировании [7]. Установлено, что СК способна индуцировать устойчивость растений к разнообразным по своей природе возбудителям болезней, а также к повреждающим факторам абиотической природы, что предполагает ее важную роль в формировании ответных адаптационных реакций растительной клетки.

Цель работы – изучение влияния салициловой кислоты на структурно-функциональное состояние фотосинтетического аппарата и окислительный статус растений ячменя в условиях инфицирования патогенным грибом *B. sorokiniana* и гипертермии.

Материалы и методы исследования. Зеленые проростки ячменя сорта Магутны выращивали в лабораторных условиях при 16-часовом фотопериоде и температуре 22/16 °С (день/ночь) на полихроматичном белом свете ($120 \text{ мкмоль квантов м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$), используя специальные сетки площадью 198 см^2 и слой фильтровальной бумаги, увлажненной водопроводной водой. Листья 4-дневных растений равномерно опрыскивали из пульверизатора водным раствором, содержащим СК (10^{-4} М), из расчета 5 мл раствора на сетку. Через 24 ч после этой процедуры листья проростков инокулировали спорами гриба *B. sorokiniana* путем их опрыскивания культуральной средой, содержащей 10^6 спор/мл. Для создания условий гипертермии часть растений, инокулированных спорами гриба *B. sorokiniana*, помещали на 3 ч в термостат при 40 °С. Анализировали материал через 1 и 3 сут после инокуляции. В качестве контрольного варианта использовали незараженные растения, выращенные в идентичных условиях.

Экстракцию фотосинтетических пигментов производили 80 %-ным ацетоном. Количество хлорофиллов (Хл) и каротиноидов в ацетоновых экстрактах определяли по спектрам поглощения, снятым на спектрофотометре Shimadzu UV-2401 РС. Расчет производили по формулам, предложенным в работе [8].

Содержание пероксида водорода (H_2O_2) в экстрактах листьев определяли с помощью флуоресцентного метода, в основе которого лежит реакция окисления скополетина в присутствии H_2O_2 , катализируемая пероксидазой хрена [9].

Общую пероксидазную активность измеряли спектрофотометрически по методу, предложенному в работе [10], используя бензидин и пероксид водорода.

Перекисное окисление липидов (ПОЛ) тестировали по количеству малонового диальдегида (МДА), содержание которого определяли по цветной реакции с 2-тиобарбитуровой кислотой, с последующим измерением оптической плотности на спектрофотометре Shimadzu UV-2401 РС при длине волны 532 нм [11]. Количество МДА рассчитывали, используя коэффициент молярной экстинкции $1,55 \cdot 10^5 \text{ М}^{-1}\cdot\text{см}^{-1}$.

Активность НАДФН-оксидазы определяли по окислению НАДФН [12]. Скорость окисления НАДФН регистрировали на спектрофотометре Shimadzu UV-2401 PC по уменьшению адсорбции при 340 нм в течение 5 мин и рассчитывали с учетом коэффициента молярной экстинкции $6,22 \text{ мМ}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$ [12]. Содержание белка во фракциях измеряли по методу Лоури [13].

Активность фенилаланинаммиаклиазы (ФАЛ) определяли по образованию из L-фенилаланина коричневой кислоты. Навеску замороженного в жидком азоте материала (1 г) гомогенизировали на холоду в 0,1 М боратном буфере (10 мл), pH 8,8, содержащем 5 мМ ЭДТА и 3 мМ дитиотреитола с добавлением поливинилпирролидона (поликлад АТ, 25 % от веса сырой ткани). Гомогенат фильтровали и центрифугировали 20 мин при 25 000 g и 4 °С. Супернатант использовали для определения удельной активности фермента. Измерение оптической плотности проводили на спектрофотометре при длине волны 290 нм. Активность ФАЛ выражали в нмоль/мг белка/ч [14].

Флуоресцентные параметры фотосистемы 2 (ФС 2) измеряли на флуориметре Teaching-РАМ (pulse amplitude modulation) (Walz, Германия). Перед измерением листья адаптировали к темноте в течение 15 мин. Включение модулированного с низкой частотой (32 Гц) слабого света (630 нм, $0,04 \text{ мкмоль квантов} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) возбуждало фоновую флуоресценцию F_0 . Световой импульс ($\lambda = 663 \text{ нм}$) высокой интенсивности ($3300 \text{ мкмоль квантов} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) увеличивал квантовый выход флуоресценции до максимального уровня F_m . Потенциальный квантовый выход фотохимических реакций ФС 2 рассчитывали по формуле $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ [15]. Статистическую обработку данных проводили по методике, предложенной в работе [16].

Результаты и их обсуждение. В зараженных спорами *B. sorokiniana* листьях проростков ячменя симптомы болезни темно-бурой пятнистости проявлялись уже на 2-е сутки в виде бурых пятен с желтым ободком, увеличивающихся при более продолжительном воздействии до крупных бурых некрозов. Обработка растений СК подавляла развитие болезни, о чем свидетельствовало появление на листьях только мелких бурых точек на 3-и сутки после инокуляции. В отсутствие инфекции СК не вызывала каких-либо визуальных изменений в морфологии листьев ячменя. Следовательно, СК индуцирует устойчивость растений ячменя к действию патогена *B. sorokiniana*.

Исследование действия экзогенной СК на ростовые характеристики проростков ячменя в условиях их поражения фитопатогенным грибом и гипертермии показало, что обработка СК приводит к ряду морфофизиологических изменений в опытных растениях. Из табл. 1 видно, что у проростков, зараженных фитопатогенным грибом, под влиянием экзогенной СК наблюдается тенденция к увеличению роста надземной и подземной части растений как по массе, так и по длине. В наибольшей степени этот эффект был выражен в надземных органах. При этом у здоровых растений такого эффекта СК не вызывала. В растениях, подвергавшихся действию биотического и абиотического факторов, СК способствовала поддержанию параметров морфоструктуры на уровне контроля.

Т а б л и ц а 1. Влияние СК на параметры морфоструктуры зеленых проростков ячменя в условиях патогенной инфекции *B. sorokiniana* (*B. s.*) и гипертермии (ТШ)

Вариант	Длина проростка, см	Длина coleoptиля, см	Длина корня, см	Масса проростка, г	Масса корня, г
Контроль	$8,54 \pm 0,58$	$2,39 \pm 0,12$	$14,27 \pm 2,36$	$0,075 \pm 0,011$	$0,132 \pm 0,02$
<i>B. s.</i>	$8,42 \pm 0,66$	$2,19 \pm 0,20$	$14,80 \pm 1,08$	$0,073 \pm 0,01$	$0,131 \pm 0,022$
СК	$8,80 \pm 0,74$	$2,40 \pm 0,20$	$15,19 \pm 1,35$	$0,078 \pm 0,009$	$0,138 \pm 0,015$
<i>B. s.</i> + СК	$10,28 \pm 0,90$	$2,27 \pm 0,21$	$15,93 \pm 1,37$	$0,095 \pm 0,013$	$0,155 \pm 0,023$
<i>B. s.</i> + СК+ ТШ	$8,51 \pm 0,72$	$2,43 \pm 0,15$	$14,54 \pm 1,22$	$0,075 \pm 0,012$	$0,133 \pm 0,014$

Важным индикатором фотосинтетической деятельности растений, характеризующим состояние аппарата фотосинтеза в неблагоприятных условиях, является содержание пластидных пигментов. Нами установлено, что после опрыскивания листьев ячменя СК содержание Хл *a* и *b* в здоровых проростках ячменя повысилось на 12 % по сравнению с таковым в необработанном контроле и на 9 % увеличилось накопление Хл в инфицированных проростках по сравнению с его содержанием в варианте без применения СК (табл. 2). В опыте с двумя стрессовыми воздействиями уровень хлорофилловых пигментов после обработки СК был повышен. Использо-

ние СК положительно отразилось на содержании каротиноидов в зеленых неинфицированных проростках ячменя и на растениях, обработанных спорами гриба. На соотношение Хл *a*/Хл *b* и величину соотношения Хл/каротиноиды обработка СК существенно не влияла.

Т а б л и ц а 2. Влияние СК на содержание фотосинтетических пигментов (мг/г сырой массы) в зеленых проростках ячменя в условиях гипертермии (ТШ) и патогенной инфекции *B. sorokiniana* (*B. s.*)

Вариант	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	Хл (<i>a</i> + <i>b</i>)	Каротиноиды	Хл <i>a</i> /Хл <i>b</i>	Хл/карот.
Контроль	0,867 ± 0,06	0,283 ± 0,02	1,15 ± 0,07	0,256 ± 0,015	3,07 ± 0,02	4,5 ± 0,02
<i>B. s.</i>	0,913 ± 0,02	0,295 ± 0,02	1,208 ± 0,03	0,29 ± 0,013	3,09 ± 0,04	4,16 ± 0,1
СК	0,971 ± 0,11	0,330 ± 0,03	1,301 ± 0,14	0,283 ± 0,029	2,95 ± 0,02	4,59 ± 0,06
<i>B. s.</i> + СК	0,961 ± 0,08	0,307 ± 0,02	1,268 ± 0,11	0,288 ± 0,025	3,13 ± 0,05	4,40 ± 0,07
<i>B. s.</i> + ТШ + СК	0,965 ± 0,13	0,309 ± 0,04	1,274 ± 0,16	0,278 ± 0,037	3,12 ± 0,02	4,58 ± 0,03

Таким образом, СК оказывает стимулирующий эффект на процессы накопления фотосинтетических пигментов в здоровых проростках ячменя и при грибном заражении.

С целью выяснения действия СК на функциональную активность фотосинтетического аппарата в инфицированных патогенным грибом *B. sorokiniana* зеленых проростках ячменя проведено исследование фотохимической активности ФС 2 хлоропластов методом РАМ-флуориметрии (табл. 3).

Т а б л и ц а 3. Влияние СК на показатели фотохимической активности хлоропластных мембран проростков ячменя в условиях патогенной инфекции *B. sorokiniana* (*B. s.*) и гипертермии (ТШ)

Вариант	F_0	F_m	F_v	F_v/F_m
Контроль	0,089	0,508	0,419	0,825
СК	0,096	0,509	0,413	0,811
<i>B. s.</i>	0,081	0,423	0,342	0,809
<i>B. s.</i> + СК	0,087	0,497	0,410	0,824
<i>B. s.</i> + СК + ТШ	0,092	0,503	0,411	0,817

Анализ полученных результатов показал, что заражение грибом *B. sorokiniana* оказывает негативное воздействие на уровень максимальной флуоресценции Хл *a* в зеленых проростках ячменя, что, однако, не отразилось на потенциальном квантовом выходе фотохимических реакций ФС 2. Защитное действие СК проявлялось в ослаблении ингибирующего эффекта патогена на фотохимическую активность ФС 2, выражающемся в повышении значений F_m почти до контрольного уровня. Оценка состояния фотосинтетического аппарата листьев ячменя в условиях совместного действия патогена и гипертермии по изменению соотношения F_v/F_m не выявила заметного влияния СК на уровень максимального эффективного квантового выхода фотохимических реакций ФС 2.

Известно, что одной из наиболее ранних реакций растительных клеток в ответ на различного рода стрессовые воздействия является образование активных форм кислорода (АФК), наиболее важной из которых является пероксид водорода – самая стабильная из АФК, которая играет ключевую роль как сигнальная молекула в координации других реакций формирования устойчивости в растительной клетке [17]. Установлено, что инокуляция зеленых проростков ячменя спорами гриба *B. sorokiniana* практически не влияла на уровень пероксида водорода. Обработка СК как контрольных, так и инфицированных проростков ячменя индуцировала образование H_2O_2 , повышая содержание этого вида АФК на 17 % по отношению к его уровню в необработанном контроле через 1 сут после воздействия. Повышенный уровень H_2O_2 сохранялся в этих вариантах опыта и в течение последующих 3 сут (рис. 1). Такой эффект может быть связан с ингибированием СК каталазы [18], приводящим к увеличению содержания H_2O_2 . Стимулирующее действие СК на процессы образования H_2O_2 проявлялось и при сочетанном действии теплового фактора и патогена. Исходя из полученных результатов, можно сделать вывод о том, что обработка СК повышает содержание пероксида водорода в инфицированных тканях растений, что играет решающую роль в их своевременной защите от патогена, так как принято считать, что усиление

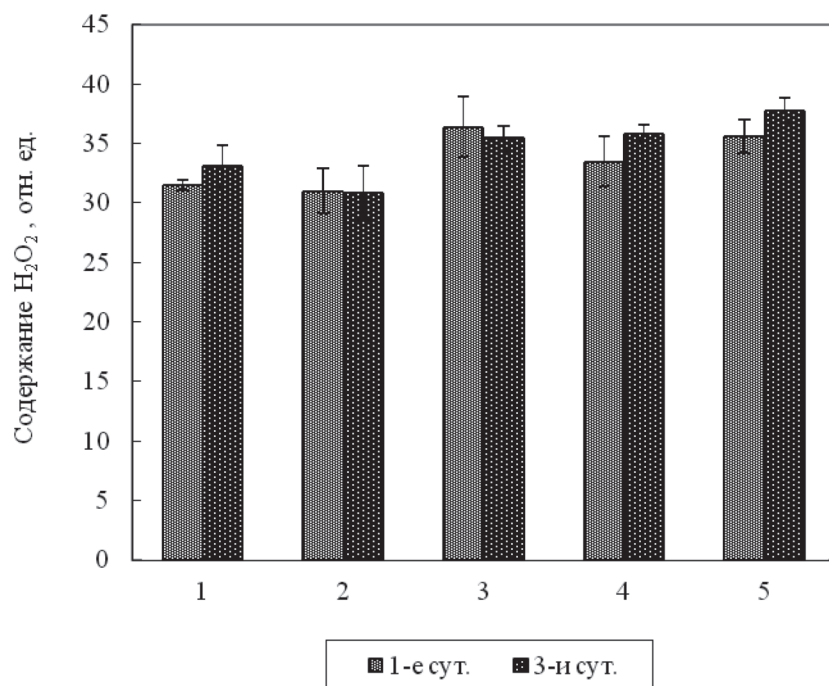


Рис. 1. Влияние СК на содержание пероксида водорода (H₂O₂) в зеленых проростках ячменя разного возраста в условиях гипертермии и заражения патогенным грибом *B. sorokiniana* (1 – контроль; 2 – *B. sorokiniana*; 3 – СК; 4 – *B. sorokiniana* + ТШ; 5 – *B. sorokiniana* + ТШ + СК)

накопления АФК является необходимым звеном в реализации защитного действия СК не только при биотических, но и при абиотических стрессах [19].

Повышенное образование растениями АФК, как правило, приводит к активации пероксидного окисления мембранных липидов, что может вызывать разнообразные структурно-функциональные нарушения в клетке, в то время как процессы ПОЛ могут инициировать включение защитных механизмов [20]. Из рис. 2 видно, что СК тормозит развитие окислительных процессов в инфицированных зеленых проростках ячменя. Так, если спустя 1 сут после действия СК (рис. 2, вариант 4) уровень ПОЛ практически не отличался от значений контрольного варианта, то через 3 сут наблюдался ярко выраженный защитный эффект СК, выражающийся в значительном снижении конечных продуктов ПОЛ в инфицированных растениях по отношению к контролю. При этом необходимо отметить, что защитное действие СК проявлялось и на зеленых проростках, развивающихся в условиях совместного действия патогена и гипертермии (рис. 2).

В усилении генерации АФК, вызываемом *B. sorokiniana*, может принимать участие НАДФН-оксидаза, которая относится к кальцийзависимым ферментам [21] и является исключительно важным звеном метаболизма в защите от инфекций, а также в модуляции обменных процессов. Влияние экстремальных факторов на функциональную активность НАДФН-оксидазы зависит от их природы и может усиливаться или ослабляться при их совместном действии на растительный организм. Нами показано, что в ответ на инокуляцию листьев возбудителем темно-бурой пятнистости *B. sorokiniana* происходит повышение активности НАДФН-оксидазы (рис. 3). СК оказывала эффективное индуцирующее действие на активность НАДФН-оксидазы как в здоровых растениях, так и при инфицировании. При этом установлено, что 3-дневная инокуляция проростков ячменя фитопатогеном на фоне обработки растений СК приводит к всплеску активности фермента по сравнению с контролем на 75 % против 15 % без использования СК (рис. 3). Данная тенденция увеличения активности НАДФН-оксидазы на фоне обработки растений СК сохранялась и при сочетании грибного заражения с ТШ. Не исключено, что влияние СК на активность или синтез НАДФН-оксидазы опосредовано изменением концентрации ионов кальция в цитозоле, являющегося регулятором активности этого фермента [22]. Однако до сих пор не ясно, какой из вызываемых СК эффектов – увеличение содержания цитозольного кальция или количества АФК – является первичным. Предположительно, СК посредством ионов кальция вызывает ак-

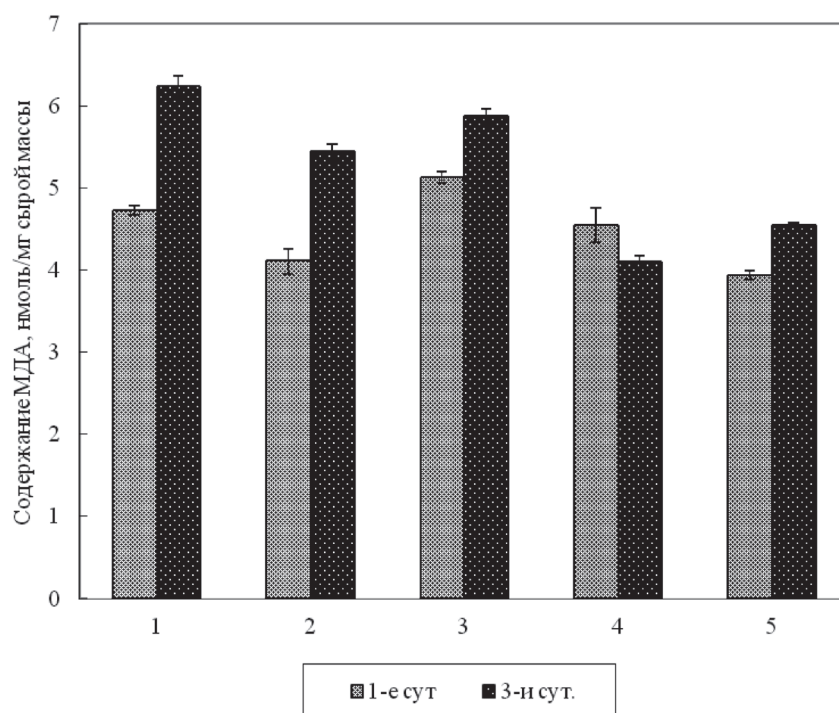


Рис. 2. Влияние СК на активность ПОЛ в зеленых проростках ячменя разного возраста в условиях гипертермии и заражения патогенным грибом *B. sorokiniana* (1 – контроль; 2 – *B. sorokiniana*; 3 – СК; 4 – *B. sorokiniana* + ТШ; 5 – *B. sorokiniana* + ТШ + СК)

тивацию НАДФН-оксидазы, которая преобразует кальциевый сигнал в окислительный, в свою очередь также активирующий НАДФН-оксидазу.

В растениях, как и в других живых организмах, поддержание концентрации образовавшихся в клетке АФК на достаточно низком уровне осуществляется антиоксидантной системой, от состояния которой во многом зависит устойчивость растений к стрессовым воздействиям. В реализации адаптационного потенциала растений особая роль отводится пероксидазам – полифункциональной ферментной системе, которая способна реагировать на широкий спектр факторов, приводящих к нарушению гомеостаза в обмене веществ у растений.

Согласно полученным данным, инокуляция проростков спорами гриба на 1-е и 3-и сутки после воздействия вызывала увеличение общей пероксидазной активности в 1,6 и 2,2 раза соответственно по отношению к контролю (рис. 4). Обработка проростков ячменя экзогенной СК

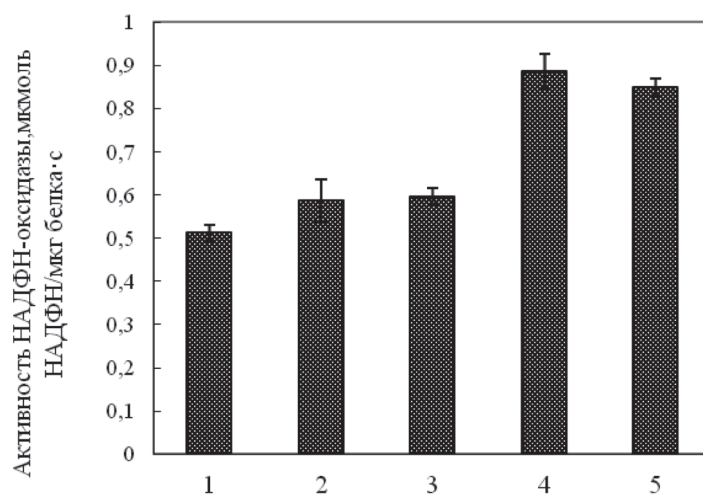


Рис. 3. Влияние СК на активность НАДФН-оксидазы в 8-дневных проростках ячменя в условиях гипертермии и заражения патогенным грибом *B. sorokiniana* (1 – контроль; 2 – *B. sorokiniana*; 3 – СК; 4 – *B. sorokiniana* + ТШ; 5 – *B. sorokiniana* + ТШ + СК)

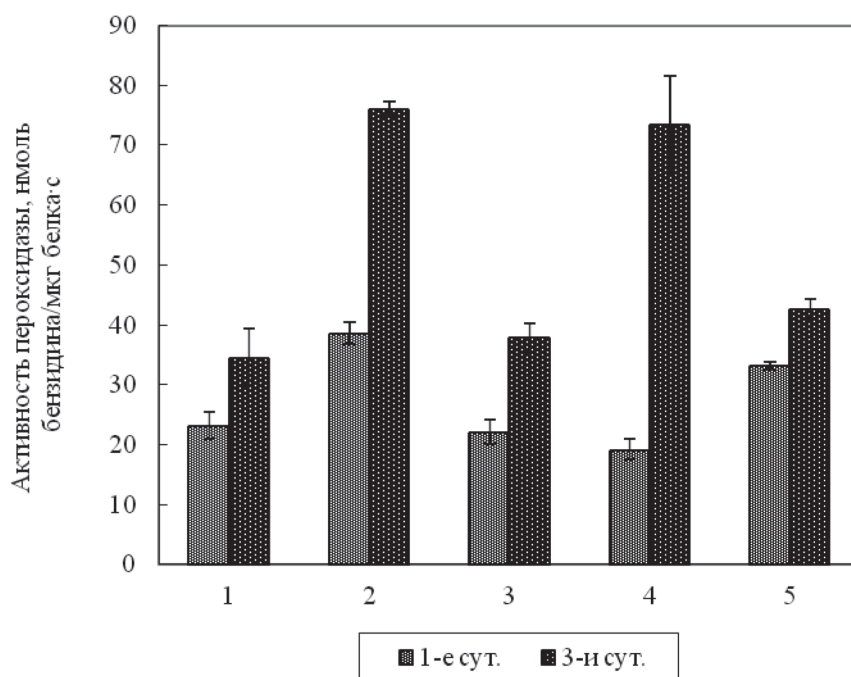


Рис. 4. Влияние СК на общую пероксидазную активность в проростках ячменя разного возраста в условиях гипертермии и заражения патогенным грибом *B. sorokiniana* (1 – контроль; 2 – *B. sorokiniana*; 3 – СК; 4 – *B. sorokiniana* + ТШ; 5 – *B. sorokiniana* + ТШ + СК)

не сказывалась на активности пероксидазы незараженных растений в течение всего периода роста, но оказывала существенное влияние на активность фермента в инфицированных растениях. Так, если в предобработанных СК здоровых растений активность фермента была сопоставима со значениями контрольного варианта (рис. 4), то в обработанных СК листьях через 3 сут после инокуляции *B. sorokiniana* активность этого фермента превышала аналогичный показатель контрольных растений более чем в 2 раза, однако не превышала значений при инфицировании. В обработанных СК растениях ячменя в условиях совместного действия абиотического и биотического факторов отмечено повышение активности фермента в течение 1-х суток и резкое падение на 3-и сутки по сравнению с его активностью у необработанных СК растений, однако несколько превышающей значения контрольного варианта.

Решающая роль в адаптации растений к воздействию неблагоприятных факторов среды принадлежит защитным биохимическим системам, индуцируемым под влиянием этих факторов. Одной из важных защитных реакций растений на действие биогенных и абиогенных стрессоров является активация фенольного метаболизма и, в частности, синтеза фермента, катализирующего первую и скорость-лимитирующую реакцию фенилпропаноидного пути (дезаминирование фенилаланина) – ФАЛ. Показано, что под действием СК происходит усиление активности гидролитических и протеолитических ферментов, участвующих в защитных реакциях растений [23]. Однако в литературе практически отсутствуют данные относительно изменения активности ФАЛ в растениях при действии СК. Исходя из этого, было исследовано воздействие патогенной инфекции *B. sorokiniana* и СК на активность ФАЛ в зеленых проростках ячменя (рис. 5).

Исследование активности ФАЛ – ключевого фермента биосинтеза фенольных соединений в обработанных СК зеленых проростках ячменя после воздействия на них патогенной инфекции как отдельно, так и в сочетании с гипертермией показало, что активность ФАЛ была ниже контрольного уровня в инфицированных растениях и не зависела от действия СК (рис. 5). По-видимому, обработка экзогенной СК создает ее избыток в растении, что может неблагоприятно сказываться на ростовых процессах растений. При этом, вероятно, активируются регуляторные механизмы, приводящие к торможению биосинтеза эндогенной СК (путем ингибирования ФАЛ через снижение ее активности), участвующей в образовании ее предшественника.

Заключение. В ходе изучения действия экзогенной СК на рост и развитие инфицированных *B. sorokiniana* зеленых проростков ячменя получены данные о ростстимулирующем влиянии СК

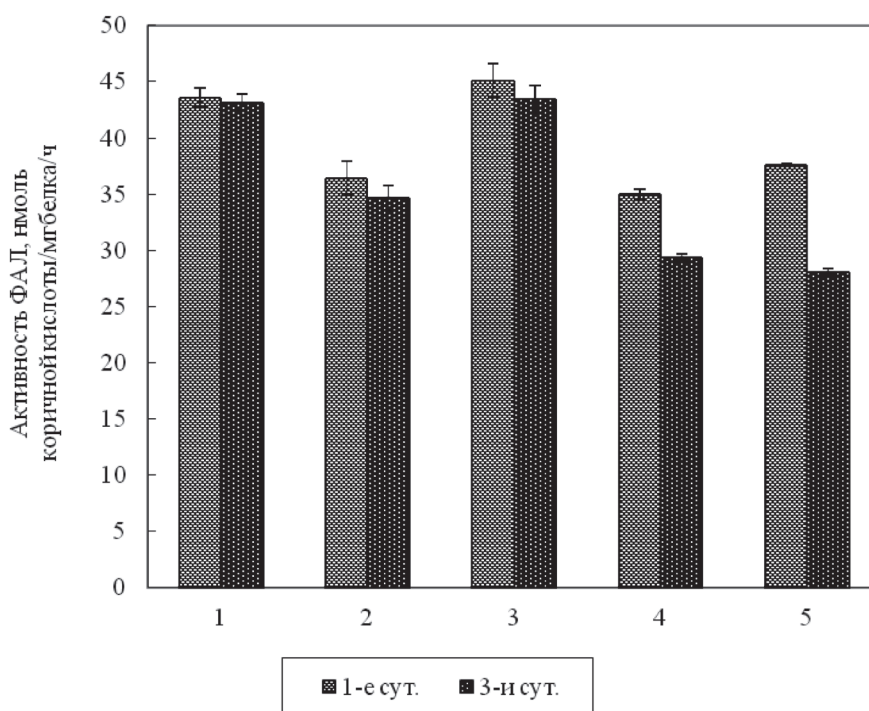


Рис. 5. Влияние СК на активность ФАЛ в проростках ячменя в условиях гипертермии и заражения патогенным грибом *B. Sorokiniana* (1 – контроль; 2 – *B. sorokiniana*; 3 – СК; 4 – *B. sorokiniana* + ТШ; 5 – *B. sorokiniana* + ТШ + СК)

как на надземную, так и на подземную части проростков ячменя, инфицированных патогенным грибом в условиях оптимальной температуры и гипертермии. Предобработка растений ячменя СК оказывает защитный эффект на пигментный аппарат инфицированных растений, предотвращая снижение содержания фотосинтетических пигментов, вызванное патогенной инфекцией, путем увеличения их количества в тканях листа. Анализ действия патогенной инфекции на функциональную активность фотосинтетического аппарата проростков ячменя выявил нарушение эффективности протекания фотохимических реакций в реакционных центрах ФС 2, обусловленное снижением максимальной и вариабельной флуоресценции Хл. Положительное действие СК в условиях биотического стресса, вызываемого патогеном *B. sorokiniana*, проявлялось в нормализации функционирования фотосинтетического аппарата. Об этом свидетельствуют данные РАМ-флуориметрии, из которых видно, что предобработка проростков ячменя СК способствовала повышению уровня максимальной флуоресценции в инфицированных проростках ячменя почти до значений контрольного варианта. СК способствует также восстановлению нарушенной патогеном функциональной активности ФС 2 хлоропластных мембран в условиях совместного действия биотического и абиотического факторов. Данный результат указывает на защитную роль СК в поддержании стабильности фотосинтетических мембран, что обеспечивает нормальное протекание фотохимических реакций ФС 2 в инфицированных проростках ячменя.

Исследование действия СК на окислительный статус растений ячменя в условиях биотического стресса выявило увеличение общей активности клеточных пероксидаз, играющих важную роль в защите от окислительного стресса. Существенное повышение активности этой полифункциональной ферментной системы, осуществляющей детоксикацию АФК, судя по всему, способствовало тому, что в условиях патогенной инфекции содержание пероксида водорода и продуктов пероксидного окисления липидов клеточных мембран растений не превышало контрольный уровень. Можно предположить, что именно пероксидаза определяет степень устойчивости растений к фитопатогену в данных условиях.

Предобработка растений ячменя СК, инфицированных затем фитопатогенным грибом как на фоне ТШ, так и без него приводила к существенному росту (на 73 и 66 % соответственно) активности НАДФН-оксидазы, ключевого фермента НАДФН-оксидазной сигнальной системы в развитии окислительного стресса. Однако такой резкий всплеск активности фермента не приводил

к усилению процессов ПОЛ, что, по-видимому, можно объяснить увеличением активности пероксидазы, подавляющей генерацию пероксида водорода.

Таким образом, установлено, что салициловая кислота положительно влияет на устойчивость зеленых проростков ячменя (*Hordeum vulgare* L.) при совместном воздействии на них патогенной инфекции *Bipolaris sorokiniana* и гипертермии. Это выражается в нормализации функционирования фотосинтетического аппарата, снижении процессов пероксидного окисления липидов клеточных мембран, повышении пула H₂O₂, участвующей в запуске защитных систем клетки, и усилении активности пероксидаз.

Список использованной литературы

1. *Bipolaris sorokiniana*, a cereal pathogen of global concern: cytological and molecular approaches towards better control / J. Kumar [et al.] // Mol. Plant Pathol. – 2002. – Vol. 3, iss. 4. – P. 185–195.
2. Duveiller, E. Pathogenicity of *Bipolaris sorokiniana* isolates from wheat roots, leaves and grains in Mexico / E. Duveiller, G. Altamirano // Plant Pathol. – 2000. – Vol. 49, iss. 2. – P. 235–242.
3. Яруллина, Л. Г. Клеточные механизмы формирования устойчивости растений к грибным патогенам / Л. Г. Яруллина, Р. И. Ибрагимов. – Уфа: Гилем, 2006. – 228 с.
4. Горовой, Л. Ф. Системная индуцированная устойчивость растений и препарат нового поколения биофунгицид «Микосан» / Л. Ф. Горовой // Посібник укр. хлібороба. – 2012. – № 1. – С. 178–186.
5. Содержание салициловой кислоты в листьях проростков озимой пшеницы различной устойчивости к фитопатогенам / Л. А. Крючкова [и др.] // Физиол. и биохим. культур. раст. – 2006. – Т. 38, № 1. – С. 45–52.
6. Alvarez, M. A. Salicylic acid in machinery of hypersensitive cell death and disease resistance / M. A. Alvarez // Plant Mol. Biol. – 2000. – Vol. 44, iss. 3. – P. 429–442.
7. Salicylic acid mediated by the oxidative burst is a key molecule in local and systemic responses of cotton challenged by an avirulent race of *Xanthomonas campestris* pv *malvacearum* / C. Martinez [et al.] // Plant Physiol. – 2000. – Vol. 122, N 3. – P. 757–766.
8. Шлык, А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев. / А. А. Шлык // Биохимические методы в физиологии растений. – М.: Наука, 1971. – С. 154–170.
9. A highly sensitive fluorescent micro-assay of H₂O₂ release from activated human leukocytes using a dehydroxyphenoxazine derivative / J. G. Mohanty [et al.] // J. Immunol. Meth. – 1997. – Vol. 202, N 2. – P. 133–141.
10. Гавриленко, В. Ф. Большой практикум по физиологии растений / В. Ф. Гавриленко, М. Е. Ладыгина, Л. М. Хандобина. – М.: Высш. школа, 1975. – 392 с.
11. Продукты перекисного окисления липидов как возможные посредники между воздействием повышенной температуры и развитием стресс-реакции у растений / Л. Н. Курганова [и др.] // Физиол. раст. – 1999. – Т. 46, № 2. – С. 218–222.
12. Pinton, R. Zinc deficiency enhanced NAD(P)H-dependent superoxide radical production in plasma membrane vesicles isolated from roots of bean plants / R. Pinton, I. Cakmak, H. Marschner // J. Exp. Bot. – 1994. – Vol. 45, N 1. – P. 45–50.
13. Protein measurement with the Folin phenol reagent / O. H. Lowry [et al.] // J. Biol. Chem. – 1951. – Vol. 193, N 2. – P. 265–275.
14. Первичный и вторичный метаболизм озимой пшеницы при холодовом закаливании и действии антиоксидантов / Н. А. Олениченко [и др.] // Прикл. биохим. и микробиол. – 2008. – Т. 44, № 5. – С. 523–529.
15. Корнеев, Д. Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла / Д. Ю. Корнеев. – Киев: Альтерпресс, 2002. – 188 с.
16. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Высш. школа, 1973. – 2-е изд. – 328 с.
17. Тарчевский, И. А. Сигнальные системы клеток растений / И. А. Тарчевский. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
18. Chen, Z. Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid / Z. Chen, H. Silva, D. F. Klessing // Science. – 1993. – Vol. 262, N 12. – P. 1883–1886.
19. Колупаев, Ю. Е. Активные формы кислорода как посредники в индуцировании теплоустойчивости проростков пшеницы салициловой кислотой / Ю. Е. Колупаев, Ю. В. Карпец // Физиол. и биохим. культур. раст. – 2007. – Т. 39, № 3. – С. 242–248.
20. Барабой, В. А. Механизмы стресса и перекисное окисление липидов / В. А. Барабой // Успехи совр. биол. – 1991. – Т. 111, вып. 6. – С. 923–932.
21. Sagi, M. Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases / M. Sagi, R. Fluhr // Plant Physiol. – 2006. – Vol. 141, N 2. – P. 336–340.
22. Wang, L. Salicylic acid-induced heat or cold tolerance in relation to Ca²⁺ homeostasis and antioxidant systems in young grape plants / L.-J. Wang, S.-L. Li // Plant Sci. – 2006. – Vol. 170, iss. 4. – P. 685–694.
23. Salicylic acid mediated by the oxidative burst is a key molecule in local and systemic responses of cotton challenged by an avirulent race of *Xanthomonas campestris* pv *malvacearum* / C. Martinez [et al.] // Plant Physiol. – 2000. – Vol. 122, N 3. – P. 757–766.

Поступила в редакцию 24.12.2016

УДК 604.4; 619:616.9; 619:577.27

Л. А. БАРАНОВА¹, И. Д. ВОЛОТОВСКИЙ¹, Д. С. БОРИСОВЕЦ², П. А. КРАСОЧКО²

АНАЛИЗ ЭКСПРЕССИИ ЦИТОКИНОВ ПРИ ИММУНИЗАЦИИ ТЕЛЯТ ИНАКТИВИРОВАННОЙ ВАКЦИНОЙ «БелВироПаст»

¹Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, Минск, Беларусь, e-mail: r344@ibp.org.by

²Институт экспериментальной ветеринарии им. С. Н. Вышелецкого,
Минск, Беларусь, e-mail: borisovets_biev@mail.ru

Проведен скрининг структурных белков патогенных бактерий и анализ экспрессии генов – маркеров иммунного ответа лимфоцитов животных, иммунизированных инактивированной вакциной «БелВироПаст» для профилактики инфекционного ринотрахеита, вирусной диареи, парагриппа-3 и пастереллеза крупного рогатого скота. Показано, что вакцинирование приводит к активации иммунной системы организма животного, о чем свидетельствует увеличение уровня экспрессии генов, регулирующих иммунный ответ. Согласно полученным данным, разработанная вакцина может быть использована для специфической профилактики вирусно-бактериальных респираторных заболеваний телят.

Ключевые слова: бактерии *Mannheimia haemolytica*, *Pasteurella multocida*, иммуноблоттинг, ПЦР, экспрессия, праймеры, технология Taqman.

L. A. BARANOVA¹, I. D. VOLOTOVSKI¹, D. S. BORYSOVETS², P. A. KRASOCHKO²

ANALYSIS OF THE CYTOKINES EXPRESSION IN IMMUNIZATION VACCINE-INACTIVATED CALF BY MEANS “BelViroPast”

¹Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: r344@ibp.org.by

²S. N. Vyshellesski Institute of Experimental Veterinary, Minsk, Belarus, e-mail: borisovets_biev@mail.ru

The screening of the structural proteins of pathogenic bacteria and analysis of gene expression markers of the immune response of lymphocytes of animals in the presence of inactivated vaccine for prophylaxis of bovine infectious rhinotracheitis, bovine viral diarrhoea, parainfluenza-3 and pasteurellosis of cattle “BelViroPast” was carried out. It was shown that vaccination causes activation of the immune system of the animal, as evidenced by an increase in the level of expression of genes that regulate the immune response. The findings are proof that the developed vaccine may be used for specific prevention viral and bacterial respiratory diseases of calves.

Keywords: bacteria *Mannheimia haemolytica*, *Pasteurella multocida*, immunoblotting, PCR, expression, primer, technology Taqman.

Введение. В структуре заболеваний крупного рогатого скота (КРС) заболевания вирусной этиологии у молодняка занимают одно из ведущих мест. В этиологической структуре респираторных заболеваний телят наибольшее значение играют вирусы инфекционного ринотрахеита, диареи, парагриппа-3, а также пастереллы и мангамии.

Инфекционный ринотрахеит КРС характеризуется поражением верхних дыхательных путей и конъюнктивитом. Результаты проведенных ранее исследований показали, что инфекционный ринотрахеит встречается у 61–65 % коров и у 45–60 % телят. Вирусная диарея КРС – контагиозная болезнь, встречающаяся преимущественно у молодых животных и характеризующаяся эрозивно-язвенным воспалением слизистых оболочек пищеварительного тракта. Имеются данные, что вирусная диарея встречается у 85–95 % коров и у 60–100 % телят. Парагрипп-3 КРС – остропротекающая контагиозная вирусная болезнь с поражением органов дыхания, характерная главным образом для телят. Установлено, что парагрипп-3 встречается у 45–55 % коров и у 50–60 % телят.

Особую роль в развитии патологии легких у жвачных животных играют вторичные бактериальные инфекции. Как правило, нормальная (условно-патогенная) микрофлора верхних дыхательных путей клинически здоровых животных (*Mannheimia haemolytica*, *Pasteurella multocida* (типы А и Д), *Actinomyces pyogenes*, *Haemophilus somnus* и *Mycoplasma bovis*) вызывает развитие вторичных инфекций после действия вирусов. Молниеносность течения болезни, массовое заболевание телят до месячного возраста, обширные геморрагические поражения легких обусловлены паразитированием микроорганизма, известного в настоящее время как *Mannheimia haemolytica* (*Pasteurella haemolytica*). Данный микроорганизм является одним из наиболее важных респираторных патогенов домашних жвачных и вызывает острую пневмонию у молодняка и взрослых животных [1, 2].

В этой связи наиболее актуальными задачами являются разработка и внедрение в практику ветеринарии новых отечественных высокоэффективных средств специфической профилактики вирусно-бактериальных инфекций телят. Исследование экспрессии генов, участвующих в формировании иммунного ответа организма телят, важно при разработке средств специфической профилактики вирусно-бактериальных респираторных заболеваний и при оценке их эффективности.

Инактивированные вакцины, как известно, индуцируют преимущественно гуморальный иммунный ответ по Th2 типу вследствие экзогенной презентации антигенов [3]. Однако при использовании некоторых вакцин выявлена активация не только интерлейкинов, обуславливающих развитие гуморального иммунитета (И-1 β , И-4, И-6, И-10), но и маркеров клеточного иммунитета (И-2, И-12, TNF α , IFN γ), индуцирующих иммунный ответ по Th1 типу. Показано, например, что использование вакцины против клещевого энцефалита активирует цитокины, не типичные для индукции иммунного ответа по Th2 типу [4].

Интерлейкины, относящиеся к растворимым внутриклеточным медиаторам (цитокинам), играют ключевую роль в развитии иммунного ответа клетки. Интерлейкины И-2, И-8 и И-12 и TNF α относятся к провоспалительным цитокинам и участвуют в формировании воспалительного иммунного ответа [5]. Индукторами синтеза цитокина служат микробные компоненты и продукты. Было показано, что И-12 является ключевым цитокином для усиления клеточно-опосредованного иммунного ответа и инициации эффективной противoinфекционной защиты против вирусов, бактерий, грибов и простейших [6]. Противовоспалительные цитокины И-10 и И-4, играющие большую роль в ограничении развития воспаления и поддержании гомеостаза при воспалительной реакции, как правило, подавляют синтез провоспалительных цитокинов [7]. Дисбаланс между провоспалительными и противовоспалительными цитокинами играет ключевую роль в развитии аутоиммунных состояний, хронизации и прогрессировании воспалительных заболеваний [8].

Цель исследования – скрининг структурных белков патогенных бактерий и анализ экспрессии генов – маркеров иммунного ответа лимфоцитов животных, иммунизированных средством специфической профилактики вирусно-бактериальных респираторных заболеваний крупного рогатого скота.

Объекты и методы исследования. В качестве объектов исследования использовали штаммы бактерий *Mannheimia haemolytica*, *Pasteurella multocida* и лимфоциты крови КРС.

В качестве средства специфической профилактики вирусно-бактериальных респираторных заболеваний для иммунизации КРС использовали биопрепарат «Вакцина инактивированная для профилактики инфекционного ринотрахеита, вирусной диареи, парагриппа-3 и пастереллеза крупного рогатого скота («БелВироПаст») производства РУП «Институт экспериментальной ветеринарии им. С. Н. Вышелесского».

Вакцину вводили телятам 8–12-, 30–35-дневного возраста и коровам в период сухостоя на базе двух животноводческих хозяйств: ОАО «Щомыслица» Минского района и СПК «Жуховичи» Кореличского района Гродненской области согласно представленной в таблице схеме.

С целью проведения анализа экспрессии генов – маркеров иммунного ответа лимфоцитов животных до введения, через 28 и 56 сут после первичной иммунизации у животных была взята кровь, которую стабилизировали гепарином.

Схемы иммунизации биопрепаратом «Вакцина инактивированная для профилактики инфекционного ринотрахеита, вирусной диареи, парагриппа-3 и пастереллеза крупного рогатого скота» («БелВироПаст»)

Группа животных	Животные	К-во голов	Доза и кратность введения вакцины
Опытная группа 1	Телята 8–12-дневного возраста	5	1,0 см ³ однократно
Опытная группа 2	Телята 8–12-дневного возраста	5	1,0 см ³ двукратно с интервалом 21–28 дней
Опытная группа 3	Телята 30–35-дневного возраста	21	2,0 см ³ однократно
Опытная группа 4	Телята 30–35-дневного возраста	21	2,0 см ³ двукратно с интервалом 21–28 дней
Опытная группа 5	Коровы в период сухостоя	9	3,0 см ³ однократно
Опытная группа 6	Коровы в период сухостоя	11	3,0 см ³ двукратно с интервалом 21–28 дней
Контрольная группа 1	Телята 8–12-дневного возраста	5	Физ. раствор
Контрольная группа 2	Телята 30–35-дневного возраста	6	Физ. раствор
Контрольная группа 3	Коровы в период сухостоя	5	Физ. раствор

Для определения специфичных белков в образцах бактерий *Pasteurella multocida* и *Mannheimia haemolytica* использовали аналитический метод Вестерн-блоттинга [9]. Электрофоретическое разделение белков в полиакриламидном геле проводили в Tris-Glycine-SDS буферной системе.

Перенос белков на нитроцеллюлозную мембрану осуществляли на приборе TRANS-BLOT SEMIDRY BIO RAD. Исследуемые белки детектировали методом «сэндвича» с использованием антител. Для иммуноблоттинга в качестве первичных антител брали сыворотку переболевших пастереллезом животных с титром антител 5–6 log₂. Взаимодействие с сывороткой проводили при 50-кратном разведении последней. В качестве вторичных антител использовали антивидовой конъюгат (моноклональные антитела к IgG КРС, меченные пероксидазой).

Получение лимфоцитов проводили согласно стандартной методике выделения мононуклеаров периферической крови в градиенте плотности смеси фиколл–урографин [10].

РНК выделяли из лимфоцитов периферической крови с помощью набора GeneJet RNA purification kit (Fermentas, Литва). Далее на приборе NanoDrop 2000 измеряли концентрацию РНК. Доведя концентрацию до 150 нг/мкл, на матрице РНК методом обратной транскрипции с oligo(dT) праймерами получали кДНК в соответствии с протоколом производителя (Fermentas). После синтеза кДНК концентрацию в образцах выравнивали по оптической плотности при λ = 260 нм.

Уровень экспрессии генов определяли по критерию транскрипции при проведении ПЦР в реальном времени. Для количественной оценки полученных результатов использовали технологию TaqMan, при которой применяют ДНК-зонды со встроенной флуоресцентной меткой в 5'-положении, гасителем флуоресценции в 3'-положении и фосфатной группой в 3'-положении.

Результаты и их обсуждение. Методом иммуноблоттинга был идентифицирован ряд специфических белков, характерных для данных бактериальных культур (рис. 1). Для *Pasteurella multocida* идентифицирован ряд иммуногенных белков. Среди них белок с молекулярной массой

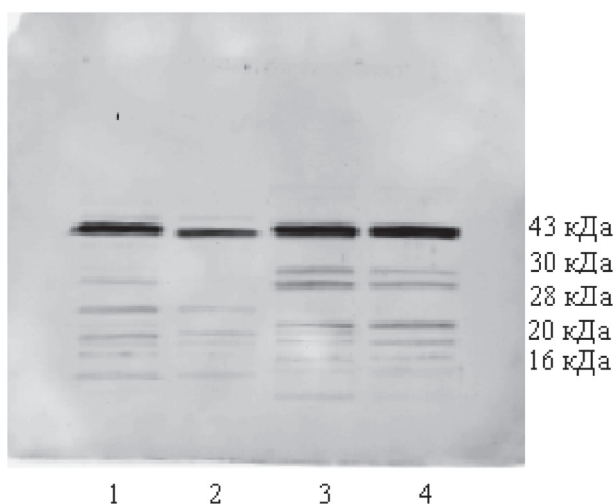


Рис. 1. Иммуноблоттинг белков *Pasteurella multocida* (1, 2) и *Mannheimia haemolytica* (3, 4)

16 кДа, гомологичный белку Р6 *Haemophilus influenzae*, широко распространенному среди всех соматических серотипов и вызывающему защитную иммунную реакцию при инфицировании животных [11]. Белок с молекулярной массой 30 кДа гомологичен липопротеину с молекулярной массой 28 кДа *Haemophilus influenzae* [12]. Он может рассматриваться в качестве кандидата на один из компонентов вакцин. Идентифицированы липопротеины с молекулярной массой 43 и 20 кДа, относящиеся к семейству глицерофосфодиэстераз. Липопротеин OmpA с молекулярной массой 28 кДа хотя и является поверхностным и антигенным белком, но не может быть использован в качестве иммуногена, поскольку использование его для вакцинации не обеспечивает полную защиту организма от бактериальной инфекции, вызываемой *P. multocida* [13].

Далее была исследована экспрессия генов цитокинов, участвующих, как известно, в индукции иммунного ответа при вакцинировании. Оценивали уровни экспрессии генов цитокинов ИЛ-2, ИЛ-4, ИЛ-10 и TNF α в образцах лимфоцитов телят после вакцинации биопрепаратом «БелВироПаст» против инфекционного ринотрахеита, вирусной диареи, парагриппа-3, пастереллеза и мангамий.

Показано, что уровни экспрессии исследуемых интерлейкинов и TNF α изменяются у вакцинированных животных по сравнению с таковыми у контрольных животных (рис. 2). Установлено увеличение уровней экспрессии генов цитокинов ИЛ-2, ИЛ-4, ИЛ-10 и TNF α во всех группах вакцинированных животных. Наиболее значительное увеличение уровня экспрессии наблюдалось для ИЛ-10.

Активность цитокинов (ИЛ-2, ИЛ-4, ИЛ-10 и TNF α) после иммунизации животных инактивированной вакциной «БелВироПаст» свидетельствует об активации макрофагов, Т- и В-лимфоцитов [14]. Активация ИЛ-2 и TNF α указывает на индукцию иммунного ответа по Th1 типу, что оказывается не типичным для очищенных белков, являющихся экзогенными антигенами, индуцирующими иммунный ответ по Th2 типу [4].

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что при иммунизации инактивированной вакциной происходит активация транскрипции как генов интерлейкинов ИЛ-4, ИЛ-10, обеспечивающих гуморальное звено иммунитета по Th2 типу с участием Th2-хелперов, стимулирующих продукцию иммуноглобулинов, так и активация генов цитокинов ИЛ-2 и TNF α , индуцирующих иммунный ответ по Th1 типу с участием Th1-хелперов. Активация транскрипции мРНК ИЛ-4, ИЛ-10 в условиях организма стимулирует процесс выработки антител.

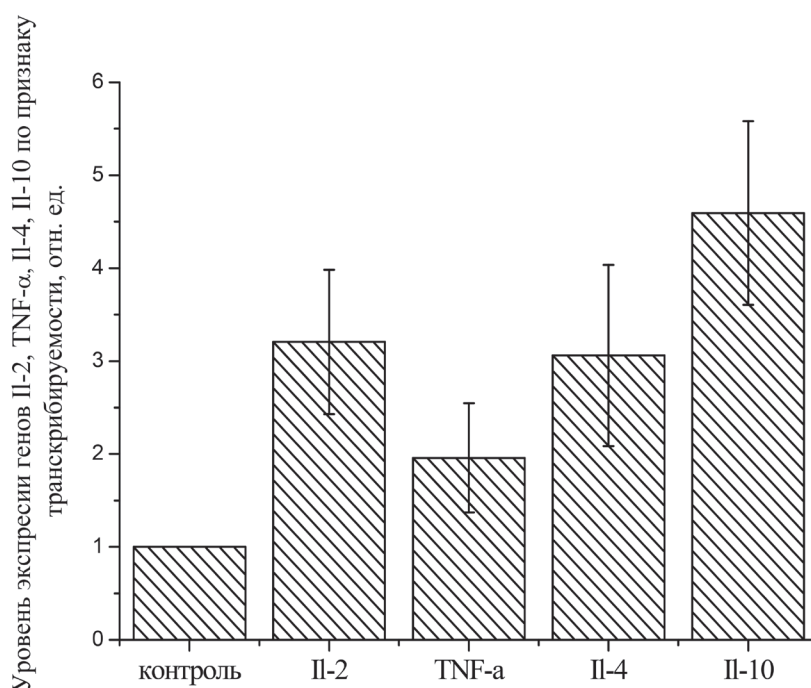


Рис. 2. Уровни экспрессии генов ИЛ-2, ИЛ-4, ИЛ-10 и TNF α в лимфоцитах после иммунизации инактивированной вакциной «БелВироПаст» для профилактики инфекционного ринотрахеита, вирусной диареи, парагриппа-3 и пастереллеза крупного рогатого скота. Данные представлены в виде среднего \pm SD, $n = 3$

Заключение. Таким образом, при иммунизации животных инактивированной вакциной «БелВироПаст» для профилактики инфекционного ринотрахеита, вирусной диареи, парагриппа-3 и пастереллеза крупного рогатого скота активируется иммунная система организма животного, о чем свидетельствует увеличение уровня экспрессии генов, регулирующих иммунный ответ. Согласно полученным данным, разработанная вакцина может быть использована для специфической профилактики вирусно-бактериальных респираторных заболеваний телят.

Список использованной литературы

1. Respiratory tract disease and mucosal colonization by *Pasteurella haemolytica* in transported cattle / G. H. Frank [et al.] // *Am. J. Vet. Res.* – 1996. – Vol. 57. – P. 1317–1320.
2. Brogden, K. A. *Pasteurella haemolytica* complicated respiratory infections in sheep and goats / K. A. Brogden, H. D. Lehmkuhl, R. C. Cutlip // *Vet. Res.* – 1998. – Vol. 29. – P. 233–254.
3. Сравнение экспрессии генов цитокинов у мышей, иммунизированных или зараженных вирусом клещевого энцефалита / О. В. Морозова [и др.] // *Интерферон-2011*: сб. ст. – 2012. – С. 461–465.
4. Игнатъев, Г. М. Активность цитокинов при иммунизации вакциной против клещевого энцефалита в эксперименте / Г. М. Игнатъев, М. С. Воробьева, Е. В. Отрашевская // *Вопр. вирусологии.* – 2003. – № 2. – С. 22–25.
5. Медуницын, Н. В. *Вакцинология* / Н. В. Медуницын. – М.: Триада-Х, 2004. – 446 с.
6. Lucey, D. R. Type 1 and type 2 cytokine dysregulation in human infectious, neoplastic, and inflammatory diseases / D. R. Lucey, M. Clerici, G. M. Shearer // *Clin. Microbiol. Rev.* – 1996. – Vol. 9, N 4. – P. 532–562.
7. Koj, A. From the obscure and mysterious acute phase response to toll-like receptors and the cytokine network / A. Koj // *Curr. Immunol. Rev.* – 2008. – N 4. – P. 199–214.
8. Мордвинов, В. А. Цитокины: биологические свойства и регуляция экспрессии гена интерлейкина-5 человека / В. А. Мордвинов, Д. П. Фурман // *Вестн. ВОГиС.* – 2009. – Т. 13, № 1. – С. 53–67.
9. Burnette, W. N. Western blotting: Electrophoresis transfer of proteins from sodium dodecyl sulfate-polyacrylamide gels to unmodified nitrocellulose and radioactive detection with antibody and radioiodinated protein A / W. N. Burnette // *Anal. Biochem.* – 1981. – Vol. 112, N 2. – P. 195–203.
10. Индукция активных форм кислорода и структурная модификация мембран лимфоцитов человека под влиянием углеродных нанотрубок / Е. В. Жорник [и др.] // *Биофизика.* – 2012. – Т. 57, № 3. – С. 446–453.
11. *Pasteurella multocida* produces a protein with homology to the P6 outer membrane protein of *Haemophilus influenzae* / R. W. Kasten [et al.] // *Infect. Immun.* – 1995. – Vol. 63. – P. 989–993.
12. Cooney, B. J. Three contiguous lipoprotein genes in *Pasteurella haemolytica* A1 which are homologous to a lipoprotein gene in *Haemophilus influenzae* type b / B. J. Cooney, R. Y. Lo // *Infect. Immun.* – 1993. – Vol. 61. – P. 4682–4688.
13. Characterization of, and immune responses of mice to, the purified OmpA-equivalent outer membrane protein of *Pasteurella multocida* serotype A:3 (Omp28) / N. T. Gatto [et al.] // *Vet. Microbiol.* – 2002. – Vol. 87. – P. 221–235.
14. Игнатъев, Г. М. Продукция некоторых цитокинов при экспериментальной инфекции вирусом клещевого энцефалита у мышей / Г. М. Игнатъев, Е. В. Отрашевская, М. С. Воробьева // *Вопр. вирусологии.* – 2003. – № 1. – С. 18–21.

Поступила в редакцию 14.01.2016

УДК 599.742:574.3

В. Я. СІДАРОВІЧ, І. А. САЛАВЕЙ

СТАН АСАМБЛЕЙ І ГІЛЬДЫЙ ХРЫБЕТНЫХ ДРАПЕЖНІКАЎ У АДНОСНА НАТУРАЛЬНЫМ ПРЫРОДНЫМ КОМПЛЕКСЕ ПААЗЁРСКАЙ ПУШЧЫ

Навукова-практычны цэнтр НАН Беларусі па біярэсурсах, Мінск, Беларусь, e-mail: soloveji@tut.by

Оценены плотности популяций позвоночных хищников, проанализирована видовая структура их ассамблей и гильдий, описана размерная структура на модельной территории Поозёрской пушчи, что характеризует относительно естественное их состояние.

Сообщество позвоночных хищников Поозерской пушчи довольно разнообразно по составу и включает 42 вида. В теплый сезон наибольший видовой состав выявлен в ассамблеях дневных хищных птиц и хищных млекопитающих (17 и 12 видов), а в холодный сезон – у хищных млекопитающих (10-11 видов), дневные хищные птицы представлены только 5 видами. Видовой состав сов мало изменялся сезонно (9 и 7 видов). Основу сообщества по плотности и биомассе в теплый сезон составляли змеи, в холодный – хищные млекопитающие.

В течение года в структуре позвоночных хищников преобладали мелкоразмерные виды (до 0,5 кг). В ассамблее хищных млекопитающих и дневных хищных птиц доминировала группа среднеразмерных видов почти в течение всего года, а у сов и змей – мелкоразмерных.

В Поозерской пушче в теплый сезон выявлено 10 гильдий позвоночных хищников, в холодный сезон – 8. В теплый сезон доминировала гильдия батрахофагов, в холодный – мюзифаги, в начале холодного сезона значительно представлены генералисты, а в конце – потребители падали.

Ключевые слова: позвоночные хищники, ассамблеи, хищные млекопитающие, дневные хищные птицы, совы, змеи, видовое богатство, размерная структура, гильдии, Поозерская пушча.

V. Ya. SIDAROVICH, I. A. SOLOVEY

THE STRUCTURE OF THE ASSEMBLAGES AND THE GUILD OF VERTEBRATE PREDATORS IN RELATIVELY NATURAL COMPLEX OF PAAZIERRE FOREST

*Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus for bioresources,
Minsk, Belarus, e-mail: soloveji@tut.by*

Estimated population density of vertebrate predators, analyzed species composition of the community assemblages and guilds, dimensional structure is described in the model forest territories of Paazierre Forest, which is characterized by relatively natural state of vertebrate predators.

Community vertebrate predators of Paazierre Forest is characterized by fairly large species richness (42 species). During the warm season on the density and biomass of the populations were dominate snakes, and in the cold season were predatory mammals. The largest species composition in the warm season were the assemblage of birds of prey and predatory mammals (17 species and 12), and in the cold season were carnivorous (10–11 species), owl – 7 species and birds of prey – only 5 species.

During the year, the structure of vertebrate predators dominated small predators (up to 0.5 kg). The assemblage of predatory mammals and birds of prey have dominated the group of medium-sized species almost throughout the year, while owls and snakes – small predators.

In Paazierre Forest in the warm season revealed 10 guilds vertebrate predators, and in the cold season – 8 guilds. In the warm season dominated by the guild of frog eaters, and in the cold season dominated by the guild of rodent eaters and generalists are presented at the beginning of the cold season, and in the end cold season – guild of carrion consumers.

Keywords: vertebrate predators, assemblage, carnivorous mammals, birds of prey, owls, snakes, species diversity, dimensional structure, guild, Paazierre Forest.

Уводзіны. Назіраюцца радыкальныя змены структуры (а таму і функцыянавання) асамблей і гільдый хрыбетных драпежнікаў пры карэннай трансфармацыі натуральных прыродных комплексаў да стану інтэнсіўнага аграрнага ландшафту ці рэкрэацыйна-ўрбанізаванага прадмесця.

Нягледзячы на відавочнасць асноўных прычын гэтага працэсу (звядзенне лясоў, асушальная меліярацыя і ўрбанізацыйна-рэкрэацыйны працэс), асноўныя яго заканамернасці, прынамсі ў Еўропе, нікім не даследаваліся на сістэмным ўзроўні, г. зн. на ўзроўні такіх сістэмных адзінак, як асамблей (сукупнасць філагенетычна блізкіх відаў, якія стала існуюць у межах пэўнай прыроднай зоны з характэрнай для яе эвалюцыйна склаўшайся фаўнай) і гільдыі (сукупнасць відаў жывёл, якія спажываюць падобныя харчовыя рэсурсы) хрыбетных драпежнікаў. Адсутнасць такіх даследаванняў палягае перш за ўсё ў нястачы адпаведнай поўнай інфармацыі аб адносна натуральным стане драпежнікаў, таму вывучэнне антрапагенна абумоўленых зменаў структуры іх асамблей і гільдыі немагчыма.

У Беларусі закладзены адпаведны базіс для падобных даследаванняў, бо вывучэнне відавога саставу хрыбетных драпежнікаў Паазёрскай пушчы на працягу многіх гадоў дазволіла назапасіць вялікі матэрыял, які адлюстроўвае адносна натуральны іх стан [1]. Сапраўды, у Паазёрскай пушчы ў асноўным ёсць толькі адзін чыннік антрапагеннай трансфармацыі тэрыторыі – лесаэксплуатацыя. У экалагічнай структуры дамінуюць лясы (83 %). Доля адчыненых біятопаў складае толькі 17 %, ды і яны з большага складзены адносна натуральнымі біятопамі – мурожнымі лугамі і нізіннымі багнамі, а для сельскагаспадарчых патрэб і пад паселішчы чалавека прыпадае толькі каля 5 % мадэльнай тэрыторыі.

Мэта даследавання – вызначыць відавы састаў і ацаніць шчыльнасць папуляцый хрыбетных драпежнікаў, паказаць стан (відавы склад, шчыльнасць, долю ў структуры) іх асамблей і гільдыі ў адносна натуральным прыродным комплексе Паазёрскай пушчы, як адпраўной кропкі для вызначэння змен у супольніцтве хрыбетных драпежнікаў на тэрыторыях з большай антрапагеннай трансфармацыяй прыроднага асяроддзя.

Матэрыялы і метады даследавання. Падлікі драпежнікаў праводзілі на падставе стандартных метадаў, спецыфічных для віда ці групы відаў [1–3]. Прывядзем асноўныя метадыкі падліку (без падрабязнага іх апісання) хрыбетных драпежнікаў: падлікі ваўка *Canis lupus*, рысі *Lynx lynx* і бурага мядзведзя *Ursus arctos* праводзілі на аснове мабільнага і кароткатэрміновага аб'езду і (або) абыходу сеткі дарог і квартальных ліній з карціраваннем перасячэнняў іх слядоў і далейшым падлікам асобін; падлікі ласіцы *Mustela nivalis* і гарнастаю *Mustela erminea* – шляхам вызначэння колькасці асобін на шматлікіх рэпрэзентатыўных па плошчы (не менш 1 км²) дзялянках; падлікі ліса звычайнага *Vulpes vulpes* (далей – ліс), лясной куны *Martes martes*, ляснога тхара *Mustela putorius* – метадам маршрутных рэгістрацый перакрываванняў іх натропаў і пераліку па формуле Формазава–Прыклонскага; падлікі каляводных відаў куніцавых – шляхам рэгістрацыі слядоў іх дзейнасці і падліку асобін у даліне вадацёку ў першай палове зімы; падлікі барсука *Meles meles* – шляхам разведвання ўсіх барсучых нор і вызначэння колькасці барсукоў у іх; падлікі дзённых драпежных птушак, янотападобнага сабакі *Nyctereutes procyonoides* і камёнкі *Martes foina* вяліся на рэпрэзентатыўна вялікіх дзялянках, што па сваёй экалагічнай структуры былі падобны да ўсяго мадэльнага тэрэну; падлікі соў – метадам маршрутных рэгістрацый тэрытарыяльных абаронных рэакцый соў пасля іх правакацыі (прайграванне фанаграм галасоў); падлікі змей – на трансектах пэўнай шырыні.

Ацэнка шчыльнасці (ШЧ) папуляцый драпежнікаў у межах біялагічнага году насіла сезонна-дэмаграфічны характар. ШЧ відаў хрыбетных драпежнікаў ацэньвалі ўзімку, што адлюстроўвала яе стан у пострэпрадуктыўны перыяд (сцюдзёны сезон), і на пачатку размнажэння, без уліку нашчадкаў біялагічнага году, які распачаўся, г. зн. у перадрэпрадуктыўны перыяд (цёплы сезон). Неабходнасць аналізу гэтых двух станаў структуры асамблей і гільдыі драпежнікаў абумоўлена не толькі сезонна-дэмаграфічным рухам у межах біялагічнага году, але і карэннымі сезоннымі зменамі відавога складу драпежнікаў у сувязі з гібернацыяй змей і шэрагу драпежных сысуноў, адлётам на поўдзень ледзь не паловы драпежных птушак і прылётам з поўначы касматаногога канюха *Buteo lagopus*. ШЧ папуляцый не ўсіх відаў можна ацаніць непасрэдна ў патрэбны сезон (напрыклад, ліса ці лясной куны – у пачатку размнажэння, соў – у сярэдзіне зімы), бо адпаведных метадык не існуе. У такіх выпадках колькасць пэўнага віда драпежніка ацэньвалі ў сезонны перыяд, які максімальна блізкі да патрэбнага. Напрыклад, зімовы стан драпежных сысуноў

ацэньвалі ў пачатку і напрыканцы зімы. Адпаведна, іх стан на пачатак зімы ўжываўся ў якасці гэтакага ў пострэпрадуктыўны перыяд, а напрыканцы зімы – як гэтакі ў перадрэпрадуктыўны перыяд. Што тычыцца соў, то іх падлічвалі напрыканцы сакавіка і ў першай палове красавіка, што разглядалася як зімовы, так і перадрэпрадуктыўны стан іх асамблеі. Паказчык ШЧ павінен адлюстроўваць сярэднеўзважаную ШЧ папуляцыі віду за шэраг гадоў ці ў разнастайнасці біятопаў. Таму намі ўлічваліся ўсе даныя па наяўнасці і размеркаванні пэўнага віду з улікам мазаічнай упакоўкі экалагічна адрозных месцаў жыхарства і мажлівых міжгадавых адрозненняў у іх колькасці. Адпаведна, для ацэнкі ШЧ папуляцый відаў, колькасць якіх моцна вагаецца, падлікі рабілі па досыць складанай схеме, якая дазваляла ўлічыць усе гэтыя складанасці.

Для ацэнкі відавой разнастайнасці структуры хрыбетных драпежнікаў выкарыстоўвалі індэкс Маргалефа (IM) і меру разнастайнасці Макінтоша, для вызначэння відавой разнастайнасці і дамінавання – індэкс Сімпсана (IC), для ацэнкі выраўненасці структуры – індэкс Камарга (IK). Параўнанне даных праводзілі з дапамогай *G*-тэста.

Вынікі і іх абмеркаванне. Відавая структура. Цалкам у Паазёрскай пушчы вызначаны 42 віды хрыбетных драпежнікаў, якія ўваходзяць у 4 асамблеі таксонамічных хрыбетных драпежнікаў з таксонаў Carnivora, Falconiformes, Strigiformes і Serpentes (табл. 1, 2). Сярод асамблей як па ШЧ, так і па біямасе (БМ) абсалютным дамінантам у цёплы сезон былі змеі (адпаведна 96,7 і 60,5 %), доля якіх была ў 46–255 ($G \geq 116,6$; $p \leq 0,01$) і 1,6–55 ($G \geq 5,61$; $p \leq 0,02$) разоў больш, чым астатніх, а ў сцюдзёны – драпежныя сысуны (паводле ШЧ – 78,3 % у першай палове зімы, калі янотападобны сабака знаходзіцца ў спячцы, і 81,5 % у другой палове зімы, калі ён становіцца актыўным (больш у 4,1–37 разоў; $G \geq 38,6$, $p \leq 0,01$); паводле БМ – 92,1–95,8 %, што больш у 16,4–80 разоў ($G \geq 92,6$; $p \leq 0,01$).

Табліца 1. **Відавы склад хрыбетных драпежнікаў Паазёрскай пушчы, іх шчыльнасць (асобін/100 км²) і біямаса (кг/100 км²)**

Від	Маса цела, г	Цёплы сезон				Першая палова сцюдзёнага сезона, калі янотападобны сабака знаходзіцца ў зімовым засонку				Другая палова сцюдзёнага сезона, калі янотападобны сабака выходзіць з зімовага засонку			
		асобін/ 100 км ²	%	кг/ 100 км ²	%	асобін/ 100 км ²	%	кг/ 100 км ²	%	асобін/ 100 км ²	%	кг/ 100 км ²	%
<i>Ursus arctos</i>	173 600	1,8	0,01	312,5	5,8	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Lynx lynx</i>	23 500	1,8	0,01	42,3	0,8	2,4	0,3	56,4	5,6	2,4	0,25	56,4	3,0
<i>Canis lupus</i>	39 000	1,3	0,01	50,7	0,9	1,6	0,2	62,4	6,2	1,6	0,17	62,4	3,3
<i>Vulpes vulpes</i>	6112	68,0	0,33	415,6	7,6	81,0	9,9	495,1	49,5	81	8,45	495,1	26,1
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	6487	138,0	0,68	895,2	16,5	–	–	–	–	138	14,39	895,2	47,2
<i>Martes martes</i>	1008	31,0	0,15	31,3	0,6	55,0	6,7	55,4	5,5	55	5,74	55,4	2,9
<i>Mustela nivalis</i>	67	67,0	0,33	4,5	0,08	334,0	40,7	22,4	2,2	334	34,83	22,4	1,2
<i>Mustela erminea</i>	160	4,6	0,02	0,7	0,01	13,4	1,6	2,1	0,2	13,4	1,40	2,1	0,1
<i>Mustela putorius</i>	831	31,0	0,15	25,8	0,5	52,0	6,3	43,2	4,3	52	5,42	43,2	2,3
<i>Neovison vison</i>	1007	37,0	0,18	37,3	0,7	62	7,6	62,4	6,2	62	6,5	62,4	3,3
<i>Lutra lutra</i>	7613	13,0	0,06	99,0	1,8	13	1,6	99,0	9,9	13	1,4	99,0	5,2
<i>Meles meles</i>	10 900	7,7	0,04	83,9	1,54	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Mustela lutreola</i>	814	28,6	0,14	23,3	0,43	28,6	3,5	23,3	2,3	28,6	3,0	23,3	1,2
<i>Aquila clanga, Aquila pomarina</i>	1597	7,8	0,04	12,5	0,23	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Circaetus gallicus</i>	1680	0,4	0,001	0,7	0,01	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Haliaeetus albicilla</i>	4500	1,4	0,01	6,3	0,1	1,4	0,2	6,3	0,6	1,4	0,2	6,3	0,3
<i>Accipiter gentiles</i>	1036	3,8	0,02	3,9	0,07	3,8	0,5	3,9	0,4	3,8	0,4	3,9	0,2
<i>Accipiter nisus</i>	199	4,0	0,02	0,8	0,01	4	0,49	0,8	0,08	4,0	0,4	0,8	0,04
<i>Buteo buteo</i>	844	25,0	0,1	21,1	0,4	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Buteo lagopus</i>	970	–	–	–	–	12,0	1,5	11,6	1,2	12,0	1,3	11,6	0,6
<i>Circus aeruginosus</i>	539	15,0	0,07	8,1	0,2	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Circus pygargus</i>	350	1,5	0,01	0,5	0,01	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Falco tinnunculus</i>	147	1,2	0,01	0,2	0,003	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pernis apivorus</i>	793	8,0	0,04	6,3	0,1	–	–	–	–	–	–	–	–

Від	Маса цела, г	Цёплы сезон				Першая палова сцюдзёнага сезона, калі янотападобны сабака знаходзіцца ў зімовым засонку				Другая палова сцюдзёнага сезона, калі янотападобны сабака выходзіць з зімовага засонку			
		асобін/ 100 км ²	%	кг/ 100 км ²	%	асобін/ 100 км ²	%	кг/ 100 км ²	%	асобін/ 100 км ²	%	кг/ 100 км ²	%
<i>Falco vespertinus</i>	163	0,1	0,001	0,02	<0,001	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Falco collumbaris</i>	171	1,4	0,01	0,2	0,004	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Falco subbuteo</i>	225	3,6	0,02	0,8	0,01	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Aquila chrysaetos</i>	4448	0,2	0,001	0,9	0,02	0,2	0,02	0,9	0,09	0,2	0,02	0,9	0,05
<i>Milvus migrans</i>	829	0,2	0,001	0,2	0,003	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pandion haliaetus</i>	1592	1,2	0,01	1,9	0,04	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Bubo bubo</i>	2666	0,2	0,001	0,5	0,01	0,2	0,02	0,5	0,05	0,2	0,02	0,5	0,03
<i>Strix aluco</i>	557	21,0	0,1	11,7	0,2	21,0	2,6	11,7	1,2	21,0	2,2	11,7	0,6
<i>Strix uralensis</i>	796	43,0	0,2	34,2	0,63	43,0	5,2	34,2	3,4	43,0	4,5	34,2	1,8
<i>Strix nebulosa</i>	1057	0,4	0,002	422,8	0,01	0,4	0,05	0,4	0,04	0,4	0,04	0,4	0,02
<i>Aegolius funereus</i>	145	35,0	0,2	5,1	0,09	35,0	4,3	5,1	0,5	35,0	3,6	5,1	0,3
<i>Glaucidium passerinum</i>	66	57,0	0,3	3,8	0,07	57,0	6,9	3,8	0,4	57,0	5,9	3,8	0,2
<i>Asio otus</i>	308	9,7	0,05	3,0	0,05	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Otus scops</i>	90	1,7	0,01	0,2	0,003	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Asio flammeus</i>	381	1,1	0,01	0,4	0,01	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Vipera berus</i>	87	1220,0	6,0	106,1	2,0	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Natrix natrix</i>	173	18420,0	90,7	3186,7	58,6	–	–	–	–	–	–	–	–
Усяго		20314,7	100	5438,5	100	821,0	100	1001,0	100	959,00	100,00	1896,2	100

З а ў в а г а. Плюс (+) азначае, што гэты від прысутнічае ў прыродным комплексе, але яго шчыльнасць невядома.

Табліца 2. Асамблеі хрыбетных драпежнікаў Паазёрскай пушчы,
іх шчыльнасць (асобін/100 км²) і біямаса (кг/100 км²)

Асамблея	Цёплы сезон				Першая палова сцюдзёнага сезона, калі янотападобны сабака знаходзіцца ў зімовым засонку				Другая палова сцюдзёнага сезона, калі янотападобны сабака выходзіць з зімовага засонку			
	асобін/ 100 км ²	%	кг/ 100 км ²	%	асобін/ 100 км ²	%	кг/ 100 км ²	%	асобін/ 100 км ²	%	кг/ 100 км ²	%
Carnivora	430,8	2,1 (63,3)*	2022,0	37,2	781,0	81,4	1817,0	95,8	643	78,3	921,7	92,1
Falconiformes	74,8	0,4 (12,1)	64,4	1,2	21,4	2,2	23,6	1,3	21,4	2,6	23,6	2,4
Strigiformes	169,1	0,8 (24,2)	59,3	1,1	156,6	16,3	55,7	2,9	156,6	19,1	55,7	5,6
Serpentes	19640	96,7	3292,8	60,5	–	–	–	–	–	–	–	–

З а ў в а г а. Адзначаная ў дужках доля (у %) разлічана без уліку відаў асамблеі змей Serpentes.

У цёплы сезон у Паазёрскай пушчы вызначаны 41 від хрыбетных драпежнікаў. Як па ШЧ, так і па БМ аснову супольніцтва хрыбетных драпежнікаў у цёплы сезон складалі вуж *Natrix natrix* (адпаведна 90,7 і 58,6 %) і гадзюка *Vipera berus* (6 %) (гл. табл. 1). Наступныя 5 відаў – янотападобны сабака, ліс, амерыканская норка *Neovison vison*, вераб'іны сычык *Glaucidium passerinum* і даўгахвостая кугакаўка *Strix uralensis* – мелі вельмі малую прадстаўленасць у відавой структуры (па 0,21–0,68 % кожны від), а астатнія віды – яшчэ меншыя долі. Гэтыя асаблівасці відавога саставу і структуры і вызначылі высокае значэнне індэксаў відавой разнастайнасці (ІМ = 3,93, мера разнастайнасці Макінтоша – 18 462) пры даволі вялікім узроўні дамінантнай структуры (ІС = 0,83) і вельмі малой выраўненасці (ІК = 0,05). Без уліку відаў асамблеі змей ІС ужо меў даволі малое значэнне – 0,09, а відавая структура стала больш выраўненанай (ІК = 0,32). У гэтым выпадку дамінуючае становішча мелі драпежныя сысуны (63,8 % па ШЧ і 94,2 % па БМ), потым совы (25,1 і 2,8 % адпаведна) і дзённыя драпежныя птушкі (11,1 і 3 %).

У сцюдзёны сезон у Паазёрскай пушчы вызначана ўсяго 22 віды (21, калі спіць янотападобны сабака), бо шмат відаў драпежнікаў адлятае на поўдзень або ідзе ў зімовы засонак. Хрыбетныя драпежнікі ўжо прадстаўлены трыма асамблеямі, бо змеі знаходзяцца ў гібернацыі. Аснову супольніцтва, як адзначана вышэй, складае асамблея драпежных сысуноў.

У відавой структуры дамінуюць у сцюдзёны сезон ласка, янотападобны сабака і ліс, наступнымі па ШЧ з'яўляюцца амерыканская норка, лясная куна, вераб'іны сычык, лясны тхор, даўгахвостая кугакаўка і касматаногі сыч *Aegolius funereus* (ад 3,7 да 6,5 % кожны). Але пры разліку паводле БМ ласка ўжо губляе статус дамінантнага віду, бо мае вельмі малую масу цела (у сярэднім усяго 67 г). Рэдкімі былі маркут *Aquila chrysaetos*, пугач *Bubo bubo* і барадатая кугакаўка *Strix nebulosa* (па 0,02–0,04 % кожны). У сувязі са значна меншай колькасцю відаў і наяўнасцю трох відаў-дамінантаў у сцюдзёны сезон відавая структура супольніцтва характарызавалася меншымі значэннямі індэксаў разнастайнасці (ІМ – 2,98 і 3,06, мера разнастайнасці Макінтоша – 369 і 394), малым узроўнем дамінантнай структуры (ІС – 0,17 і 0,20) і значна большай выраўненасцю (ІК = 0,33), чым у цёплы сезон.

Відавая структура супольніцтва хрыбетных драпежнікаў Паазёрскай пушчы статыстычна дакладна адрознівалася ў цёплы і сцюдзёны сезоны ($G \geq 213,4; p \leq 0,001$).

Памеравая структура. Пры разліках паводле ШЧ у памеравай структуры і ў цёплы, і ў халодны сезон абсалютна дамінавалі дробнапамеравыя (да 0,5 кг) віды – 46,3–97,6 % (табл. 3). Пры разліках паводле БМ у сцюдзёны сезон у памеравай структуры дамінавалі сярэднепамеравыя большыя віды – 0,1–79 %.

Табліца 3. Памеравая структура хрыбетных драпежнікаў Паазёрскай пушчы

Група відаў па памерам	Цёплы сезон				Першая палова сцюдзёнага сезона, калі янотападобны сабака знаходзіцца ў зімовым засонку				Другая палова сцюдзёнага сезона, калі янотападобны сабака выходзіць з зімовага засонку			
	асобін/ 100 км ²	%	кг/ 100 км ²	%	асобін/ 100 км ²	%	кг/ 100 км ²	%	асобін/ 100 км ²	%	кг/ 100 км ²	%
Буйныя (20 кг і болей)	4,9	0,03	405,5	7,5	4,0	0,4	118,8	6,3	4,0	0,5	118,8	11,9
Сярэднепамеравыя большыя (2,5–5 кг)	228,5	1,1	1501,4	27,6	233,8	24,4	1497,0	78,9	95,8	11,7	601,8	60,1
Сярэднепамеравыя меншыя (0,5–2,5 кг)	253,4	1,2	218,6	4,0	277,8	29,0	246,3	13,0	277,8	33,8	246,3	24,6
Дробныя (да 0,5 кг)	19827,9	97,6	3313,0	60,9	443,4	46,2	34,2	1,8	443,4	54,0	34,12	3,4

Буйныя драпежнікі (масай 20 кг і болей) прадстаўлены толькі ў асамблеі драпежных сысуноў і ўсяго трыма відамі (воўк – 26,5 % гэтай памеравай групы ў цёплы сезон, 45 % у сцюдзёны сезон; рысь – 36,7 % у цёплы сезон, 55 % у сцюдзёны сезон; буры мядзведзь – 36,7 % у цёплы сезон). Яны мелі вельмі малую долю ў супольніцтве па памеравай структуры як у цёплы (0,03 %), так і ў сцюдзёны (0,42 і 0,48 %) сезон (табл. 3). Пры разліку памеравай структуры паводле БМ іх доля была значна большай – 7,5 % у цёплы сезон, што болей, чым сярэднепамеравых меншых (у 1,9 раза; $G = 1,08, p = 0,25$), і 11,8 і 6,3 % у сцюдзёны сезон, што нават болей, чым дробнапамеравых (у 3,5 раза, 1 з 2 параўнанняў статыстычна дакладнае; $G = 4,91, p = 0,03$).

У цёплы сезон дамінуючая група дробнапамеравых відаў складаецца з 15 відаў. Такое моцнае дамінаванне звязана з вялікай ШЧ вужа і гадзюкі, якія ўваходзяць у катэгорыю дробнапамеравых відаў і складаюць у ёй адпаведна 92,9 і 96,2 % па ШЧ і 6,2 і 3,2 % па БМ. К відам з надта малой доляй у прапорцыі можна аднесці ласку (0,3 % па ШЧ і 0,1 % па БМ), касматаногога сыча (па 0,2 %) і вушастую саву *Asio otus* (па 0,1 %).

На астатнія катэгорыі – сярэднепамеравыя меншыя (0,5–2,5 кг), якія налічваюць 16 відаў, і сярэднепамеравыя большыя (2,5–20 кг), якія налічваюць 8 відаў, – прыпадае адпаведна 1,2 і 1,1 % па ШЧ і 4,0 і 27,6 % па БМ. Найбольшую долю ў групе сярэднепамеравых меншых складаюць даўгахвостая кугакаўка (17 % па ШЧ, 15,7 % па БМ), амерыканская норка (14,6 і 17 % адпаведна), лясная куна (12,2 і 14,3 %), лясны тхор (12,2 і 11,8 %), еўрапейская норка *Mustela lutreola* (11,3 і 10,7 %) і канюх-мышалоў *Buteo buteo* (10 і 9,7 %). Групу сярэднепамеравых большых у асноўным складаюць янотападобны сабака (60,4 і 59,6 % адпаведна) і ліс (29,8 і 27,7 %), затым ідуць выдра *Lutra lutra* (5,7 і 6,6 %) і барсук (3,4 і 5,6 %).

Калі разглядаць памеравую структуру без змей, то пры разліку па ШЧ папуляцый будучь дамінаваць групы сярэднепамеравых відаў (33,9 % сярэднепамеравыя большыя і 37,6 % сярэднепамеравыя меншыя), потым ідзе група дробнапамеравых (27,9 %) і буйных (0,7 %), а па БМ

дамінуюць сярэднепамеравыя большыя (70,0 %), затым ідуць буйнапамеравыя (18,9 %), сярэднепамеравыя меншыя (10,2 %) і дробныя (0,9 %) групы відаў. Пры такім разліку (без змей) сярод дробнапамеравых відаў дамінуюць ласка (35,7 % па ШЧ, 22,2 % па БМ), вераб'іны сычык (30,3 і 18,6 % адпаведна) і касматаногі сыч (18,6 і 25,1 %).

У сцюдзёны сезон у дамінуючай групе дробнапамеравых відаў пры разліку па ШЧ папуляцый налічваецца 5 відаў, дзе абсалютным дамінантам з'яўляецца ласка (75 % па ШЧ і 65,5 % па БМ). Затым ідзе група сярэднепамеравых меншых відаў – 29,0 % па ШЧ (9 відаў), якую ў асноўным складаюць тыя ж віды, што і ў цёплы сезон: амерыканская норка (22,3 % па ШЧ, 25,3 % па БМ), лясная куна (19,8 і 22,5 % адпаведна), лясны тхор (18,7 і 17,5 %), даўгахвостая кугакаўка (15,5 і 13,9 %) і еўрапейская норка (10,3 і 10,5 %). Наступнай па ўкладу ў памеравую структуру, разлічаную па ШЧ папуляцый, з'яўляецца група сярэднепамеравых большых відаў – 11,7 % у пачатку сцюдзёнага сезона і 24,4 % напрыканцы яго, калі янотападобны сабака выходзіць з зімовага засонку. На пачатку сцюдзёнага сезона ў ёй налічваецца 5 відаў, бо барсук і янотападобны сабака ідуць у зімовую спячку, дамінуюць ліс (84,6 % па ШЧ, 82,3 % па БМ), а субдамінантам з'яўляецца выдра (13,6 і 16,4 % адпаведна). Напрыканцы сцюдзёнага сезона, калі янотападобны сабака становіцца больш актыўны і выходзіць з зімай спячкі, у гэту групу ўваходзіць 6 відаў і дамінуюць, як і ў цёплы сезон, янотападобны сабака (59,0 % па ШЧ, 59,8 % па БМ) і ліс (34,6 і 33,1 % адпаведна).

Калі прааналізаваць памеравую структуру, разлічаную паводле БМ, то дамінантам з'яўляецца група сярэднепамеравых большых відаў (60,2 % у пачатку сцюдзёнага сезона і 79,0 % напрыканцы яго), потым ідзе група сярэднепамеравых меншых (13 і 24,6 % адпаведна), буйных (11,8 і 6,3 %) і дробных (3,4 і 1,8 %) відаў.

Разлічана сярэднеўзважаная маса драпежніка, якая адлюстроўвае масу сярэднестатыстычнага драпежніка на гэтай тэрыторыі. У цёплы сезон гэта маса складала 268 г (без уліку змей – 3180 г), а ў сцюдзёны сезон яна была значна большай (у 4,5–7,4 раза) – 1219–1977 г.

Асамблеі хрыбетных драпежнікаў. Асамблея драпежных сысуноў Carnivora ў цёплы сезон прадстаўлена 13 відамі, у пачатку сцюдзёнага – 10 (бо ідуць у зімовы засонак барсук, буры мядзведзь і янотападобны сабака), а напрыканцы – 11 відамі (янотападобны сабака перыядычна прачынаецца падчас адлігі і напоўніцу ў лютым). У цёплы сезон па ШЧ папуляцый дамінаваў янотападобны сабака (32 %), а субдамінантамі з'яўляліся ліс (15,8 %) і ласка (15,5 %). Трохі іншае становішча вызначаецца пры аналізе структуры асамблеі драпежных сысуноў з улікам масы драпежнікаў. У цёплы сезон найбольшыя долі па БМ мелі янотападобны сабака (44,3 %), ліс (20,6 %) і буры мядзведзь (15,5 %), а ласка складала толькі 0,2 %.

У сцюдзёны сезон у асамблеі драпежных сысуноў па ШЧ папуляцый дамінавала ласка (51,9 %, калі янотападобны сабака знаходзіўся ў засонку, і 42,8 %, калі выходзіў з засонку), а субдамінантамі з'яўляліся ліс (12,6 і 10,4 %) і амерыканская норка (9,6 і 7,9 %). Напрыканцы зімы і ў пачатку вясны, калі янотападобны сабака выходзіў з засонку, ён меў субдамінантнае становішча (17,7 %) і знаходзіўся амаль на адным узроўні з лісам і амерыканскай норкай ($G \leq 3,8$; $p \geq 0,09$). А вось па БМ у першай палове сцюдзёнага сезона дамінаваў ліс (53,7 %), а субдамінантамі з'яўляліся выдра (10,7 %), воўк (6,8 %), рысь (6,1 %) і амерыканская норка (6,8 %). У другой палове сцюдзёнага сезона ў структуры асамблеі па БМ дамінаваў янотападобны сабака (49,3 %), а субдамінантам з'яўляўся ліс (27,3 %).

У асамблеі драпежных сысуноў індэкс відавой разнастайнасці і дамінавання Сімпсана меў невялікія значэнні, крыху меншыя ў цёплы сезон (0,18), чым у сцюдзёны (0,24–0,31), што сведчыць аб маладамінантнай структуры і адносна невялікай разнастайнасці. Гэта пацвярджаецца і індэксамі разнастайнасці Маргалефа (крыху большы ў цёплы сезон – $IM = 1,98$, чым у сцюдзёны – $IM = 1,39–1,50$) і Шэнана (2,02 і 1,57–1,76), індэксам дамінавання Бергера–Паркера ($IBP = 0,32$ у цёплы сезон і $IBP = 0,43–0,52$ у сцюдзёны сезон). Дзякуючы таму, што ў асамблеі драпежных сысуноў дамінуюць 1–2 віды, а субдамінантнымі з'яўляюцца 2–3 віды, індэкс выраўненасці Камарга меў сярэдні ўзровень значэнняў на працягу году ($IK = 0,44$ і $IK = 0,39–0,44$). Відавая структура асамблеі драпежных сысуноў статыстычна дакладна адрознівалася ў цёплы сезон

і ў першую палову сцюдзёнага сезона ($G \geq 61,4; p \leq 0,001$), але была амаль падобнай у другой палове сцюдзёнага сезона ($G \leq 22,8, p \geq 0,06$; разлічана па ШЧ і БМ).

Памеравае структура асамблеі драпежных сысуноў. У цёплы сезон сярод драпежных сысуноў па ШЧ і БМ дамінавалі сярэднепамеравыя большыя віды (4 віды, 52,6 і 73,8 %). Іх доля была ў 1,8–246 разоў больш, чым астатніх ($G \geq 6,65; p \leq 0,01$). Пры разліку памеравай структуры паводле ШЧ пасля сярэднепамеравых большых ідуць сярэднепамеравыя меншыя (4 віды, 29,4 %), дробныя (2 віды, 16,6 %) і буйнапамеравыя (3 віды, 1,4 %), а паводле БМ, наадварот, буйнапамеравыя (20,1 %), сярэднепамеравыя меншыя (5,8 %) і дробныя (0,3 %). Як бачна, у цёплы сезон больш буйныя драпежныя сысуны мелі вельмі вялікую прадстаўленасць у памеравай структуры.

А вось у сцюдзёны сезон сярод драпежных сысуноў па ШЧ перавагалі дробнапамеравыя драпежнікі (больш у 1,5–90 разоў, 44,5 % у пачатку і 54,0 % напрыканцы сцюдзёнага сезона; $G \geq 2,97, p \leq 0,05$). З-за невялікай масы двух відаў, якія складаюць групу дробнапамеравых відаў (ласка і гарнастай), іх БМ была самай меншай і складала 1,4–2,7 % (у 4,6–58,6 раза менш, чым у астатніх памеравых груп; $G \geq 3,57, p \leq 0,05$). На другім месцы ў памеравай структуры – сярэднепамеравыя групы драпежных сысуноў. У пачатку сцюдзёнага сезона пры разліку паводле ШЧ доля сярэднепамеравых большых драпежных сысуноў (3 віды) была ў 2,1 раза меншай, чым доля сярэднепамеравых меншых (14,6 і 30,7 %; $G = 5,85, p = 0,02$), а напрыканцы – амаль на адным узроўні (29,7 і 25,3 %; $G = 0,35, p = 0,6$). Як бачна, напрыканцы сцюдзёнага сезона доля сярэднепамеравых большых (ужо 4 віды) павялічваецца амаль у 2 разы ($G = 5,25; p = 0,02$) з-за прысутнасці янотападобнага сабакі, які выходзіць з зімовага засонку ў гэты перыяд. Зразумела, што пры меншым ці амаль аднолькавым узроўні ШЧ БМ большых відаў будзе большай, адпаведна і доля у пачатку і напрыканцы сцюдзёнага сезона будзе у 3,2 і 8,1 раза большай – 64,4 і 82 % у сярэднепамеравых большых супраць 20,0 і 10,2 % у сярэднепамеравых меншых ($G \geq 24,68; p \leq 0,01$). Пры разліку па БМ група сярэднепамеравых большых з'яўляецца дамінуючай у сцюдзёны сезон. Буйныя драпежныя сысуны (2 віды ў сцюдзёны сезон) мелі малую прадстаўленасць у памеравай структуры – 0,6 і 0,5 % па ШЧ і 12,9 і 6,5 % па БМ адпаведна на пачатку і напрыканцы сцюдзёнага сезона.

Сярэднеўзважаная маса драпежных сысуноў была большай у цёплы сезон – 4694 г і меншай (у 2–3,3 раза) у сцюдзёны сезон – 1433–2326 г.

У цёплы сезон асамблея дзённых драпежных птушак Falconiformes у адносна натуральным прыродным комплексе Паазёрскай пушчы прадстаўлена 17 відамі (гл. табл. 1). Дамінантнымі відамі з'яўляліся канюх-мышалоў (33,4 %) і балотны лунь *Circus aeruginosus* (20,1 %), а субдамінантнымі – асаед *Pernis apivorus* (10,7 %) і малы арлец *Aquila pomarina* (8,3 %). Рэдкімі былі сокал-шулёнак *Falco vespertinus* (0,1 %), маркут (0,3 %), чорны каршун *Milvus migrans* (0,3 %) і арол-вужаед *Circaetus gallicus* (0,5 %).

У сцюдзёны сезон відавы састаў дзённых драпежных птушак быў значна меншы (усяго 5 відаў) у сувязі з адлётам арляцоў, арла-вужаеда, лунёў, чорнага каршуна, звычайнага асаеда і дробных сакалкоў, але прылятаў касматаногі канюх. Таму індэксы разнастайнасці Шэнана і Маргалефа былі большыя ў цёплы сезон, чым у сцюдзёны (адпаведна 2,1 і 3,3 супраць 1,2 і 1,3). У сцюдзёны сезон у відавой структуры асамблеі Falconiformes па ШЧ перавагаў прылётны касматаногі канюх (56,1 %), а субдамінантамі з'яўляліся шуляк-каргольчык (18,7 %) і цецяроўнік (17,8 %). Індэксы дамінавання былі большымі ў сцюдзёны сезон, чым у цёплы (адпаведна ІБП = 0,56, ІС = 0,39 супраць ІБП = 0,33, ІС = 0,18), што адлюстроўвае наяўнасць у гэты сезон аднаго віда-дамінанта і меншай колькасці рэдкіх відаў. З гэтай жа нагоды індэкс выраўненасці ІК меў сярэднія значэнні, а структура была крыху больш выраўненая ў сцюдзёны сезон (0,51), чым у цёплы (0,37). Відавая структура асамблеі дзённых драпежных птушак у цёплы і сцюдзёны сезоны статыстычна дакладна адрознівалася ($G \geq 163,1, p \leq 0,001$; разлічана па ШЧ і БМ).

На працягу года ў памеравай структуры дзённых драпежных птушак найбольш прадстаўлена група сярэднепамеравых меншых відаў – 8 відаў у цёплы сезон (вялікі арлец *Aquila clanga* і малы арлец, арол-вужаед, цецяроўнік *Accipiter gentiles*, канюх-мышалоў, лунь балотны, асаед, чорны каршун) і 2 віда (цецяроўнік і касматаногі канюх) у сцюдзёны сезон – 78,9 і 73,6 % адпаведна.

Групу дробнапамеравых відаў можна аднесці да субдамінантнай. Яна ўключае трохі менш відаў, чым папярэдняя (6 відаў у цёплы сезон (шуляк-карагольчык *Accipiter nisus*, лунь лугавы *Circus pygargus*, сокал-пустальга *Falco tinnunculus*, сокал-шулёнак, сокал-дрымлюк *Falco collumbaris* і сокал-каршачок *Falco subbuteo*) і толькі 1 від (шуляк-карагольчык) у сцюдзёны сезон), і яе доля была ў 3,9–4,3 раза меншай (18,4 % у цёплы сезон і 18,7 % у сцюдзёны сезон; $G \geq 34,92$, $p \leq 0,01$). Група сярэднепамеравых большых відаў на працягу года прадстаўлена двума відамі – маркутам і арланам-белахвостам *Haliaeetus albicilla*, якія мелі малую долю – 2,6 і 7,6 % адпаведна сезонам. Сярэднеўзважаная маса дзённых драпежных птушак была крыху большай у сцюдзёны сезон (1101 г), чым у цёплы (861 г), што звязана з адлётам дробнапамеравых сакалкоў і лунёў.

У цёплы сезон асамблея соў *Strigiformes* у адносна натуральным прыродным комплексе Паазер'я прадстаўлена 9 відамі (гл. табл. 1) [4, 5]. Гэта пугач, шэрая кугакаўка *Strix aluco*, даўгахвостая кугакаўка, барадатая кугакаўка, касматаногі сыч, вераб'іны сычык, вушастая сава, балотная сава *Asio flammeus* і сплюшка *Otus scops*. У відавой структуры тры віды соў складаюць 80 % структуры іх асамблеі – вераб'іны сычык (33,7 %), даўгахвостая кугакаўка (25,4 %) і касматаногі сыч (20,7 %). Рэдкімі былі пугач (0,1 %), барадатая кугакаўка (0,2 %), балотная сава (0,7 %) і сплюшка (1,0 %).

У сцюдзёны сезон відавое багацце соў было крыху меншым (6 відаў), што звязана з міграцыямі вушастай савы, балотнай савы і сплюшкі. У сцюдзёны сезон засталіся тыя ж віды-дамінанты, што і ў цёплы сезон, таму відавоя структура асамблеі соў у цёплы і сцюдзёны сезоны былі падобны ($G \leq 5,5$, $p \geq 0,79$). Відавоя структура мела невялікую разнастайнасць і малую дамінантнасць ($IM = 1,56$, $IC = 0,24$, $IBP = 0,34$), а выраўненасць была на сярэднім узроўні ($IK = 0,42$).

У памеравай структуры асамблеі соў па ШЧ папуляцый на працягу ўсяго года аснову складалі дробнапамеравыя віды (5 (61,8 %) відаў у цёплы сезон і 2 (58,7 %) – у сцюдзёны). Іх было ў 1,4–1,7 раза больш, чым сярэднепамеравых меншых (3 віды – 38,1 % у цёплы сезон і 41,0 % у сцюдзёны сезон; $G \geq 3,2$, $p \leq 0,05$). Як і ў асамблеі дзённых драпежных птушак, у асамблеі соў сярэднепамеравыя большыя віды былі рэдкімі (0,1 %) і туды ўваходзіў толькі адзін від – пугач.

Пры разліку памеравай структуры асамблеі соў паводле БМ дамінуючае становішча мелі сярэднепамеравыя меншыя (78,2 % у цёплы сезон і 73,2 % у сцюдзёны сезон). Сярэднеўзважаная маса соў у цёплы і сцюдзёны сезоны была амаль аднолькавай (351 і 356 г).

Асамблея змей *Serpentes* прадстаўлена толькі ў цёплы сезон і толькі двума відамі – гадзюкай звычайнай і вужом. Асамблею змей на 93,8 % складаў вуж.

Па памеравай структуры змеі на 100 % прадстаўлены дробнымі відамі, іх сярэднеўзважаная маса складала 168 г.

Гільдыі хрыбетных драпежнікаў. Ва ўмовах Беларусі выдзелена 10 гільдый хрыбетных драпежнікаў (табл. 4) [1]. Усе яны прадстаўлены ў прыродным комплексе Паазёрскай пушчы. У цёплы сезон дамінуе гільдыя батрахафагаў (спажыўцы амфібіяў) – 88,9 % па ШЧ і 47,9 % па БМ, у яе склад уваходзіць 6 відаў. Такое моцнае дамінаванне адной гільдыі абумоўлена прысутнасцю самым шматлікім відам драпежнікаў – вужа, які і складае амаль усю гэту гільдыю – 99,4 % (94,2 % паводле БМ). Батрахафагамі з'яўляюцца таксама 4 віды драпежных сысуноў (выдра, амерыканская і еўрапейская норкі, лясны тхор) і 1 від дзённых драпежных птушак – малы арлец.

Наступнымі па прадстаўленасці ў структуры гільдый з'яўляюцца мюзіфагі (спажыўцы дробных грызуноў і рыёвак). У ёй налічваецца самая вялікая колькасць відаў – 21. Доля гільдыі мюзіфагаў была значна меншай, чым доля батрахафагаў (у 11 разоў па ШЧ і ў 4,7 раза па БМ; $G \geq 26,77$, $p \leq 0,01$), але нашмат большай, чым у астатніх, – 8,0 % па ШЧ (у 4,4–801 раз; $G \geq 4,34$, $p \leq 0,03$) і 10,1 % па БМ (у 1,5–112,2 раза, 5 з 7 параўнанняў статыстычна дакладныя; $G \geq 6,15$, $p \leq 0,02$), за выключэннем гільдыі генералістаў паводле разлікаў БМ, якіх было значна больш (у 2,6 раза; $G = 7,32$, $p \leq 0,01$). У гільдыю мюзіфагаў уваходзяць 6 відаў драпежных сысуноў (ліс, лясная куна, ласка, гарнастай, лясны тхор, амерыканская норка – 14,3 % па ШЧ і 5,2 % па БМ), 6 відаў дзённых драпежных птушак (балотны лунь, лугавы лунь, сокал-пустальга, чорны каршун, вялікі арлец, канюх-мышалоў – 2,6 і 4,4 % адпаведна), 1 від змей – гадзюка (73,1 і 14,9 %) і амаль усе совы (8 відаў, 10,0 і 8,3 %). Аснову гільдыі складаў адзін від: пры разліку паводле ШЧ –

гадзюка, пры разліку паводле БМ – ліс (58,4 %, пры гэтым гадзюка займала субдамінантнае становішча).

Гільдыя генералістаў у цёплым сезон складала ў структуры гільдый 1,8 % па ШЧ і 26,1 % па БМ. У яе ўваходзілі 12 відаў, з іх 7 – драпежныя сысуны (буры мядзведзь, ліс, янотападобны сабака, лясная куна, лясны тхор, амерыканская норка і барсук; 85,4 % па ШЧ і 97,5 % па БМ), 4 – дзённыя драпежныя птушкі (малы і вялікі арляцы, чорны каршун, канюх-мышалоў; 9,0 і 1,8 % адпаведна), 1 від – совы (шэрая кугакаўка; 5,7 і 0,6 %). Дамінуючае становішча ў гільдыі генералістаў займаў янотападобны сабака (37,5 % па ШЧ і 48,5 % па БМ), затым ішлі ліс (18,5 і 22,5 % адпаведна), а таксама амерыканская норка (10,0 % па ШЧ) і буры мядзведзь (16,9 % па БМ).

Табліца 4. Гільдыі хрыбетных драпежнікаў Паазёрскай пушчы, іх шчыльнасць (асобін/100 км²) і біямаца (кг/100 км²)

Гільдыя	Цёплы сезон				Першая палова сцюдзёнага сезона, калі янотападобны сабака знаходзіцца ў зімовым засонку				Другая палова сцюдзёнага сезона, калі янотападобны сабака выходзіць з зімовага засонку			
	асобін/100 км ²	%	кг/100 км ²	%	асобін/100 км ²	%	кг/100 км ²	%	асобін/100 км ²	%	кг/100 км ²	%
Іхтыяфагі	44,2	0,2	130,5	1,9	43,0	2,57	128,5	2,8	43	3,5	128,5	7,0
Батрахафагі	18536,5	88,9	3383,0	47,9	103,6	6,18	184,7	4,1	103,6	8,4	184,7	10,0
Мюзіфагі	1669,8	8,0	711,8	10,1	766,1	45,71	748,0	16,5	766,0	62,4	748,0	40,6
Авіяфагі	69,8	0,3	9,5	0,1	64,8	3,87	8,5	0,19	64,8	5,3	8,5	0,5
Спажыўцы сярэднепамеравак птушак і сысуноў	98,2	0,5	490,1	7,0	89,0	5,31	563,1	12,4	89,0	7,2	563,1	30,5
Спажыўцы буйных капытных жывёл	1,3	0,01	50,7	0,7	1,6	0,10	62,4	1,4	1,6	0,1	62,4	3,4
Спажыўцы бесхрыбетных	22,9	0,1	403,7	5,7	–	–	–	–	–	–	–	–
Герпетафагі	32,3	0,2	32,9	0,5	–	–	–	–	–	–	–	–
Генералісты	368,5	1,8	1846,9	26,1	271,0	16,17	938,4	20,7	107,0	8,7	98,7	5,4
Спажыўцы падліны	1,4	0,01	6,3	0,09	337,1	20,11	1892,5	41,8	53,6	4,4	50,4	2,7

Гільдыя спажыўцоў сярэднепамеравак птушак і сысуноў (зайцы, вавёрка, андатра, цецэруковыя птушкі, казуля і інш.) мала прадстаўлена ў структуры гільдый пры разліку паводле ШЧ – усяго 0,5 %. Але паколькі ў яе ўвайшлі драпежнікі большых памераў, якія могуць здабыць гэтыя ахвяры (2 віды драпежных сысуноў – рысь, ліс; 5 відаў дзённых драпежных птушак – арлан-белахвост, цецяр’юнік, вялікі арлец, балотны лунь; 1 від соў – пугач), то яна мела значную прадстаўленасць паводле БМ – 7 %. Доля драпежных сысуноў складала 71,1 % па ШЧ і 93,4 % па БМ, дзённых драпежных птушак – адпаведна 28,7 і 6,5 %. Відам-дамінантам быў ліс (69,3 % па ШЧ і 85 % па БМ).

Гільдыя іхтыяфагаў мела невялікую долю ў структуры гільдый пры разліках па ШЧ папуляцый (0,2 %), але займала 6-е месца паводле БМ (1,9 %). У яе саставе два віды драпежных сысуноў (выдра, еўрапейская норка), якія складаюць 94 % гэтай гільдыі, і два віды дзённых драпежных птушак (скапа *Pandion haliaetus*, арлан-белахвост). Па ШЧ папуляцый дамінавала еўрапейская норка (64,7 %), затым ішла выдра (29,4 %), а пры разліках паводле БМ дамінантным відам была выдра (75,9 %).

Яшчэ меншая доля была ў гільдыі авіяфагаў (спажыўцоў пераважна дробнапамеравак птушак) – 0,3 і 0,1 %. У яе уваходзілі толькі драпежныя птушкі – 4 віды дзённых (шуляк-цецяр’юнік, шуляк-карагольчык, сакалкі – дрымлюк і каршачок) і 1 від соў (вераб’іны сычык). Па ШЧ гэту гільдыю на 81,7 % складаюць совы, а па БМ – дзённыя драпежныя птушкі (60,6 %). Пры разліках па БМ у структуры гэтай гільдыі дамінуюць шуляк-цецяр’юнік (41,3 %) і вераб’іны сычык (39,4 %).

У цёплым сезон менш за ўсіх па прадстаўленасці ў структуры і колькасці відаў былі гільдыі спажыўцоў падліны (арлан-белахвост) і буйных капытных жывёл (воўк), якія мелі ўсяго каля 0,01 % па ШЧ і адпаведна 0,09 і 0,7 % па БМ.

Толькі ў цёплым сезон існуюць гільдыі энтамафагаў (спажыўцоў бесхрыбетных) і герпетафагаў (спажыўцы змей і яшчарак), якія адсутнічаюць у сцюдзёным сезон, бо знікае іх кармавы рэ-

сурс і драпежнікі ідуць у зімовы засонак ці адлятаюць на поўдзень. Гільдыя энтамафагаў складаецца з 6 відаў (буры мядзведзь, барсук, асаед, сокал-шулёнак, сокал-каршачок і сплюшка). Як бачна па відавym саставе, ШЧ гэтай гільдыі зусім малая (складае 0,1 % у структуры гільдыі), а вось па БМ – на 5-м месцы (5,7 %). Па ШЧ дамінуючае становішча ў гэтай гільдыі займалі асаед (34,9 %) і барсук (33,6 %), субдамінантны від – сокал-каршачок, а па БМ дамінавалі два віды драпежных сысуноў – буры мядзведзь (77,4 %) і барсук (20,8 %). Гільдыю герпетафагаў утвараюць тры віды – арол-вужаед, малы арлец і канюх-мышалоў. У відавой структуры гэтай гільдыі пры разліках як па ШЧ, так і па БМ дамінаваў канюх-мышалоў (77,4 і 64,2 % адпаведна), затым ішоў малы арлец (21,5 і 33,7 %).

У сцюдзёны сезон у Паазёрскай пушчы існуюць 8 гільдыі. Як у пачатку так і напрыканцы сцюдзёнага сезона дамінуючае становішча мела гільдыя мюзіфагаў (62,4 % па ШЧ і 45,9 % па БМ) (табл. 4). Пры гэтым у параўнанні з цёплым сезонам яе ШЧ значна паменшылася (у 2,2 раза) і ў яе склад уваходзіла менш відаў – 13. Гэта тыя ж 6 відаў драпежных сысуноў, 6 відаў соў, як і ў цёплым сезон, і касматаногі канюх. Дарэчы, ужо драпежныя сысуны складаюць аснову гэтай гільдыі (78 % па ШЧ, 91 % па БМ), а не змеі. Совы складаюць 0,2 % па ШЧ і 0,9 % па БМ. З дзённых драпежных птушак касматаногі канюх мае невялікую долю – 1,6 %. Дамінуючымі відамі былі ласка (па ШЧ 43,6 %) і ліс (па БМ 66,2 %). У параўнанні з цёплым сезонам доля мюзіфагаў у сукупнасці гільдыі у сцюдзёны сезон значна павялічваецца па ШЧ (у 5,7–7,8 раза; $G \geq 29,45$, $p \leq 0,01$) і па БМ (у 1,7–4 разы, адно з двух параўнанняў статыстычна дакладнае; $G \geq 19,66$, $p \leq 0,01$).

У параўнанні з цёплым сезонам заўважна паменшыліся ШЧ гільдыі генералістаў (у 1,4–3,5 раза) і батрахафагаў (у 179 разоў) і доля батрахафагаў па ШЧ і БМ (у 4,8–14,3 раза; $G \geq 26,98$, $p \leq 0,01$). У гільдыю батрахафагаў у сцюдзёны сезон уваходзяць толькі тры віды з асамблеі драпежных сысуноў – выдра, еўрапейская і амерыканская норкі, што і прывяло да такога значнага памяншэння прадстаўленасці гэтай гільдыі ў структуры (з дамінуючай на 3–5-м месцы). Дамінантным відам пры разліках па ШЧ была амерыканская норка (59,7 %), субдамінантным – еўрапейская норка (27,7 %), пры разліках па БМ – выдра (53,6 %) і амерыканская норка (33,8 %).

Нягледзячы на памяншэнне ШЧ генералістаў, іх доля па ШЧ ў сцюдзёны сезон была значна большая, чым у цёплым (у 4,8–9 разоў; $G \geq 4,94$, $p \leq 0,03$), але менш па БМ (у 1,2–4,8 раза, 1 з 2 параўнанняў статыстычна дакладнае; $G = 14,81$, $p \leq 0,01$). Напрыканцы сцюдзёнага сезона ў параўнанні з яго пачаткам адзначалася павелічэнне ШЧ генералістаў (у 2,5 раза, асабліва значнае па БМ – у 10 разоў) і іх долі (у 1,9 і 3,9 раза; $G = 2,35$, $p = 0,15$; $G = 9,94$, $p \leq 0,01$ адпаведна), што звязана з выхадам з зімовага засонку янотападобнага сабакі. Трэба адзначыць, што ў склад гільдыі генералістаў ужо ўваходзяць толькі драпежныя сысуны: лясная куна (51,4 % па ШЧ і 56,2 % па БМ) і лясны тхор у пачатку сцюдзёнага сезона, янотападобны сабака (72,6 і 95,4 %) і лясны тхор – напрыканцы. Гэта абумоўлена тым, што частка драпежнікаў мігрыруе (арляцы, канюх-мышалоў і чорны каршун), ідзе ў зімовы засонак (буры мядзведзь і янотападобны сабака ў першай палове зімы), а частка мяняе харчовую стратэгію (амерыканская норка – батрахафаг і мюзіфаг, ліс і шэрая кугакаўка – мюзіфагі, акрамя таго, ліс выступае як спажывец сярэднепамерных птушак і сысуноў, а напрыканцы сцюдзёнага сезона – яшчэ і як спажывец падліны).

Наступнай па ШЧ была гільдыя спажыўцоў падліны, у асноўным ад буйных капытных жывёлін (табл. 4). У сцюдзёны сезон у параўнанні з цёплым доля гэтай гільдыі павялічваецца спачатку ў 436 разоў, а потым у 1974 разы па ШЧ ($G \geq 5,97$; $p \leq 0,02$) і ў 30–452 разы па БМ ($G \geq 3,1$; $p \leq 0,05$). У параўнанні з цёплым сезонам у сцюдзёны сезон назіраецца значнае паступовае павелічэнне ШЧ (у 38–383 разы) і БМ (у 8–287 разоў). Так, у пачатку сцюдзёнага сезона ў яе саставе ўжо было тры віды: арлан-белахвост, лясны тхор і маркут (4,4 % па ШЧ і 2,7 % па БМ у структуры гільдыі), а напрыканцы сцюдзёнага сезона – 8 відаў, бо да іх далучаюцца ліс, лясная куна, янотападобны сабака, барсук і буры мядзведзь (19,7 і 40,7 % у структуры гільдыі). У гільдыі спажыўцоў падліны ў першай палове сцюдзёнага сезона пры разліках як па ШЧ, так і па БМ дамінаваў лясны тхор (97 і 85,7 %), а напрыканцы сцюдзёнага сезона – янотападобны сабака (41,9 і 49,5 %). Напрыканцы сцюдзёнага сезона заўважную долю па ШЧ мелі ліс (24,6 %), лясная куна (16,7 %) і лясны тхор (15,8 %), а па БМ – ліс (27,4 %) і буры мядзведзь (17,3 %).

Гільдыя спажыўцоў сярэднепамеравак птушак і сысуноў складала напрыканцы і ў пачатку сцюдзёнага сезона 7,2 і 5,3 % па ШЧ і 30,5 і 12,7 % па БМ. У гэту гільдыю таксама ўваходзяць 6 відаў, як і ў цёплы сезон. Аснову гэтай гільдыі складаюць тыя ж два віды драпежных сысуноў (93,7 % па ШЧ і 97,9 % па БМ), што і ў цёплы сезон, з птушак адлятае вялікі арлец, застаюцца аседлыя віды, якія звычайна ў нас зімуюць, – цецяроўнік, маркут, арлан-белахвост і пугач. Як па ШЧ, так і па БМ дамінаваў адзін від – ліс (91 і 87,9 %). ШЧ і БМ гэтай гільдыі ў сцюдзёны сезон амаль не змяніліся ў параўнанні з цёплым сезонам, але яе доля ў структуры гільдыі павялічылася ў 1,8–14,4 раза (3 з 4 параўнанняў статыстычна дакладныя; $G \geq 4,63$, $p \leq 0,03$).

ШЧ гільдыі авіяфагаў, іхтыяфагаў і спажыўцоў буйных капытных жывёлін у сцюдзёны сезон амаль не змянілася ў параўнанні з цёплым, бо ў яе структуры засталіся тыя ж самыя віды. Але іх прадстаўленасць у структуры гільдыі змянілася.

У гільдыі авіяфагаў паменшала колькасць відаў (3 віды), што звязана з адлётам двух відаў сакалкоў. Доля гэтай гільдыі павялічылася ў структуры гільдыі у 2–17,7 раза (3,9–5,3 % па ШЧ, 0,2–0,5 % па БМ, 2 з 4 параўнанняў статыстычна дакладныя; $G \geq 3,66$, $p \leq 0,05$). У структуры авіяфагаў па ШЧ папуляцыі дамінаваў вераб'іны сычык (87,7 %), шуляк-карагольчык і шуляк-цецяроўнік былі прадстаўлены прыкладна з аднолькавай доляй (5,9 і 6,1 %), а па БМ аснову складалі шуляк-цецяроўнік (46,3 %) і вераб'іны сычык (44,3 %).

У састаў гільдыі іхтыяфагаў уваходзяць два віды драпежных сысуноў – еўрапейская норка (дамінуе па ШЧ – 66,2 %) і выдра (субдамінант па ШЧ – 33,1 % і дамінант па БМ – 77 %) і адзін від дзённых драпежных птушак – арлан-белахвост. У параўнанні з цёплым сезонам у сцюдзёны сезон прадстаўленасць гэтых гільдыі павялічваецца ў 1,5–17,5 раза па ШЧ і БМ (2 з 4 параўнанняў статыстычна дакладныя; $G \geq 3,11$, $p \leq 0,05$).

Гільдыя спажыўцоў буйных капытных жывёлін, як і ў цёплы сезон, складалася з аднаго віду драпежных сысуноў – ваўка і ў структуры гільдыі мела 0,1 % па ШЧ (што ў 10 разоў больш, чым у цёплы сезон) і 3,4 і 1,4 % па БМ (у 2–4,7 раза больш, чым у цёплы сезон) (табл. 4). Адрозненні статыстычна недакладныя.

Параўнанне структур гільдыі хрыбетных драпежнікаў у цёплы і сцюдзёны сезоны паказала іх значную адрознасць ($G \geq 88,4$, $p \leq 0,001$).

Заклучэнне. Ацэнены шчыльнасці папуляцый хрыбетных драпежнікаў, прааналізавана відавая структура іх супольніцтва, асамблей і гільдыі, апісана памеравая структура на мадэльнай тэрыторыі Паазёрскай пушчы, што характарызуе адносна натуральны стан хрыбетных драпежнікаў. Але вядома, што раней, гадоў 100–200 таму, тут яшчэ вызначаліся (у XVIII ст.) собаль і дзікая кошка, якія былі нешматлікімі, і расамаха (звычайны від, апошні раз здабыты ў пачатку XIX ст.), а нагодой знікнення гэтых драпежнікаў лічыцца вынішчэнне іх чалавекам дзеля футра [4].

Відавая структура супольніцтва хрыбетных драпежнікаў Паазёрскай пушчы характарызуецца даволі вялікім відавым багаццем (42 віды). У цёплы сезон аснову супольніцтва хрыбетных драпежнікаў па шчыльнасці і біямасе складалі змеі (дамінаваў вуж), у сцюдзёны сезон – драпежныя сысуны, пры гэтым пры разліках па шчыльнасці ўжо дамінавалі тры віды – ласка, янотападобны сабака і ліс, пры разліках па біямасе – два (тыя ж, за выключэннем ласкі). Таму відавая структура была моцна дамінантнай у цёплы сезон і становілася больш выраўненай у сцюдзёны.

Найбольшымі па відавым саставе ў цёплы сезон былі асамблеі дзённых драпежных птушак і драпежных сысуноў (17 і 12 відаў). У сцюдзёны сезон пераважалі толькі драпежныя сысуны (10–11 відаў) і совы – 7 відаў, дзённых драпежных птушкі налічвалі толькі 5 відаў.

Адпаведна, і відавая разнастайнасць у цёплы сезон была большай у асамблеі дзённых драпежных птушак і крыху меншай у драпежных сысуноў (ІМ – 3,3 і 1,98), найменшай – у асамблеях соў і змей (ІМ – 1,51 і 0,11). Пры гэтым відавая структура асамблеі змей характарызавалася высокай дамінантнасцю (ІС = 0,84), значна большай, чым у астатніх (ІС = 0,18–0,24). У сцюдзёны сезон больш дамінантная відавая структура вызначана ў асамблеі дзённых драпежных птушак і крыху менш у соў (ІС – 0,56 і 0,49), а у драпежных сысуноў яна засталася амаль на тым жа

ўзроўні ($IC = 0,24-0,31$). Цалкам відавая структура сезонна адрознівалася ў асамблях драпежных сысуноў (за выключэннем канца сцюдзёнага сезона), дзённых драпежных птушак і соў.

На працягу года ў структуры хрыбетных драпежнікаў перавагалі дробнапамеравыя віды. Аднак, калі разглядаць памеравую структуру ў асамблях хрыбетных драпежнікаў, то ў драпежных сысуноў і дзённых драпежных птушак дамінавалі групы сярэднепамеравых відаў амаль на працягу ўсяго года, а вось у соў і змей – дробнапамеравыя віды.

У Паазёрскай пушчы ў цёплы сезон дзейнічалі 10 гільдый хрыбетных драпежнікаў, а ў сцюдзёны – 8. У цёплы сезон дамінавала гільдыя батрахафагаў, а наступнай па шчыльнасці і біямасе з'яўлялася гільдыя мюзіфагаў. У сцюдзёны сезон дамінавалі мюзіфагі, у пачатку сцюдзёнага сезона былі значна прадстаўлены генералісты, а ў другой яго палове – спажыўцы падліны. У перыяд ад цёплага да канца сцюдзёнага сезона значна павялічвалася колькасць відаў драпежнікаў, якія спажываюць падліну.

Спіс выкарыстанай літаратуры

1. *Sidorovich, V. E.* Analysis of vertebrate predator-prey community / V. E. Sidorovich. – Minsk, 2011.
2. *Воронецкий, В. И.* Методы изучения и охраны хищных птиц / В. И. Воронецкий, А. К. Тишечкин, В. Т. Демянчик. – М., 1999. – С. 23–36.
3. *Сідаровіч, В. Я.* Атлас-вызначальнік адзнак дзейнасці сысуноў і птушак. Досьвед, атрыманы на Беларусі / В. Я. Сідаровіч. – Мінск, 2009.
4. *Сержанин, И. Н.* Млекопитающие Белоруссии / И. Н. Сержанин. – Минск: Изд-во АН БССР, 1961.

Паступіў у рэдакцыю 21.10.2015

УДК 577.25:577.218

А. В. КОЛУБАКО, О. А. БАДАЛЯН, Е. А. НИКОЛАЙЧИК

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ *SOLANUM BULBOCASTANUM* ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ
ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ МЕЖДУ ПАТОГЕНОМ *PECTOBACTERIUM CAROTOVORUM*
И РАСТЕНИЕМ-ХОЗЯИНОМ***Белорусский государственный университет, Минск, Беларусь, e-mail: oliagg@bk.ru*

Изучение роли компонентов сигнальной цепи, участвующей в детекции *P. carotovorum*, у растений культурного картофеля крайне затруднительно. В работе экспериментально проверена пригодность растений дикого картофеля *Solanum bulbocastanum* для моделирования взаимоотношений патоген–хозяин. Реакция *S. bulbocastanum* на заражение суспензиями клеток штаммов *P. carotovorum* сходна с таковой у *S. tuberosum* и других растений сем. *Solanaceae*. Выявлена дифференциальная экспрессия ключевых генов иммунного ответа во время заболевания. Показана пригодность *S. bulbocastanum* для вирус-индуцированного сайленсинга генов с использованием TRV-конструкций.

Ключевые слова: *Solanum bulbocastanum*, *Pectobacterium carotovorum*, DspE, вирус-инфицированный сайленсинг генов, PR-гены.

A. V. KOLUBAKO, O. A. BADALYAN, Y. A. NIKOLAICHIK

**USAGE OF *SOLANUM BULBOCASTANUM* PLANT FOR THE PURPOSE OF MODELING THE INTERACTION
BETWEEN *PECTOBACTERIUM CAROTOVORUM* PATHOGEN AND THE HOST PLANT***Belarussian State University, Minsk, Belarus, e-mail: oliagg@bk.ru*

The components of the signal chain that is involved in *P. carotovorum* detection by domestic potato (*Solanum tuberosum*) plants are hard to study. This work experimentally verifies applicability of wild potato (*S. bulbocastanum*) plants for modeling interactions between *P. carotovorum* and the host plant. The response of *S. bulbocastanum* to inoculation by *P. carotovorum* cell suspensions is similar to that of *S. tuberosum* and other *Solanaceae* plants. We describe differential expression levels of the key immunity related genes and demonstrate suitability of *S. bulbocastanum* for the virus-induced gene silencing.

Keywords: *Solanum bulbocastanum*, *Pectobacterium carotovorum*, DspE, virus-induced gene silencing, PR-genes.

Введение. Фитопатогенные бактерии *Pectobacterium carotovorum* наносят значительный ущерб сельскому хозяйству, являясь причиной развития мягких гнилей клубней при длительном хранении картофеля. Кроме того, заражение стеблей картофеля бактериями *P. carotovorum* приводит к развитию заболевания «черная ножка».

Известны многие факторы вирулентности этих бактерий, из которых наиболее изученными являются гидролитические экзоферменты и необходимая для их секреции секреторная система II типа [1]. Однако наибольший интерес с точки зрения защиты растений от этого патогена играют начальные стадии развития заболевания. Целый ряд данных свидетельствует о важнейшей роли системы секреции III типа (ССТТ) во взаимодействии патогена с растением при их первичном контакте. Установлено, что эта секреторная система участвует во взаимодействии *P. carotovorum* как с чувствительными к этому патогену растениями-хозяевами (*Solanum tuberosum*), так и с устойчивыми растениями *Vicia faba* [2]. Степень важности этой секреторной системы существенно зависит от количества клеток патогена, используемых для заражения растений-хозяев [3] и устойчивых растений *Solanum lycopersicum* [4].

В настоящее время известно, что ключевым субстратом ССТТ, определяющим исход взаимодействия с растениями, является доставляемый с помощью этой секреторной системы в клетки

растений эффекторный белок DspE [3]. Бактерии *P. carotovorum* с инактивированным геном *dspE* обладают значительно сниженной вирулентностью по сравнению с бактериями дикого типа при заражении как растения-хозяина (картофеля), так и других растений из сем. *Solanaceae* (*Nicotiana tabacum* и *Nicotiana benthamiana*), не являющихся естественными хозяевами для *P. carotovorum* [3, 5]. Анализ экспрессии защитных *PR*-генов в интактных и зараженных бактериями дикого типа *P. carotovorum* клубнях картофеля выявил, что эти бактерии индуцируют экспрессию *PR*-генов на границе с очагом инфекции. В то же время в системных частях клубней экспрессия генов *PR3* и *PR5* значительно снижена. При заражении штаммами *P. carotovorum*, мутантными по генам системы секреции III типа или эффекторного белка DspE, уровень экспрессии *PR*-генов, в том числе *PR3* и *PR5*, оставался повсеместно высоким [3]. В растениях *N. benthamiana* при заражении штаммами *P. carotovorum* также наблюдалась ССТТ-опосредованная супрессия ряда защитных генов (*PR1* и генов рецепторподобных киназ) [6]. Таким образом, патоген *P. carotovorum* способен блокировать развитие защитных реакций, в том числе и системных, используя ССТТ и доставляемый в клетки растений с ее помощью эффекторный белок DspE.

Нам также удалось установить, что DspE непосредственно взаимодействует с киназными доменами рецепторподобных киназ RLK2 и RLK5 [7]. Инактивация последних в растениях *N. benthamiana* методом вирус-индуцированного сайленсинга генов (ВИСГ) приводила к снятию супрессии защитных генов, которую в норме вызывает штамм дикого типа *P. carotovorum* [7].

На основании полученных результатов предложена модель взаимодействия *P. carotovorum* с растениями *N. benthamiana*: DspE, связываясь с цитоплазматическими доменами рецепторподобных киназ RLK2 и RLK5, манипулирует растительным иммунитетом. С использованием DspE *P. carotovorum* блокирует развитие защитных реакций, эффективных против данного некротрофного патогена, и активирует иммунные реакции растений, которые могут способствовать благоприятному развитию заболевания [5].

Растения *N. benthamiana* не являются естественным хозяином для *P. carotovorum*, поэтому пригодность вышеописанной модели для растений-хозяев (картофеля) требует экспериментального подтверждения. Такая проверка, однако, существенно затруднена для растений *Solanum tuberosum* из-за неэффективности ВИСГ у этих растений. Система ВИСГ, примененная нами ранее для растений *N. benthamiana*, использует векторы на основе вируса TRV (tobacco rattle virus), а большинство современных сортов *Solanum tuberosum* устойчиво к этому вирусу. По данным литературы [8], наиболее близким к культурному картофелю видом, чувствительным к TRV, является *Solanum bulbocastanum*, один из клубненоносных видов дикого картофеля.

Цель данного исследования – проверить пригодность растений *S. bulbocastanum* для моделирования системы патоген–хозяин с участием *P. carotovorum*, а также способность векторов на основе TRV индуцировать сайленсинг генов у этих растений.

Материалы (объекты) и методы исследования. Растения *Solanum bulbocastanum* выращивали при 20 °С и 16-часовом световом дне. Штаммы бактерий *Pectobacterium carotovorum* JN42, *P. carotovorum* VKE и *Agrobacterium tumefaciens* GV3101 культивировали на среде LB при 28 °С.

Для вирус-индуцированного сайленсинга использовалась конструкция pTRV2::*sIPDS*. Сайленсинг осуществляли по описанной в [9] методике. Способ заражения растений и отбора образцов описан в [6].

Методика ОТ-кПЦР описана в [3]. Используемые в работе олигонуклеотиды приведены в таблице.

Олигонуклеотиды

Ген	Продукт	Нуклеотидная последовательность
<i>EF1A</i>	Фактор элонгации	ttgatgctcttgaccagattaacg acgggcacagttccaatacc
<i>TBP</i>	ТАТА-связывающий белок	ggagcctaaagtgaacaacag cgtaactgagaaagcaccgt
<i>PR1</i>	PR белок с неизвестной функцией	gggagaagcctaaactacaactatg ttgcatgaaatgaaccaccatcc

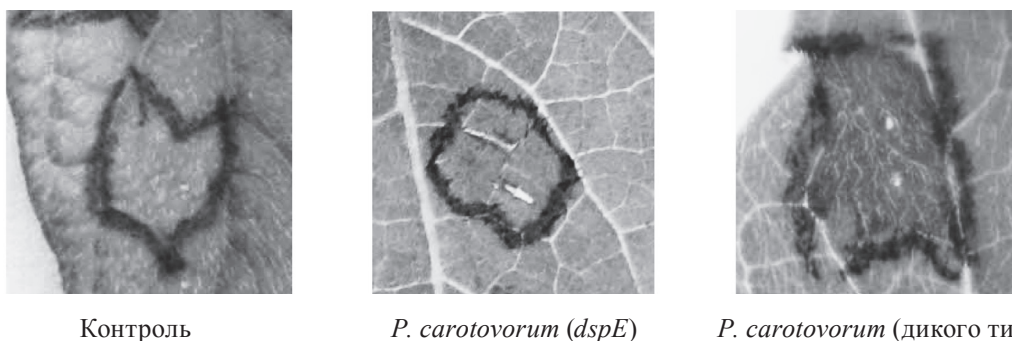
Ген	Продукт	Нуклеотидная последовательность
<i>PR2</i>	Эндоглюканаза	ctaatcgggtggtacaagatgg tgacacaacaattcctacagatcc
<i>PR5</i>	Осмотин	atttgaggtccataacaactgtcc gcaattagtagcagcccaaatagc
<i>PR6</i>	Ингибитор протеаз	gggaaagaatatgctcaagttatc aattctccatcatcttccactg
<i>PR10</i>	Предполагаемая рибонулеаза	tatgagtcaacaaccacaatttccc tggaccaccttcaacaagttc
<i>HSR203J</i>	Маркер реакции сверхчувствительности	gtaatgatagttcgggtgataagc gaggaagacggagacaataatagc
<i>RLK5</i>	Рецепторподобная киназа	tggaattgttggatctgtatg atatgaaccacatcaacagacct
<i>GST1</i>	Глутатион S-трансфераза	catttgaaggcccttcattttg tctttagcttctctgttctctc

Определение уровней экспрессии генов проводилось относительно двух референсных генов *EF1A* и *TBP* с использованием программы REST [10].

Результаты и их обсуждение. Использование клубней *Solanum bulbocastanum* для моделирования экспериментальной системы взаимоотношений растение-хозяин–патоген *Pectobacterium carotovorum* несколько затруднено из-за их малых размеров (в среднем около 1 см в диаметре). Поэтому для проверки пригодности данных растений в качестве растения-хозяина использовали листья 1,5-месячных побегов, выращенных из клубней. Листья инфильтровали суспензиями штаммов *P. carotovorum* дикого типа и его мутантным производным по гену *dspE*, а в качестве контроля растения инфильтровали 10 мМ MgSO₄. Через 24 ч после введения в листья клеток штамма *P. carotovorum* дикого типа по всей зоне инфильтрации развивалась реакция сверхчувствительности, в то время как при введении суспензии клеток штамма, мутантного по *dspE*, данная реакция практически не развивалась (рис. 1).

Такое фенотипическое проявление реакции на контакт со штаммами *P. carotovorum* говорит о том, что бактерии *P. carotovorum*, мутантные по гену эффекторного белка DspE, обладают сниженной вирулентностью в растениях *S. bulbocastanum* по сравнению со штаммом дикого типа. Аналогичное развитие событий наблюдается в растениях *N. benthamiana* [5], *Solanum lycopersicum* [11] и растении-хозяине *S. tuberosum* [3].

Для проверки сходства молекулярных механизмов взаимодействия патогена с растениями *S. bulbocastanum* и *S. tuberosum* на следующем этапе работы в образцах листьев *S. bulbocastanum* через 24 ч после инфильтрации суспензиями клеток *P. carotovorum* дикого типа и *dspE*-мутанта методом ОТ-кПЦР были измерены уровни экспрессии ключевых генов иммунного ответа. В качестве контроля использовали образцы листьев, инфильтрованных 10 мМ MgSO₄ (раневой ответ), а также нетронутые листья (контроль).



Контроль

P. carotovorum (*dspE*)*P. carotovorum* (дикого типа)

Рис. 1. Индукция реакции сверхчувствительности суспензиями клеток штаммов *Pectobacterium carotovorum* в листьях *Solanum bulbocastanum*. Листья растений инфильтрованы суспензиями клеток *P. carotovorum* плотностью $1,5 \cdot 10^9$ клеток/мл и сфотографированы через 24 ч

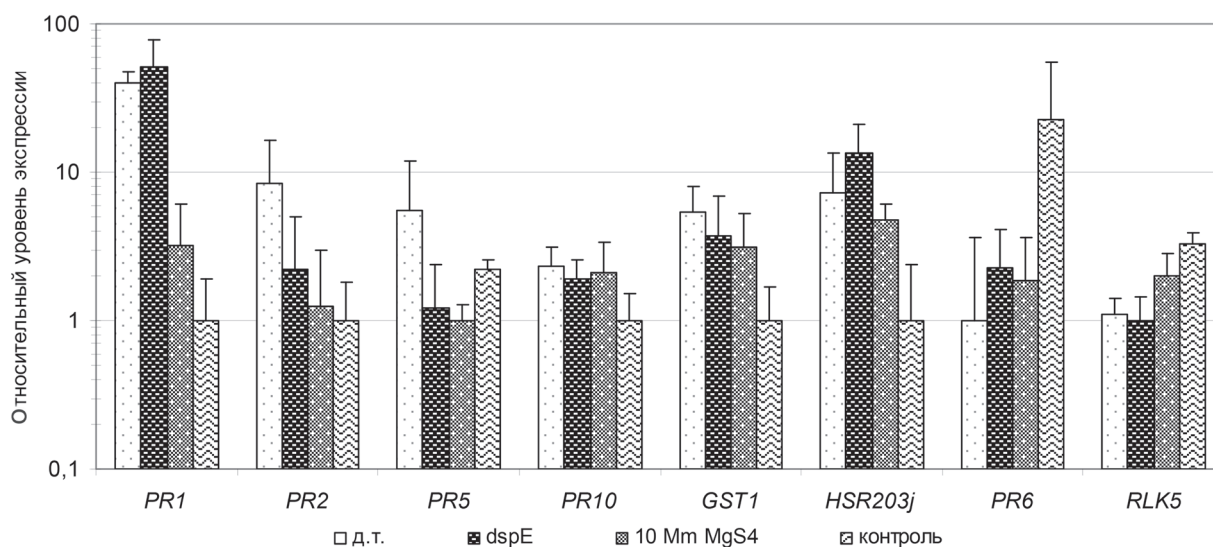


Рис. 2. Относительный уровень экспрессии генов в листьях растений *S. bulbocastanum*, инфицированных суспензиями клеток *P. carotovorum*. Представлены средние значения 3–4 измерений относительного числа копий мРНК с 95 %-ным доверительным интервалом. Листья инфильтрованы раствором 10 мМ MgSO₄, суспензиями клеток *P. carotovorum* дикого типа (д. т.) и *P. carotovorum dspE*

Уровень экспрессии *PR1* существенно повышался (более чем в 40–50 раз) при инфильтрации листьев суспензиями клеток *P. carotovorum* (вне зависимости от штамма *P. carotovorum*) по сравнению с таковым в нетронутых листьях (рис. 2). *PR2* и *PR5* индуцировались (в 8 и 5 раз соответственно) при введении клеток штамма дикого типа, в то время как инфильтрация суспензиями клеток штамма, мутантного по *dspE*, значительного влияния на экспрессию данных генов не оказала. Гены *PR10*, *GST1* и *HSR203J* индуцировались в результате раневого ответа, а присутствие клеток патогена существенно не повлияло на их экспрессию. Для гена *PR6* наблюдалась противоположная ситуация: в ходе раневого ответа его экспрессия снижалась в 3–5 раз в листьях *S. bulbocastanum*.

Как видно из рис. 2, уровень экспрессии *RLK5* снижается в 3 раза при контакте *S. bulbocastanum* со штаммами *P. carotovorum*. Продуктом данного гена является рецепторподобная киназа, с цитоплазматическим киназным доменом которой взаимодействует DspE [12]. Ранее нами было показано, что наличие функциональной системы секреции III типа у патогена *P. carotovorum* супрессирует экспрессию генов рецепторподобных киназ у растений *N. benthamiana* [6]. Можно предположить, что способность *P. carotovorum* супрессировать экспрессию ключевых рецепторов, ответственных за распознавание этих бактерий, является универсальной и распространяется на многие растения, в том числе и на растения картофеля.

Таким образом, нами зарегистрированы значимые изменения уровней экспрессии 4 генов (*PR1*, *PR2*, *PR5* и *RLK5*) растений *S. bulbocastanum* при контакте с бактериями *P. carotovorum*. Следует отметить, что эти изменения являются разнонаправленными, т. е. наблюдается как индукция, так и супрессия компонентов иммунной системы растения, что в целом характерно для взаимодействия *P. carotovorum* с растениями [5]. Для двух генов (*PR2* и *PR5*) индукция экспрессии требует присутствия функционального гена *dspE*, а в случае генов *PR1* и *RLK5* изменение уровней их экспрессии при контакте с патогеном от DspE, очевидно, не зависит. Такая ситуация тоже является стандартной и может отражать участие во взаимодействии с растением пока еще не идентифицированных эффекторных белков ССТТ или других факторов вирулентности.

Для окончательного выяснения роли ССТТ и транспортируемых с ее помощью в клетки растений эффекторов на начальных стадиях взаимодействия с растениями картофеля может быть использована инактивация в клетках растений компонентов сигнальной цепочки, активирующей иммунный ответ. В рамках настоящей работы была проверена возможность осуществления ВИСГ у растений *S. bulbocastanum* как наиболее простого и быстрого способа инактивации генов у растений. Важным преимуществом данного метода является то, что если в геноме присутствует



Рис. 3. Фенотип растений *S. bulbocastanum* через 5 недель после инфицирования конструкциями TRV2::*GFP* (контроль, слева) и TRV2::*PDS* (справа)

несколько высокоомологичных копий гена, то ВИСГ способен одновременно инактивировать все копии, что особенно актуально для растений картофеля.

Проверка пригодности растений *S. bulbocastanum* для ВИСГ проводилась с использованием векторной системы на основе вируса TRV. Фенотипически присутствие вирусных частиц, собравшихся на основе TRV1 и TRV2 конструкций, в растениях никак не проявляется. Для оценки эффективности сайленсинга в растениях *S. bulbocastanum* использовали конструкции с клонированным фрагментом гена фитоиндесатуразы – *PDS*, продуктом которого является фермент пути синтеза каротиноидов. Инактивация этого гена приводит к побелению листьев вследствие разрушения хлорофилла. В качестве контроля использовали конструкцию TRV::*GFP* с клонированным фрагментом гена, не имеющего гомологии с растительным геномом.

Растения *S. bulbocastanum* инфицировались TRV-конструкциями на стадии 4–6 настоящих листочков. Уже через 2,5–3 недели наблюдались первые характерные признаки инактивации гена фитоиндесатуразы в растениях, трансформированных TRV::*PDS*, а к 5-й неделе отмечалось значительное побеление всех листьев (рис. 3). Полученные результаты позволяют заключить, что растения *S. bulbocastanum* действительно являются чувствительными к вирусу TRV, что делает их пригодными для осуществления ВИСГ, хотя зафиксированная неравномерность сайленсинга потребует оптимизации этой процедуры.

Заключение. Реакция растений *S. bulbocastanum* на заражение бактериями *P. carotovorum* сходна с таковой других растений семейства пасленовых [3, 6, 11]. Выявлено четкое фенотипическое проявление активации иммунитета этих растений (реакция сверхчувствительности), зависящее от присутствия в клетках патогена белка DspE, ключевого эффектора системы секреции III типа. На молекулярном уровне у этих растений после контакта с патогеном детектируется дифференциальная экспрессия генов иммунной системы, сходная с таковой у других пасленовых растений, особенно у культурного картофеля *Solanum tuberosum*. Такая реакция растений *S. bulbocastanum* на контакт с *P. carotovorum* (учитывая их близость к культурному картофелю), а также возможность использования ВИСГ делают эти растения удобным объектом для исследования на молекулярном уровне механизмов иммунитета к важнейшему патогену картофеля.

Выражаем благодарность А. П. Ермашину за предоставленный семенной материал *S. bulbocastanum*.

Список использованной литературы

1. Молекулярные механизмы взаимодействия фитопатогенных бактерий *Erwinia* с растениями / Е. А. Николайчик [и др.] // Вестн. БГУ. – 2006. – Т. 4. – С. 60–64.
2. Ageichik, A. V. The role of type III secretion system in *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* virulence / A. V. Ageichik, A. N. Evtushenkov, Y. A. Nikolaichik // Plant Protection Science. – 2002. – Vol. 38, N 7. – P. 523–527.
3. Николайчик, Е. А. Фитопатоген *Pectobacterium carotovorum* использует аппарат секреции III типа для блокирования системного защитного ответа растения-хозяина / Е. А. Николайчик, Л. Л. Хомская, Е. И. Игнатенко // Тр. БГУ. – 2009. – Т. 4. – С. 197–204.

4. Чжан, Янь. Зависимость иммунного ответа растений *Solanum lycopersicum* от численности клеток *Pectobacterium carotovorum* / Янь Чжан, Е. А. Николайчик // Вес. НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2012. – № 3. – С. 44–48.
5. Николайчик, Е. А. Индукция и супрессия иммунного ответа растений бактериальным патогенном *Pectobacterium carotovorum* / Е. А. Николайчик // Тр. БГУ. – 2012. – Т. 7, № 1. – С. 43–55.
6. Бадалян, О. А. Участие MAP-киназ WIPK И SIPK растений *Nicotiana benthamiana* в детекции фитопатогена *Pectobacterium carotovorum* / О. А. Бадалян, Е. А. Николайчик // Докл. НАН Беларусі. – 2013. – Т. 57, № 6. – С. 75–81.
7. Бадалян, О. А. Рецепторподобные киназы RLK2 и RLK5 *Nicotiana benthamiana* участвуют в регуляции экспрессии генов ключевых компонентов иммунной системы растения при контакте с *Pectobacterium carotovorum* / О. А. Бадалян, Е. А. Николайчик // Вес. НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2014. – № 4. – С. 75–80.
8. Virus-induced gene silencing in *Solanum* species / G. Brigneti [et al.] // The Plant J. – 2004. – Vol. 39, N 2. – P. 264–272.
9. Liu, Y. Virus-induced gene silencing in tomato / Y. Liu, M. Schiff, S. P. Dinesh-Kumar // Plant J. – 2002. – Vol. 31, N 6. – P. 777–786.
10. Pfaffl, M. W. Relative expression software tool (REST©) for group-wise comparison and statistical analysis of relative expression results in real-time PCR / M. W. Pfaffl, G. W. Horgan, L. Dempfle // Nucl. Acids Res. – 2002. – Vol. 30, N 9. – P. e36.
11. Николайчик, Е. А. Системная индукция PR-генов растений *Solanum lycopersicum* при контакте с бактериями *Pectobacterium carotovorum*: роль гена *dspE* / Е. А. Николайчик // Тр. БГУ. – 2009. – Т. 4, № 2. – С. 215–219.
12. Роль рецепторподобной трансмембранной киназы растений семейства пасленовых во взаимодействии с фитопатогеном *Pectobacterium carotovorum* / Е. А. Николайчик [и др.] // Докл. НАН Беларусі. – 2012. – Т. 56, № 1. – С. 112–117.

Поступила в редакцию 17.12.2015

УДК 504.064.36:574

И. В. БУЛЬСКАЯ, А. П. КОЛБАС, Д. С. ДЫЛЮК

**ИССЛЕДОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ТЕСТ-ОБЪЕКТОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ
ТОКСИЧНОСТИ ГОРОДСКИХ ПОВЕРХНОСТНЫХ СТОКОВ
(НА ПРИМЕРЕ г. БРЕСТА)**

*Брестский государственный университет имени А. С. Пушкина, Брест, Беларусь,
e-mail: inabulskaya@gmail.com*

В данной работе представлены результаты фитотестирования методом проращивания семян водных проб поверхностного стока с территории г. Бреста, взятых в разные сезоны. Полученные результаты свидетельствуют о высокой степени загрязненности зимнего поверхностного стока ионами техногенного происхождения, а также о широком разнообразии вариантов ответов биологических объектов. Анализ индикативности растений по различным параметрам позволил выделить наиболее перспективные тест-объекты для рутинного мониторинга вод со смешанным загрязнением.

Ключевые слова: фитотестирование, поверхностный сток, комплексное загрязнение.

I. V. BULSKAYA, A. P. KOLBAS, D. S. DYLYUK

**RESEARCH OF PLANT TEST OBJECTS TO ASSESS THE TOXICITY OF URBAN RUNOFF
(ON THE EXAMPLE OF BREST)**

Brest State University named after A. S. Pushkin, Brest, Belarus, e-mail: inabulskaya@gmail.com

This paper presents the results of phytoassay of surface runoff from the territory of the city of Brest sampled in different seasons. Eight species of plants were tested as candidates for biomonitoring. The results indicate, first, a high degree of contamination of surface runoff of winter period due to the high content of salts having technogenic origin, secondly, the wide variety of types of responses in biological objects.

Keywords: phytotest, surface runoff, complex pollution.

Введение. Состояние поверхностных вод, рек и водоемов в Республике Беларусь подлежит постоянному мониторингу. Осуществляется строгий контроль за качеством отводимых в реки и водоемы промышленных и коммунальных сточных вод, однако некоторые аспекты функционирования городских территорий остаются вне устоявшейся системы контроля за состоянием окружающей среды. Примером может служить поверхностный сток (ПС) с городских территорий, отводимый в водные экосистемы. Подверженность таких водных объектов загрязнению является серьезным фактором ухудшения санитарно-эпидемиологической обстановки в городах. Поэтому мониторинг ПС и предотвращение загрязнения водных объектов на урбанизированных территориях, а также восстановление антропогенно нарушенных водных объектов становится одной из важнейших задач научно обоснованного обустройства населенных пунктов [1].

Результаты многочисленных исследований показывают, что загрязненность ПС может быть значительной, а спектр обнаруживаемых веществ весьма широк. Наибольшие риски представляют нитрат-, хлорид- и фосфат-ионы, а также катион аммония [2]. Причем многие авторы отмечают значительное варьирование содержания данных контаминантов в зависимости от сезона года [3]. Оценка химического состава ПС дает общее представление о степени его загрязненности, но не позволяет оценить степень его влияния на живые организмы. В связи с этим все более широкое распространение получают методы биологического контроля, в частности метод фитотести-

рования (биотестирование с использованием растений), который дает возможность с высокой вероятностью и значительной степенью воспроизводимости результатов оценить токсичность субстратов при наименьших затратах, а также помогает оценить биодоступность компонентов. Методами фитотестирования может быть произведена оценка состояния следующих субстратов: почв, почвенных вытяжек, природных и сточных вод [4]. Удобными тест-объектами для фитотестирования являются высшие растения со следующими характеристиками: а) короткий жизненный цикл; б) относительная дешевизна; в) возможность проводить исследования как *in situ*, так *ex situ*; г) высокая степень воспроизводимости результатов.

Цель данной работы – выявить наиболее индикативные растительные тест-объекты, которые могут быть использованы для фитотестирования поверхностных сточных вод урбоэкосистем методом проращивания семян.

Материалы и методы исследования. Задачи исследования: 1) биотестирование образцов вод, отобранных в зимний и летний сезоны с использованием 8 растений-кандидатов; 2) отбор наиболее индикативных таксонов растений и их параметров, перспективных для мониторинга загрязнения ПС в городских экосистемах.

Физико-химический анализ вод. Были использованы пробы ПС с территории г. Бреста, отобранные в месте выхода ливневого коллектора к р. Мухавец в зимний и летний периоды (далее: зимний поверхностный сток – ЗПС, летний поверхностный сток – ЛПС). Контрольным образцом послужила дистиллированная вода. Все физико-химические параметры проб ПС представлены в табл. 1.

Т а б л и ц а 1. Состав поверхностного стока

Проба ПС	рН	Содержание компонента, мг/дм ³											
		Cl ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻	Нефтепродукты	Zn	Cu	Fe	Ni	Co	Mn	Cd
ЗПС	7,92	4097,59	4,502	0,735	4,51	0,04	0,41	0,027	0,074	0,009	0,028	0,179	0,002
ЛПС	7,54	65,43	4,111	1,751	0,207	1,95	0,225	0,047	0,079	0,009	0,000	0,086	0,000

Параметры растений. В качестве тест-объектов были использованы семена представителей трех семейств: 1) Poaceae – ежа сборная (*Dactylis glomerata* L., далее – ЕС), фестулолиум (*Festulolium*, ФЛ), сорго зерновое (*Sorghum bicolor* L. Moench., СЗ), тимopheевка луговая (*Phleum pratense* L., ТЛ), овсяница тростниковая (*Festuca arundinacea* L., ОТ); 2) Fabaceae – люпин узколистный (*Lupinus angustifolius* L., ЛУ), клевер луговой (*Trifolium pratense* L., КЛ); 3) Brassicaceae – кресс-салат (*Lepidium sativum* L., КС). Применялись семена видов растений, апробированных при биотестировании в предыдущих работах [4], а также используемых в создании ландшафтных экспозиций на территории г. Бреста.

Для проведения фитотеста использовали чашки Петри. Все варианты опыта (с ЗПС, ЛПС и контролем) были заложены в 4 повторностях. По истечении 5 сут определяли всхожесть, энергию прорастания семян, измеряли длину корней и стеблей проростков [5, 6].

Статистический анализ. Статистический анализ проведен с использованием программы R, версия 3.2.1 (Foundation for Statistical Computing, Вена, Австрия). Выполнены анализ главных компонент (PCA) для параметров ПС и растений, Стьюдент-тест для выявления различий между средними (уровень достоверности был принят $p < 0,05$), составлена матрица корреляционных коэффициентов для тест-параметров по методу Пирсона.

Результаты и их обсуждение. На рис. 1, 2 показано изменение тест-параметров у исследованных видов растений в ЛПС и ЗПС относительно контроля. Как видно из рисунков, среда ЗПС вызывает ингибирование роста и развития у большинства тест-культур. В вариантах ЛПС для ряда видов (ОТ, ТЛ, ФЛ) наблюдается гормезис – стимулирующее действие малых концентраций контаминантов, что отмечалось и в предыдущих исследованиях [7, 8].

При анализе видоспецифичности ответов растений выявлено, что наиболее чувствительными видами в условиях опыта являются ЕС и КЛ. У них зафиксировано по 4 статистически достоверно отличных как от контроля, так и между сезонами параметра. Средней индикативностью обладали ЛУ, ОТ, ФЛ, и ТЛ. Наименьшей индикативностью характеризовались КС и СЗ, что подтверждает

предположение о их значительной солеустойчивости [9, 10]. Подобная обратная зависимость чувствительности и устойчивости у растений описана ранее [7].

Параметры растений проявили различную индикативность. Наиболее чувствительными параметрами являлись энергия прорастания и длина корней, на 3-м месте была длина стеблей, на 4-м – всхожесть. Следует отметить, что параметры с большей индикативностью отличались также большей амплитудой колебания значений (рис. 1, 2).

Энергия прорастания, являющаяся комплексным параметром, учитывает не только количественную составляющую (число проростков), но и качественную (степень развития проростков), поэтому данный параметр наиболее чувствителен из исследованных.

Высокая индикативность подземных органов, отмечаемая ранее, объясняется аккумуляцией многих ионов преимущественно в корнях [11].

Несмотря на большой контакт с субстратом, корневые системы довольно пластичны. Поэтому окислительный стресс, вызванный избытком солей, может ингибировать рост первичных корней и стимулировать образование боковых корней из-за изменения минерального профиля, гормо-

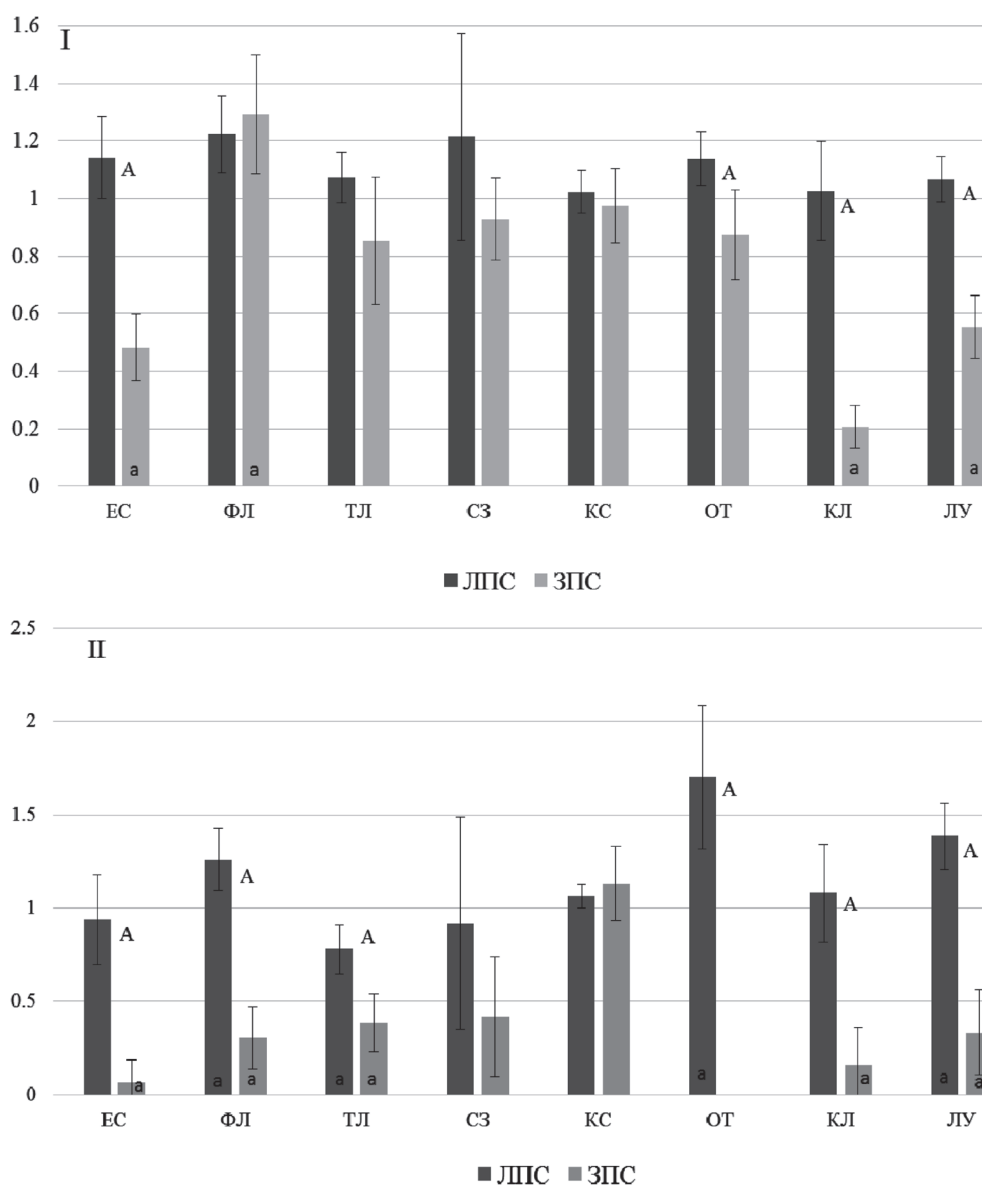


Рис. 1. Изменение тест-параметров относительно контроля у видов-кандидатов (I – всхожесть семян, II – энергия прорастания, 1 – значение параметра в контроле).

Здесь и на рис. 2 различия статистически достоверны:

A – между параметрами в ЛПС и ЗПС, а – между параметрами ПС и контролем

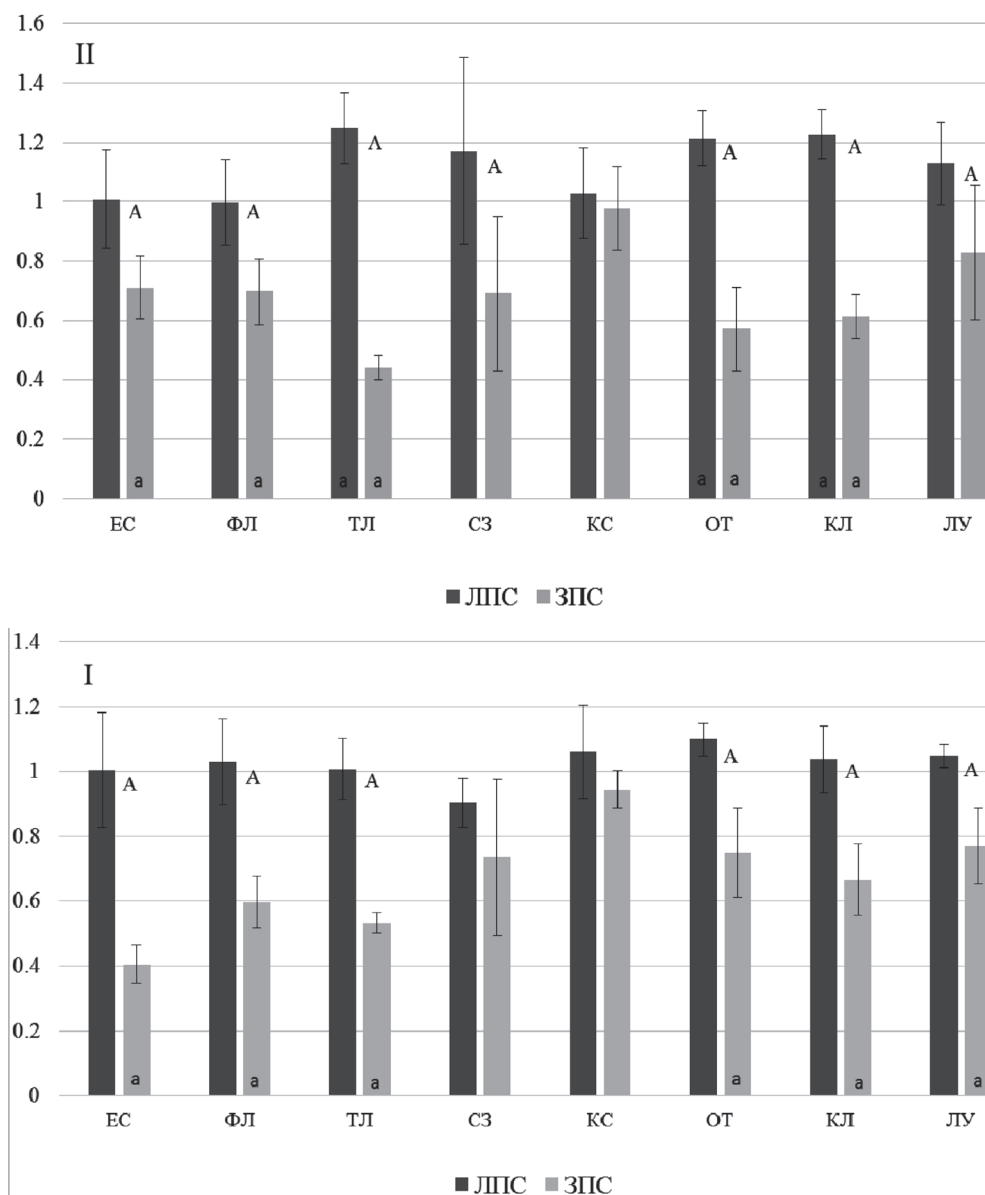


Рис. 2. Изменение тест-параметров относительно контроля у видов-кандидатов (I – средняя длина корня, II – средняя длина стебля, 1 – значение параметра в контроле)

нального статуса, митотической активности, проницаемости клеточной мембраны, концентрации H_2O_2 и степени лигнификации [12].

Анализ главных компонент для большинства тест-параметров протестированных таксонов (кроме КС) выявил обратную зависимость от Cl^- , PO_4^{3-} , Co и Cd, в меньшей степени – от Zn и Mn (рис. 3). У этих компонентов максимальное число обратных достоверных корреляций (табл. 2). Так, содержание Cl^- показало значимую обратную связь с энергией прорастания (у 6 видов), всхожестью (у ЕС, ОТ, КЛ, ЛУ), длиной корней (у 7 видов) и длиной стеблей проростков (у 5 видов). Для PO_4^{3-} значимые обратные зависимости выявлены для энергии прорастания семян (у 6 видов), всхожести (у ЕС, ОТ, КЛ, ЛУ), длины корней (у 7 видов) и стеблей (у 6 видов). Для Co и Cd отрицательная связь выявлена с энергией прорастания (у 6 видов), всхожестью (у ЕС, ОТ, КЛ, ЛУ), длиной корней (у 7 видов) и длиной стеблей (у 5 видов). Для Zn и Mn значимые обратные связи выявлены с энергией прорастания (у ЕС, ФЛ, ТЛ, ОТ, КЛ и ЛУ – только для Mn), всхожестью семян (у 5 видов), длиной корней (у 7 видов) и стеблей (у 5 видов). Полученные результаты свидетельствуют об отрицательном действии повышенного содержания этих компонентов ПС на развитие растений на ранних этапах жизненного цикла. Cl^- и PO_4^{3-} являются главнейшими стресс-

Т а б л и ц а 2. Коэффициенты корреляции (по Пирсону) между тест-параметрами растений и компонентами ПС

Таксон/ параметр	Cl ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻	Нефтепродукты	Zn	Cu	Fe	Ni	Co	Mn	Cd
ЕС/ЭП	-0,93***	-0,57	0,03	-0,93***	0,40	-0,81**	-0,13	-0,47	-0,54	-0,93***	-0,84***	-0,93***
ЕС/ВСХ	-0,92***	-0,36	0,28	-0,91***	0,61**	-0,66**	0,12	-0,24	-0,33	-0,92***	-0,71**	-0,92***
ЕС/ДК	-0,90***	-0,51	0,09	-0,90***	0,44	-0,75**	-0,07	-0,40	-0,48	-0,90***	-0,79**	-0,90***
ЕС/ДС	-0,75**	-0,41	0,09	-0,75**	0,38	-0,62**	-0,04	-0,32	-0,39	-0,75***	-0,65**	-0,75**
ФЛ/ЭП	-0,92***	-0,31	0,34	-0,91***	0,67*	-0,63*	0,18	-0,19	-0,28	-0,92***	-0,69*	-0,92***
ФЛ/ВСХ	0,44	0,62*	0,42	0,45	0,19	0,61**	0,49	0,60	0,62**	0,43	0,60**	0,43
ФЛ/ДК	-0,89***	-0,46	0,14	-0,89***	0,48	-0,71***	-0,02	-0,35	-0,43	-0,89***	-0,75***	-0,89***
ФЛ/ДС	-0,79**	-0,45	0,07	-0,79**	0,38	-0,66**	-0,07	-0,36	-0,42	-0,79***	-0,69**	-0,79**
ТЛ/ЭП	-0,85***	-0,75**	-0,24	-0,86***	0,13	-0,89***	-0,39	-0,67*	-0,72**	-0,85***	-0,90***	-0,85***
ТЛ/ВСХ	-0,50	-0,14	0,22	-0,50	0,40	-0,33	0,13	-0,07	-0,12	-0,50	-0,36	-0,50
ТЛ/ДК	-0,97***	-0,54*	0,10	-0,97***	0,48	-0,81**	-0,07	-0,43	-0,51**	-0,97***	-0,85***	-0,97**
ТЛ/ДС	-0,93***	-0,29	0,38	-0,92***	0,71**	-0,62**	0,21	-0,16	-0,25	-0,93***	-0,68**	-0,93***
СЗ/ЭП	-0,50	-0,34	-0,02	-0,50	0,18	-0,45	-0,11	-0,28	-0,32	-0,50	-0,47	-0,50
СЗ/ВСХ	-0,28	0,08	0,32	-0,27	0,40	-0,08	0,27	0,14	0,10	-0,29	-0,11	-0,29
СЗ/ДК	-0,60**	-0,53	-0,18	-0,61**	0,09	-0,63**	-0,28	-0,48	-0,52	-0,60**	-0,64**	-0,60**
СЗ/ДС	-0,61**	-0,16	0,29	-0,61**	0,50	-0,39	0,18	-0,07	-0,13	-0,62**	-0,43	-0,62**
КС/ЭП	0,33	0,34	0,16	0,33	0,01	0,37	0,21	0,31	0,33	0,32	0,37	0,32
КС/ВСХ	-0,20	-0,02	0,13	-0,19	0,20	-0,10	0,10	0,01	-0,01	-0,20	-0,12	-0,20
КС/ДК	-0,38	-0,02	0,27	-0,38	0,39	-0,19	0,20	0,04	-0,01	-0,39	-0,23	-0,39
КС/ДС	-0,16	-0,01	0,12	-0,16	0,17	-0,08	0,09	0,02	0,00	-0,16	-0,09	-0,16
ОТ/ЭП	-0,96***	-0,96***	0,96***	-0,96***	0,96***	-0,96***	0,96***	0,96***	-0,96***	-0,96***	-0,96***	-0,96***
ОТ/ВСХ	-0,76**	-0,76**	0,76**	-0,76**	0,76**	-0,76**	0,76**	0,76**	-0,76**	-0,76**	-0,76**	-0,76**
ОТ/ДК	-0,89***	-0,89***	0,89***	-0,89***	0,89***	-0,89***	0,89***	0,89***	-0,89***	-0,89***	-0,89***	-0,89***
ОТ/ДС	-0,95***	-0,95***	0,95***	-0,95***	0,95***	-0,95***	0,95***	0,95***	-0,95***	-0,95***	-0,95***	-0,95***
КЛ/ЭП	-0,90***	-0,45	0,15	-0,90***	0,50	-0,72**	0,00	-0,35	-0,42	-0,90***	-0,76***	-0,90***
КЛ/ВСХ	-0,96***	-0,96***	0,96***	-0,96***	0,96***	-0,96***	0,96***	0,96***	-0,96***	-0,96***	-0,96***	-0,96***
КЛ/ДК	-0,89***	-0,89***	0,89***	-0,89***	0,89***	-0,89***	0,89***	0,89***	-0,89***	-0,89***	-0,89***	-0,89***
КЛ/ДС	-0,98***	-0,98***	0,98***	-0,98***	0,98***	-0,98***	0,98***	0,98***	-0,98***	-0,98***	-0,98***	-0,98***
ЛУ/ЭП	-0,85***	-0,21	0,41	-0,84***	0,71*	-0,54	0,26	-0,09	-0,18	-0,86***	-0,59*	-0,86***
ЛУ/ВСХ	-0,92***	-0,43	0,19	-0,92***	0,54	-0,71**	0,03	-0,32	-0,40	-0,93***	-0,76**	-0,93***
ЛУ/ДК	-0,84***	-0,36	0,21	-0,83***	0,53	-0,63*	0,07	-0,26	-0,33	-0,84***	-0,67*	-0,84***
ЛУ/ДС	-0,53	-0,09	0,30	-0,53	0,48	-0,31	0,21	-0,02	-0,07	-0,54	-0,35	-0,54

Примечание. ЭП – энергия прорастания, ВСХ – всхожесть, ДК – средняя длина корня, ДС – средняя длина стебля. Уровни достоверности: * – $p = 0,05-0,01$; ** – $p = 0,01-0,001$; *** – $p < 0,001$.

факторами в ЗПС, о чем свидетельствует максимальное количество обратных достоверных корреляций. В накопление этих поллютантов в ЗПС значительный вклад вносят антигололедные реагенты [13].

Анализ главных компонент выявил положительную связь между содержанием NH₄⁺, НП, Cu и тест-параметрами (рис. 3). Анализ корреляций выявил также положительную связь содержания этих примесей с тест-параметрами, однако число достоверных корреляций невелико: для NH₄⁺ и Cu достоверные связи выявлены с энергией прорастания (ОТ), всхожестью семян, длиной корней и стеблей проростков (ОТ, КЛ); для НП – с энергией прорастания (ФЛ, ОТ, КЛ, ЛУ), всхожестью (ЕС, ОТ, КЛ), длиной корней (ОТ, КЛ) и стеблей (ТЛ, ОТ, КЛ). Эти компоненты могут играть важную роль в проявлении горемезиса.

Благоприятное влияние НП (нефтяного ростового вещества) на рост и развитие проростков [14], стимулирующую роль ионов меди в определенных концентрациях [8, 11] и соединений азота [15] отмечали ранее и другие авторы.

Повышенное содержание Cl⁻ в среде является отрицательным фактором. Реакция растительных организмов на засоление неспецифична. Виды растений проявляют разную степень чувствительности к солевому стрессу, но общим является снижение ростовых процессов и темпов нарастания биомассы. Это связано с торможением синтеза белков и нуклеиновых кислот под влиянием

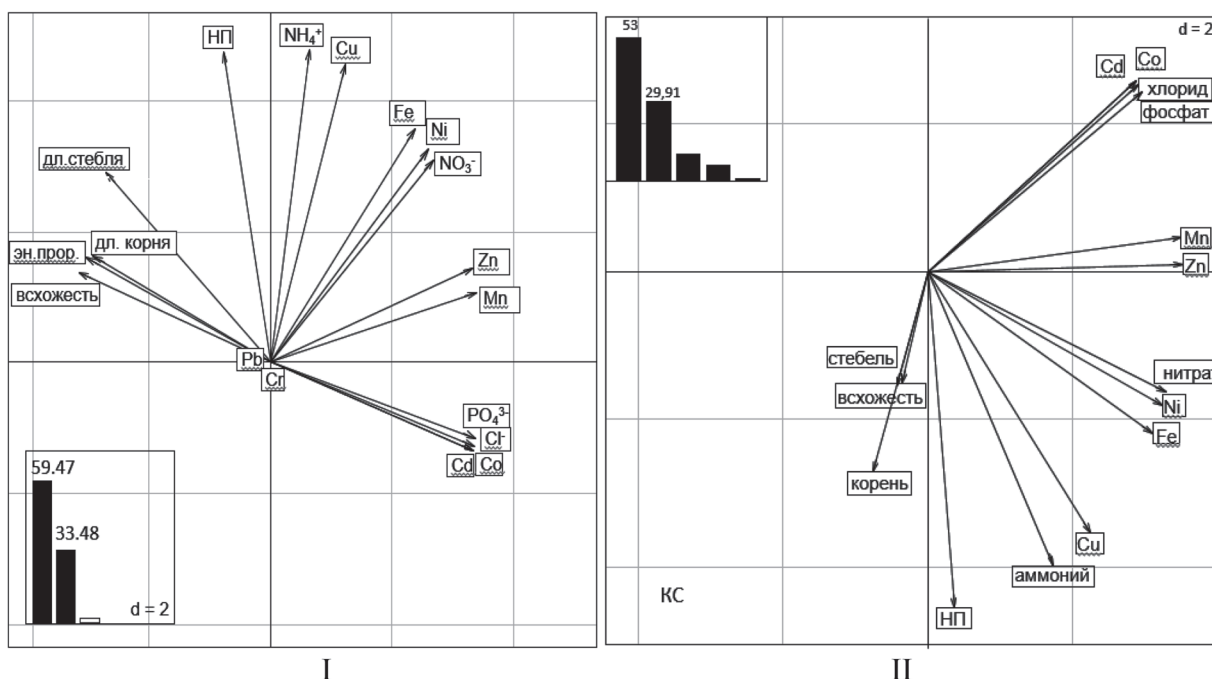


Рис. 3. Анализ главных компонент для некоторых видов-кандидатов (I – клевер луговой, II – кресс-салат)

засоляющих ионов вследствие снижения доступности воды и токсического действия засоляющих ионов на клетки растений [16, 17].

Источниками Zn в ПС являются истирание различных деталей транспортных средств и шин, эрозия оцинкованных поверхностей, использование в маслах цинксодержащих присадок [18]. Отмечено, что повышенное содержание в среде Zn снижает всхожесть семян (например, овса *Avena sativa* L.), подавляет развитие корня, стебля и развитие ризосферных бактерий. Аналогичные эффекты описаны при повышенном содержании Co [19], как и снижение содержания белка и изменение его фракционного состава у бобовых (*Pisum sativum* L.) [20]. В литературе имеются данные о существенной токсичности Zn для водорослей в концентрациях, характерных для ПС (от 0,1 до 10 мг/дм³). Важно, что основная масса Zn содержится в ПС в ионной форме, наиболее доступной для поглощения растениями [21, 22].

Показано, что наличие в среде Cd приводит к значительному снижению всхожести семян, уменьшению биометрических показателей (длины корня и побега), угнетению роста растений, нарушению процессов транспорта ассимилятов, ослаблению минерального питания, нарушению водного и гормонального обмена, снижению активности фотосинтеза и дыхания [23, 24].

Правильный выбор наиболее чувствительного параметра является важной задачей биомониторинга. Исследования показывают, что при загрязнении тяжелыми металлами наиболее чувствительным параметром для семян озимой пшеницы, ярового ячменя, редиса и кабачков является длина корней, наименее чувствительными – энергия прорастания и всхожесть [25]. Для горчицы белой в условиях загрязнения подвижным фосфором длина корней является наиболее чувствительным, а всхожесть – наименее чувствительным параметром [26].

Семена разных видов избирательно реагируют на определенные классы загрязнителей и их смеси. Поэтому наиболее перспективным является использование нескольких видов для фитотестирования. Это позволяет с большей точностью регистрировать минимально действующие концентрации токсикантов в условиях комплексного загрязнения.

Заключение. Полученные оригинальные результаты эксперимента свидетельствуют, что метод проращивания семян может быть использован для биотестирования поверхностного стока и других видов сточных вод со смешанным загрязнением. Наиболее чувствительными видами в условиях опыта были ежа сборная и клевер луговой. Эти виды могут быть рекомендованы в качестве тест-объектов для фитотеста. Наиболее информативными параметрами являлись энергия

прорастания семян и длина корней проростков. Для эффективного выявления действия токсических компонентов в условиях комплексного загрязнения рекомендуется проводить фитотест с использованием не менее двух видов растений и двух-трех тест-параметров.

Список использованной литературы

1. Горюнова, С. В. Экологические аспекты исследования состояния урбанизированных водных объектов (на примере одного из прудов г. Москвы) / С. В. Горюнова // Вестн. РУДН. Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2006. – № 1 (13). – С. 28–33.
2. Мониторинг техногенной нагрузки от поверхностных сточных вод на городскую дождевую канализацию / А. Б. Невзорова [и др.] // Вестн. Брестск. гос. техн. ун-та. – 2011. – № 2. – С. 61–66.
3. Monitoring and flux determination of trace metals in rivers of the Seversky Donets basin (Ukraine) using DGT passive samplers / Y. Vystavna [et al.] // Environmental Earth Sci. – 2012. – N 65.– P. 1715–1725.
4. Лисовицкая, О. В. Фитотестирование: основные подходы, проблемы лабораторного метода и современные решения / О. В. Лисовицкая, В. А. Терехова // Докл. по эколог. почвоведению. – М.: МГУ, 2010. – Вып. 13. – С. 18.
5. Методика определения силы роста семян кормовых культур / В. И. Карпин [и др.]. – М.: Издво РГАУ–МСХА, 2012. – 16 с.
6. Методы определения всхожести: ГОСТ 12038-84. – М.: Изд-во стандартов, 1984. – 56 с.
7. Calabrese, E. J. Hormesis and plant biology / E. G. Calabrese, R. B. Blain // Environmental Pollution. – 2009. – N 157. – P. 42–48.
8. Phenotypic seedling responses of a metal-tolerant mutant line of sunflower growing on a Cu-contaminated soil series: potential uses for biomonitoring of Cu exposure and phytoremediation / A. Kolbas [et al.] // Plant and Soil. – 2014. – N 376. – P. 377–397.
9. Чиркова, Т. В. Физиологические основы устойчивости растений: учеб. пособие для студентов биол. факультетов вузов / Т. В. Чиркова. – СПб.: СПбГУ, 2002. – 244 с.
10. Зайцева, Р. И. Характеристика солеустойчивости кормовых культур в начальной фазе вегетации при засолении чернозема хлоридом натрия / Р. И. Зайцева, Л. И. Желнакова, Н. С. Никитина // Бюл. Почвен. ин-та им. В. В. Докучаева. – 2009. – № 63. – С. 25–40.
11. Copper excess triggers phospholipase D activity in wheat roots / F. Navari-Izzo [et al.] // Phytochemistry. – 2006. – N 67. – P. 1232–1242.
12. Lequeux, H. Response to copper excess in *Arabidopsis thaliana*: impact on the root system architecture, hormone distribution, lignin accumulation and mineral profile / H. Lequeux // Plant Physiol. and Biochem. – 2010. – N 48. – P. 673–682.
13. Бульская, И. В. Источники загрязнения поверхностного стока с урбанизированных территорий некоторыми ионами и нефтепродуктами / И. В. Бульская, А. П. Колбас, А. А. Волчек // Эколог. вестн. – 2015. – № 2 (32). – С. 28–33.
14. Седых, В. Н. Влияние отходов бурения и нефти на физиологическое состояние растений / В. Н. Седых, Л. А. Игнатъев // Сибир. эколог. журн. – 2002. – № 1. – С. 47–52.
15. Лисенко, А. Ф. Оптимальные концентрации раствора аммиачной селитры для предпосевной обработки семян люцерны сибирской / А. Ф. Лисенко, И. А. Карузина, Л. Р. Нипа // Тр. Сибир. технол. ин-та. – 1968. – Т. 3. – С. 187–196.
16. Функциональное состояние фотосинтетического аппарата проростков тритикале при хлоридном засолении / А. Р. Гарифзянов [и др.] // Изв. Тульск. гос. ун-та. Естеств. науки. – 2014. – Вып. 1, ч. 1. – С. 280–290.
17. Еремченко, О. З. Содержание пигментов в растениях *Lepidium sativum* в условиях хлоридно-натриевого засоления и ошелачивания / О. З. Еремченко, М. Г. Кусакина, Е. В. Лузина // Вестн. Пермск. ун-та. Биология. – 2014. – Вып. 1. – С. 30–35.
18. Пшенин, В. Н. Актуальные вопросы оценки загрязнения почвенного покрова вблизи автомагистралей / В. Н. Пшенин // Экологизация автомобильного транспорта: тр. Всерос. науч.-практ. семинара. – СПб.: МАНЭБ, 2003. – С. 83–88.
19. Щелкова, Ю. А. Исследование влияния тяжелых металлов на рост растений и микрофлору почвы / Ю. А. Щелкова // Успехи в химии и химической технологии. – 2011. – Т. 25, № 11. – С. 75–79.
20. Бортников, С. В. Влияние кобальта на качественный и количественный состав белка растений *Pisum sativum* / С. В. Бортников // Альманах соврем. науки и образования. – 2009. – № 5 (24). – С. 28–30.
21. Landner, L. Zinc in society and in the environment / L. Landner, L. Lindstrom; Swedish Environmental Res. Group. – 1998. – 160 p.
22. Bioavailability of zinc in runoff water from roofing materials / D. G. Hejjerick [et al.] // Chemosphere. – 2002. – N 47. – P. 1073–1080.
23. Влияние кадмия на состав жирных кислот липидов в побегах карельской березы *in vitro* / Т. Ю. Кузнецова [и др.] // Физиол. раст. – 2008. – Т. 55, № 5. – С. 731–737.
24. Кузнецова, С. А. Влияние кадмия на ростовые процессы и интенсивность фотосинтеза растений пшеницы / С. А. Кузнецова, Д. А. Климачев // Вестн. МГОУ. Естеств. науки. – 2014. – № 5. – С. 20–24.
25. Колесников, С. И. Экологическое состояние и функции почв в условиях химического загрязнения / С. И. Колесников, К. Ш. Казеев, В. Ф. Вальков. – Ростов н/Д: Росиздат, 2006. – 385 с.
26. Экотоксикологическая оценка повышенного содержания фосфора в почвогрунте по тест-реакциям на разных стадиях развития / В. А. Терехова [и др.] // Проблемы агрохимии и экологии. – 2009. – № 3. – С. 21–26.

Поступила в редакцию 11.01.2016

УДК 634.737:581.47

Н. Б. ПАВЛОВСКИЙ

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЛОДОВ
ГОЛУБИКИ ВЫСОКОРОСЛОЙ (*VACCINIUM CORYMBOSUM*)
ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В БЕЛАРУСИ СОРТОВ**

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь, e-mail: pavlovskiy@tut.by

Приведены морфометрические параметры плодов и плодовых кистей 20 сортов голубики высокорослой и 3 сортов голубики полувисокорослой. По массе плода сорта данной культуры классифицированы на три группы: крупноплодные, среднеплодные и мелкоплодные. Существенных отклонений в размерных характеристиках плодов интродуцированных в Беларуси сортов голубики по сравнению с таковыми в стране их происхождения и в соседних с Беларусью регионах не выявлено.

Ключевые слова: голубика высокорослая, *Vaccinium corymbosum*, интродукция, морфология, сорт, плод, соплодие.

M. B. PAULOUSKI

**COMPARATIVE MORPHOLOGIC CHARACTERISTICS FRUITS BLUEBERRY VARIETIES
(*VACCINIUM CORYMBOSUM*) INTRODUCED IN BELARUS**

Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus, e-mail: pavlovskiy@tut.by

Presents morphometric parameters of fruits and collectivefruit of 20 cultivars of highbush blueberry and 3 cultivars of half-highbush blueberry. By weight of the culture of the fruit cultivars are classified into 3 groups: large-fruited, middle-fruited and small-fruited. How any significant deviations in the dimensional characteristics of the fruit introduced in Belarus blueberry cultivars in comparison with those of the country of origin and the neighboring countries have been identified.

Keywords: highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum*, introduction, morphology, cultivar, fruit, collectivefruit.

Введение. Основным органом растений голубики высокорослой (*Vaccinium corymbosum*), имеющим хозяйственное значение, является плод. Ягоды голубики особенно полезны в свежем виде, так как являются источником ценных пищевых и биологически активных веществ [1, 2].

Анализ литературных источников, касающихся морфологической характеристики плодов голубики высокорослой, показывает, что сведения об их биометрических показателях малочисленны и фрагментарны. Некоторые морфологические данные о плодах голубики приведены в монографиях Т. В. Курлович, В. Н. Босак [3] (8 сортов), Ж. А. Рупасовой с соавт. [4] (3 сорта), А. К. Рипы с соавт. [5] (15 сортов), а также в работах В. Ф. Буткуса и З. П. Буткене [6] (6 сортов), Д. М. Бриксина [7] (5 сортов) и А. Б. Конобеевой [8] (4 сорта). В зарубежной литературе характеристика ягод разных сортов голубики заключается в основном в описании их размеров [9, 10]. Некоторые американские исследователи, характеризуя сорт, указывают число ягод, вмещаемых в чашку объемом 250 мл [11].

Детальное морфологическое описание плодов голубики высокорослой, сорта которой относительно недавно были завезены в Беларусь, позволит не только дать им хозяйственную оценку, но и судить об успехе их интродукции в республике.

Цель данной работы – выявление морфологических особенностей плодов и соплодий голубики высокорослой разных сортов, интродуцированных в Беларусь.

Объекты и методы исследования. Исследования проводили в период с 2010 по 2015 г. в лаборатории интродукции и технологии ягодных растений Центрального ботанического сада

НАН Беларуси, расположенной в Ганцевичском районе Брестской области (N 52° 74', E 26° 38'). Объектом исследований являлись плоды и плодовые кисти 20 сортов голубики высокорослой: Bluecrop, Blueray, Bluerose, Bluetta, Carolinablue, Coville, Croatan, Darrow, Denise Blue, Duke, Earliblue, Elizabeth, Hardyblue, Herbert, Jersey, Nelson, Patriot, Reka, Rubel, Weymouth и 3 сортов голубики полувысокорослой: Northblue, Northcountry и Northland. Насаждения голубики созданы на минеральной почве с $pH_{(H_2O)}$ 4,5, подстилаемой рыхлым разнородным песком.

Морфологическое описание плодов и соплодий проводили с учетом методических указаний З. Т. Артюшенко, А. А. Федорова [12]. Линейные параметры ягод измеряли электронным штангенциркулем с цифровой индикацией у 20 плодов каждого сорта. Массу ягоды определяли путем взвешивания 100 плодов на электронных весах в 3-кратной повторности при каждом сборе урожая. Число выполненных семян в ягоде подсчитывали у 10 плодов при их препарировании. Морфометрические параметры соплодий определяли у 10 плодовых кистей каждого сорта.

Статистическую обработку данных осуществляли на ПК с помощью программы Excel.

Результаты и их обсуждение. Плод. Плод голубики высокорослой – шарообразная, 5-гнездная настоящая ягода с сохранившейся на верхушке чашечкой, образованной подпестичным диском и треугольными, открытыми или полусомкнутыми, чашелистиками. В центре чашечки хорошо заметна точка-рубец – место отделения пестика, по кругу – рубец от венчика. Околоплодник сочный, мясистый, от беловатого до зеленоватого цвета. Внутри околоплодника содержится несколько десятков семян. Окраска ягод в процессе созревания изменяется от зеленой до темно-синей, почти черной, а восковой налет придает им сизый или пепельно-серый цвет. Интенсивность воскового налета является сортоспецифичным признаком. Слабый налет воска характерен для плодов полувысокорослых (Northblue, Northland) и раннеспелых высокорослых сортов голубики (Bluetta, Croatan, Hardyblue, Weymouth). Как правило, восковой налет большей интенсивности имеют плоды средне- и позднеспелых сортов. По-видимому, слабый налет воска полувысокорослые и раннеспелые высокорослые сорта голубики унаследовали от голубики узколистной (*V. angustifolium*), для плодов которой характерны слабые восковые отложения или их отсутствие [13]. Исключением являются полувысокорослый раннеспелый сорт Northcountry, продуцирующий плоды с относительно интенсивным восковым налетом, и позднеспелый высокорослый сорт Rubel с темноокрашенными плодами.

Изменение окраски плодов голубики в синий цвет в процессе созревания сортоспецифично. Так, у сортов Bluecrop, Nelson кожица плода изменяет окраску одновременно на всей его поверхности. У сортов Blueray, Duke, Earliblue, Weymouth более интенсивно в синий цвет окрашивается плод со стороны чашечки, чем со стороны плодоножки, где ягода еще розовая, а иногда (у сортов Reka, Bluetta) даже зеленоватая. При этом следует отметить, что в сезоны с высокой урожайностью данное явление выражено в большей степени, чем в сезоны с низким урожаем.

Плоды исследуемых сортов существенно различаются по биометрическим показателям (табл. 1). Наиболее крупные ягоды среди исследуемых таксонов продуцируют сорта Bluecrop, Herbert и Patriot (средняя масса 2,2 г). Самые мелкие плоды (средняя масса 0,7 г) характерны для полувысокорослого сорта Northcountry.

Интродуцированные сорта голубики формировали плоды в идентичных экологических условиях, и основным фактором, определяющим величину ягод, являлась генетически детерминированная способность таксона к продуцированию плодов определенного размера. Это позволило классифицировать тестируемые сорта по величине ягод на три группы: крупноплодные – ягоды массой 2,0 г и более, среднеплодные – от 1,9 до 1,0 г, мелкоплодные – менее 1,0 г (табл. 2).

Сорта голубики существенно различаются по форме плода. Для сортов, продуцирующих крупные ягоды, таких как Bluecrop, Blueray, Darrow, Elizabeth, Herbert, Nelson, Northblue, характерна приплюснутая форма плода, о чем свидетельствуют относительно низкие коэффициенты соотношения длины к диаметру (0,65–0,73). Форма плода сортов, формирующих ягоды средних и мелких размеров (Croatan, Northcountry, Northland, Reka), близка к шарообразной. Среди исследуемых таксонов наиболее шаровидные плоды отмечены у сорта Denise Blue, на что указывает самый высокий коэффициент соотношения длины ягоды к ее диаметру – 0,82. Корреляционный

Т а б л и ц а 1. Биометрические параметры ягод голубики высокорослой разных сортов

Сорт	Длина, мм		Диаметр, мм		Коэф. соотн. длины к диаметру		Масса, г		Число семян, шт.	
	$x \pm m_x$	$V, \%$	$x \pm m_x$	$V, \%$	$x \pm m_x$	$V, \%$	$x \pm m_x$	$V, \%$	$x \pm m_x$	$V, \%$
Bluecrop	13,1 ± 0,6	7	18,1 ± 1,4	12	0,72 ± 0,03	6	2,2 ± 0,2	12	31 ± 7	32
Blueray	12,9 ± 1,5	18	17,9 ± 2,3	19	0,72 ± 0,02	4	2,0 ± 0,2	18	38 ± 9	36
Bluerose	11,6 ± 0,7	9	16,7 ± 1,4	12	0,70 ± 0,02	5	1,8 ± 0,1	5	36 ± 11	44
Bluetta	12,4 ± 0,9	11	16,4 ± 1,0	9	0,75 ± 0,02	5	1,6 ± 0,1	11	27 ± 3	18
Carolinablue	11,7 ± 0,8	10	16,4 ± 1,3	12	0,71 ± 0,02	5	1,8 ± 0,1	10	22 ± 3	21
Coville	12,9 ± 1,1	12	17,2 ± 1,3	11	0,76 ± 0,02	5	2,1 ± 0,1	8	20 ± 7	49
Croatan	10,7 ± 0,6	9	14,1 ± 0,9	9	0,76 ± 0,03	5	1,4 ± 0,2	18	25 ± 9	51
Darrow	12,4 ± 0,8	10	17,4 ± 1,3	11	0,72 ± 0,02	4	2,0 ± 0,2	12	44 ± 14	48
Denise Blue	13,9 ± 0,8	9	17,3 ± 1,0	9	0,81 ± 0,01	2	2,1 ± 0,1	6	27 ± 8	47
Duke	11,7 ± 0,9	12	16,5 ± 1,5	14	0,71 ± 0,02	5	2,1 ± 0,1	5	28 ± 3	15
Earliblue	12,6 ± 0,8	9	17,3 ± 1,3	11	0,73 ± 0,03	5	1,6 ± 0,2	14	28 ± 5	24
Elizabeth	12,0 ± 1,0	13	17,9 ± 1,4	12	0,67 ± 0,02	3	2,1 ± 0,2	12	42 ± 5	17
Hardyblue	10,3 ± 0,6	9	15,1 ± 1,1	11	0,68 ± 0,02	4	1,4 ± 0,1	8	39 ± 3	10
Herbert	12,9 ± 0,6	7	20,4 ± 1,3	9	0,63 ± 0,01	4	2,2 ± 0,6	14	45 ± 7	24
Jersey	10,9 ± 0,8	11	15,3 ± 1,2	12	0,72 ± 0,02	4	1,4 ± 0,1	9	36 ± 8	32
Nelson	12,3 ± 1,0	12	17,1 ± 1,8	15	0,72 ± 0,03	6	1,9 ± 0,2	14	46 ± 15	50
Northblue	12,4 ± 0,7	9	18,4 ± 1,7	13	0,68 ± 0,03	7	1,9 ± 0,1	8	13 ± 6	73
Northcountry	9,4 ± 0,6	10	12,2 ± 0,9	11	0,78 ± 0,01	3	0,7 ± 0,1	19	12 ± 4	51
Northland	11,3 ± 0,5	6	15,0 ± 1,0	10	0,75 ± 0,03	5	1,3 ± 0,1	7	15 ± 2	22
Patriot	12,5 ± 0,9	11	17,2 ± 1,5	13	0,73 ± 0,02	5	2,2 ± 0,3	17	16 ± 8	79
Reka	11,6 ± 0,9	11	13,8 ± 1,9	21	0,78 ± 0,02	3	1,5 ± 0,3	31	8 ± 4	65
Rubel	10,8 ± 0,6	8	14,5 ± 0,7	7	0,74 ± 0,02	3	0,9 ± 0,1	17	29 ± 4	20
Weymouth	12,7 ± 0,5	6	17,2 ± 0,9	8	0,74 ± 0,02	4	1,5 ± 0,2	23	37 ± 5	20
HCP _{0,05}	1,53		2,55		0,04		0,27		13,81	

Т а б л и ц а 2. Классификация сортов голубики высокорослой по размеру плода

Размер плодов	Сорта
Крупноплодные	Bluecrop, Blueray, Coville, Darrow, Denise Blue, Duke, Elizabeth, Herbert, Patriot
Среднеплодные	Bluerose, Bluetta, Carolinablue, Croatan, Earliblue, Hardyblue, Jersey, Nelson, Northblue, Northland, Reka, Weymouth
Мелкоплодные	Northcountry, Rubel

анализ, проведенный между морфометрическими параметрами ягод (длина и диаметр) и коэффициентом их формы, указывает на отсутствие корреляции между длиной плода и его формой ($r = -0,04$) и на отрицательную и достаточно тесную связь между диаметром плода и его формой ($r = -0,59$). Это свидетельствует о том, что нарастание массы крупных ягод голубики происходит преимущественно за счет разрастания в ширину и, соответственно, в меньшей степени – за счет их удлинения.

Установлено, что один плод голубики содержит до 60 полноценных семян светло-коричневого цвета, длиной 1,2–1,6 мм, шириной 0,6–0,8 мм и средней массой 0,005 г. Среднее их количество в одной ягоде варьируется от 12 шт. у сортов Northcountry и Reka до 46 шт. у сорта Nelson. При этом следует отметить, что у сорта Reka плоды в 2 раза крупнее, чем у сорта Northcountry. Наряду с этим установлена и значительная изменчивость числа семян в плодах большинства сортов, что подтверждается высокими значениями коэффициентов вариации. В ягодах одного сорта со сходными размерами содержится разное число семян, причем в отдельных случаях в более мелких плодах оно оказывается большим, нежели в крупных. На наш взгляд, это обусловлено степенью опыления цветков. Косвенным подтверждением этому может являться установленный нами факт того, что число семян в ягоде зависит от места расположения плодовой кисти в кроне растения. Так, у плодов сорта Reka, расположенных по периметру кроны, в среднем содержится 18 ± 5 семян, в то время как в ягодах, сформировавшихся в кроне растения, только 5 ± 1 . Данный факт

можно объяснить тем, что цветки, расположенные по периметру кроны, чаще опыляются насекомыми, что способствует образованию большего числа семян.

Для определения ключевых морфометрических параметров плодов голубики, играющих главную роль в формировании семенного потенциала, проведен корреляционный анализ взаимосвязи между их биометрическими показателями и числом содержащихся в них семян (табл. 3).

Таблица 3. Коэффициенты корреляции между биометрическими параметрами плодов и числом находящихся в них семян разных сортов голубики высокорослой

Сорт	Длина	Диаметр	Масса
Bluecrop	0,62	0,70	0,74
Blueray	0,74	0,70	0,66
Bluerose	0,80	0,81	0,75
Bluetta	0,30	0,28	0,25
Carolinablue	0,75	0,60	0,66
Coville	0,78	0,91	0,92
Croatan	0,23	0,43	0,31
Darrow	0,66	0,69	0,66
Denise Blue	0,62	0,66	0,61
Duke	0,20	0,03	0,12
Earliblue	0,43	0,43	0,50
Elizabeth	0,25	0,32	0,35
Hardyblue	0,21	0,11	0,08
Herbert	0,61	0,53	0,51
Jersey	0,62	0,60	0,65
Nelson	0,47	0,72	0,63
Northblue	0,82	0,76	0,75
Northcountry	0,82	0,77	0,82
Northland	0,29	0,56	0,53
Patriot	0,53	0,79	0,66
Reka	0,83	0,89	0,87
Rubel	0,67	0,77	0,69
Weymouth	0,77	0,72	0,71

В результате установлено наличие тесной и одинаково выраженной положительной зависимости числа семян в ягоде от всех исследованных биометрических параметров. При этом выраженная корреляция ($r > 0,6$) отмечена у 65 % сортов, средняя – у 22 % и недостаточная ($r < 0,3$) – у 13 % культиваров.

Сравнительный анализ морфологических параметров плодов, установленных нами для 23 сортов голубики, с имеющимися в литературных источниках сведениями, полученными в Беларуси и соседних странах, выявил некоторые несоответствия. Так, данные, отмеченные ранее в этой же лаборатории Т. В. Курлович, В. Н. Босак [3] по диаметру плода для сортов Blueray (1,7 см) и Coville (1,8 см), согласуются с нашими результатами, но по массе ягоды результаты коллег несколько ниже. Для сорта Herbert наши показатели превосходят полученные ранее в 1,3 раза по диаметру и массе плода.

Морфометрические параметры ягод, полученные в этом же районе Ж. А. Рупасовой с соавт. [4] для сорта Duke, соизмеримы с нашими данными, а для сортов Bluecrop и Nelson – в 1,1–1,3 раза ниже.

Биометрические показатели плодов сортов Bluecrop и Blueray, полученные В. Ф. Буткусом и З. П. Буткене [6] в Литве, практически полностью совпадают с нашими данными как по массе ягод, так и по их размерам и лишь несущественно разнятся по числу содержащихся в них семян.

При анализе размерных показателей (диаметр и масса) ягод голубики, полученных А. К. Рипой с соавт. [5] в Латвии, с нашими результатами выявлены значительные расхождения для некоторых сортов. Так, для сортов Earliblue, Herbert и Weymouth значения сопоставимы, для сортов

Bluecrop и Bluegray латышские данные ниже, а для сортов Coville и Jersey – значительно выше. При этом следует отметить, что приведенная А. К. Рипой с соавт. масса ягоды у сорта Jersey (2,6 г) в 1,8 раза выше, чем у сорта Bluecrop (1,4–1,5 г), а масса плода у сорта Coville (4,0–4,1 г) в 1,2–1,4 раза больше, чем у сорта Herbert (2,9–3,5 г). Это противоречит нашим данным, согласно которым, напротив, средняя масса ягоды у сорта Jersey в 1,6 раза меньше, чем у сорта Bluecrop, а масса плода сорта Coville меньше на 0,1 г таковой у плода сорта Herbert. В стране происхождения этих сортов (США) сорт Herbert продуцирует ягоды крупнее, чем сорт Coville, а у сорта Bluecrop они больше, чем у сорта Jersey [10].

Сравнение параметров плодов разных сортов голубики, интродуцированных в Центрально-Черноземной зоне России (Мичуринск) с нашими данными показывает, что масса ягоды ранних и среднеспелых сортов (Bluecrop, Bluegray, Northland) в 1,1–1,3 раза выше наших значений, а позднеспелых сортов (Coville, Herbert) – в 1,7–1,9 раза ниже [7]. Сведения, полученные А. Б. Конобеевой [8] в этом же регионе России, для сортов Bluegray, Coville и Herbert по массе ягоды ниже в 2,8–3,5 раза. По результатам этого автора вышеназванные сорта голубики имеют шарообразную форму плода, что не согласуется с нашими данными.

Параметры ягод голубики 4 сортов (Bluecrop, Earliblue, Darrow, Patriot), полученные в условиях Киевской области Украины [14], по массе плода ниже в 1,2 раза, а также несколько разнятся по диаметру и длине и, как результат, отличаются по коэффициенту формы.

В условиях Чехии масса ягод 13 из 14 сортов голубики несколько ниже наших данных и только у сорта Stoatan (2,6 г) плоды в 1,9 раза крупнее [15]. По данным К. Smolarz с соавт. [16] (Польша), масса ягоды 17 сортов голубики несколько меньше или сходна с нашими значениями.

Сравнительный анализ массы ягод, сформированных в условиях США и Беларуси, показывает, что плоды сортов Bluecrop (2,2 г), Earliblue (1,7 г), Herbert (2,3 г), Coville (2,1 г), Rubel (0,8 г) и Weymouth (1,5 г) имеют сходный вес [17]. Что касается числа семян, содержащихся в ягоде, то в плодах сортов Coville и Herbert их количество подобно, у сортов Bluecrop, Bluegray, Earliblue, Jersey, Rubel и Weymouth в ягодах, сформированных на североамериканском континенте, число семян в 1,2–1,7 раза выше. Г. М. Darrow [17] установил, что число семян в плодах, собранных при втором сборе урожая, ниже у всех исследуемых сортов, чем при первом, несмотря на то что у ряда сортов средняя масса ягоды при втором сборе урожая была выше, чем при первом.

Таким образом, плоды сортов голубики высокорослой, сформировавшиеся в условиях Беларуси, имеют биометрические параметры, сходные с таковыми у ягод, полученных в стране происхождения сортов – США, а также Литве. Для ряда сортов линейные показатели плодов, выросших в условиях Польши, Латвии, России, Украины и Чехии, согласуются с нашими данными. Но по массе плода полученные в условиях Беларуси ягоды несколько превосходят плоды, сформировавшиеся в соседних странах.

Соплодие. Ягоды голубики собраны в кисти, в среднем от 5,5 шт. у сорта Rubel до 8,3 шт. у сорта Jersey (табл. 4). Практически у всех исследуемых сортов встречаются и одиночные плоды. Размерные характеристики ягод в плодовой кисти уменьшаются от ее основания к вершине, причем масса плода у основания кисти почти вдвое больше, чем у расположенного в ее верхней части. При этом отчетливой линейной зависимости размера плода от места расположения на репродуктивном побеге не наблюдается. Формирование разных по массе плодов в одной кисти обусловлено растянутым их созреванием, вызванным, в свою очередь, неодновременным зацветанием цветков в соцветии [18]. Самые крупные ягоды формируются из первых образовавшихся завязей, а мелкие – из последних. Плодам, сформировавшимся первыми, поступает больше элементов питания, чем последующим, так как с увеличением числа завязей возрастает конкуренция за питательные вещества. Следует отметить, что у мелкоплодных сортов голубики различия по массе ягод в плодовой кисти выражены в меньшей степени, чем у крупноплодных культиваров.

Для сортов голубики характерно формирование разных по плотности плодовых кистей. Самые плотные плодовые кисти характерны для полувысокорослого сорта Northblue: данный сорт продуцирует крупные плоды на самых коротких плодоножках (5,7 мм). Среди сортов высокорослой голубики самые плотные плодовые кисти формирует сорт Patriot, у которого относительно

Т а б л и ц а 4. Биометрические параметры плодовых кистей голубики высокорослой разных сортов

Сорт	Число ягод в кисти, шт.		Длина оси плодовой кисти, мм		Длина плодоножки, мм		Диаметр плодоножки, м	
	$x \pm m_x$	V, %	$x \pm m_x$	V, %	$x \pm m_x$	V, %	$x \pm m_x$	V, %
Bluecrop	7,2 ± 1,3	27	13,9 ± 1,9	21	9,2 ± 0,6	10	0,88 ± 0,05	8
Blueray	8,1 ± 1,0	19	12,5 ± 1,5	18	7,0 ± 0,3	7	1,00 ± 0,06	10
Bluerose	7,8 ± 1,2	23	14,0 ± 2,2	23	7,4 ± 0,2	4	0,97 ± 0,07	10
Bluetta	6,1 ± 1,0	24	13,8 ± 2,9	32	7,1 ± 0,4	8	0,83 ± 0,03	6
Carolinablue	7,9 ± 0,9	17	12,7 ± 1,4	17	12,1 ± 1,0	12	0,90 ± 0,03	5
Coville	7,3 ± 0,8	17	13,2 ± 1,0	12	7,5 ± 0,3	7	0,99 ± 0,05	8
Croatan	7,6 ± 1,3	25	10,9 ± 1,3	18	7,1 ± 0,3	6	0,72 ± 0,04	8
Darrow	6,4 ± 1,3	31	14,2 ± 1,1	23	9,1 ± 0,8	13	1,00 ± 0,10	16
Denise Blue	5,6 ± 1,7	46	16,6 ± 2,3	21	9,7 ± 0,5	7	1,00 ± 0,05	7
Duke	6,5 ± 1,2	26	14,7 ± 2,1	21	11,7 ± 1,3	16	1,11 ± 0,07	9
Earliblue	7,2 ± 0,8	17	14,5 ± 2,1	21	11,3 ± 0,6	8	0,88 ± 0,06	10
Elizabeth	6,9 ± 0,7	16	12,8 ± 3,0	35	10,6 ± 1,2	17	0,98 ± 0,05	8
Hardyblue	5,9 ± 1,1	28	10,1 ± 3,5	12	10,4 ± 0,6	8	0,81 ± 0,04	8
Herbert	6,9 ± 1,2	27	13,8 ± 2,3	25	8,7 ± 0,5	9	0,99 ± 0,05	8
Jersey	8,2 ± 0,9	16	16,3 ± 2,1	19	11,2 ± 1,2	16	0,84 ± 0,06	11
Nelson	5,6 ± 1,0	27	18,5 ± 2,8	22	11,3 ± 1,2	16	0,98 ± 0,08	13
Northblue	7,0 ± 1,3	28	13,2 ± 1,7	19	5,7 ± 0,4	9	0,99 ± 0,08	11
Northcountry	6,3 ± 1,2	29	8,7 ± 1,1	18	5,7 ± 0,3	7	0,90 ± 0,08	14
Northland	6,1 ± 0,9	23	14,1 ± 3,2	34	9,0 ± 0,7	12	0,87 ± 0,02	4
Patriot	6,9 ± 1,0	22	8,2 ± 1,8	32	6,5 ± 0,6	14	1,13 ± 0,09	12
Reka	6,1 ± 0,7	16	14,5 ± 1,4	14	7,7 ± 0,2	5	0,96 ± 0,08	13
Rubel	5,6 ± 1,1	29	12,6 ± 1,1	13	12,5 ± 1,0	12	0,82 ± 0,02	4
Weymouth	7,1 ± 1,0	20	15,5 ± 1,8	17	9,4 ± 1,2	19	0,88 ± 0,02	3
HCP _{0,05}	2,06		4,01		1,52		0,11	

короткие плодоножки собраны на самых коротких осях соплодий (8,2 мм). Достаточно плотные плодовые кисти образуют сорта Blueray, Bluerose, Bluetta, Coville, Croatan, Herbert и Reka. Рыхлые плодовые кисти характерны для сортов с длинными плодоножками и осями соплодий, таких как Rubel, Carolinablue, Jersey, Nelson, Duke, Earliblue и Hardyblue. Среди этих сортов очень рыхлые соплодия имеют сорта, продуцирующие плоды мелких и средних размеров (Rubel, Jersey, Hardyblue). Статистически установлено, что для сортов, плоды которых имеют длинные плодоножки, характерны и более длинные оси соплодий, что подтверждается значимой положительной корреляцией ($r = 0,46$).

Что касается литературных сведений о соплодиях голубики, то только в работе А. Б. Конобеевой [8] представлены данные о числе ягод в плодовой кисти для сортов Blueray (5,0 шт.), Coville (5,0 шт.) и Herbert (4,2 шт.). Сравнительный анализ показывает, что в Центрально-Черноземной зоне России число ягод в соплодиях голубики на 2–3 ягоды меньше, чем в условиях Беларуси.

Заключение. Плод голубики – настоящая ягода с сочным околоплодником, содержащая в зависимости от сорта в среднем от 12 до 46 семян. Размеры, форму плода, особенности окраски, интенсивность восковых отложений, плотность плодовых кистей можно рассматривать как идентификационные признаки сорта.

В результате исследований не выявлено существенных отклонений в размерных параметрах плодов интродуцированных в Беларуси сортов голубики по сравнению с таковыми на их родине и в соседних с Беларусью странах.

Список использованной литературы

1. Совершенствование сортимента голубики высокорослой на основе культивирования сортов с высоким содержанием полезных веществ в ягодной продукции: метод. рекомендации / Ж. А. Рупасова [и др.]; НАН Беларуси, Центральный ботанический сад, Минсельхозпрод Респ. Беларусь. – Минск: Право и экономика, 2010. – 24 с.
2. Биохимический состав плодов малораспространенных ягодных культур садоводства Беларуси / Ж. А. Рупасова [и др.]. – Минск: Беларус. навука, 2014. – 315 с.

3. Курлович, Т. В. Голубика высокорослая в Беларуси / Т. В. Курлович, В. Н. Босак. – Минск: Беларус. навука, 1998. – 176 с.
4. Голубика высокорослая: оценка адаптационного потенциала при интродукции в условиях Беларуси / Ж. А. Рупасова [и др.]; под ред. В. И. Парфенова. – Минск: Беларус. навука, 2007. – 442 с.
5. Рипа, А. К. Голубика высокая / В. Ф. Коломийцева // Клюква крупноплодная, голубика высокая, брусника / А. К. Рипа, В. Ф. Коломийцева, Б. А. Аудриня; отв. ред. Т. Ф. Пука. – Рига: Зинатне, 1992. – С. 121–150.
6. Буткус, В. Ф. Биологическая и биохимическая характеристика голубики высокорослой (3. Морфологические особенности сортов) / В. Ф. Буткус, З. П. Буткене // Тр. АН ЛитССР. Сер. В; редкол.: М. Бабянскас [и др.] – Вильнюс, 1987. – № 2 (98). – С. 28–38.
7. Брыксин, Д. М. Характеристика сортов голубики высокой при возделывании в ЦЧЗ / Д. М. Брыксин // Инновационная деятельность – основа повышения эффективности и модернизации садоводства и ягодоводства в современных условиях: материалы междунар. науч.-практ. дист. конф., Мичуринск, 1–5 сентября 2013 г. / ГНУ ВНИИС им. И. В. Мичурина Россельхозакадемии. – Мичуринск, 2014. – С. 29–31.
8. Конобеева, А. Б. Брусничные в Центрально-Черноземном регионе / А. Б. Конобеева. – Мичуринск: Изд-во Мичурин. гос. аграр. ун-та, 2007. – 230 с.
9. Borówka wysoka / E. Cichoncka et al.]; pod red. K. Pliszki. – Warszawa: Panst. Wydawn. Rolnicze i Leśne, 2002. – 156 p.
10. Lyrene, P. M. Varieties and Their Characteristics / P. M. Lyrene, J. R. Ballington // Blueberries for Growers, Gardeners, Promoters / ed.: N. F. Childers and P. M. Lyrene. – Florida, Gainesville: E. O. Printer Printing Company, Inc., 2006. – P. 26–37.
11. Growing highbush blueberries in Kentucky / J. Strang [et al.] / UK Cooperative Extension Service University of Kentucky, 2003. – 12 p.
12. Артюшенко, З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод / З. Т. Артюшенко, А. А. Федоров. – Л.: Наука, 1986. – 392 с.
13. Smolarz, K. Borówka i żurawina – zasady racjonalnej produkcji / K. Smolarz. – Warszawa: Hortpress Sp. Z o.o., 2009. – 255 s.
14. Quality and marketable characteristics of highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) under the Kyiv region conditions [Electronic resource] // Blueberries magazine consulting – Blueberries ConsultingAgo, 07, 2015. – Mode of access: http://www.blueberrieschile.cl/wp-content/uploads/2015/08/pdf_000307.pdf. – Date of access: 04.12.2015.
15. Paprstein, F. Wstępne wyniki oceny odmian borówki wysokiej w Holovousach / F. Paprstein, J. Ludvikova // Uprawa borówki i żurawiny (z elementami ekologii): Międzynarodowa konf. nauk., Skierniewice, 19–22 June 2006 / Institut Sadownictwa i Kwaciastwa. – Skierniewice: PPHU “Graf-Sad” S. C., 2006. – S. 138–144.
16. Przegląd badań nad oceną odmian borówki wysokiej prowadzonych od 1978 roku m Instytucie Sadownictwa i Kwaciastwa w Skierniewicach / K. Smolarz [et al.] // Uprawa borówki i żurawiny (z elementami ekologii): Międzynarodowa konf. nauk., Skierniewice, 19–22 June 2006 / Institut Sadownictwa i Kwaciastwa. – Skierniewice: PPHU “Graf-Sad” S. C., 2006. – S. 21–30.
17. Darrow, G. M. Seed number in blueberry fruits / G. M. Darrow // Proceed. of the Am. Soc. for Horticult. Sci. – 1958. – Vol. 72. – P. 212–215.
18. Павловский, Н. Б. Ритмы сезонного роста и развития сортов голубики высокорослой, интродуцированных в Беларуси / Н. Б. Павловский // Плодоводство. – 2015. – Т. 25. – С. 186–195.

Поступила в редакцию 28.12.2015

АГЛЯДЫ

УДК 631.524.86:633.11:632.4:577.21.08

Е. А. ВОЛУЕВИЧ

ПЛЕЙОТРОПНЫЕ ЭФФЕКТЫ ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) К БИОТРОФНЫМ ГРИБНЫМ ПАТОГЕНАМ

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Беларусь, e-mail: Voluevitch@yandex.ru

Биотрофные грибные патогены пшеницы характеризуются высокими адаптационными способностями и вредоносностью. Для успешной селекции на устойчивость необходимы эффективные доноры. Особый интерес представляют те из них, которые обладают генами устойчивости к широкому спектру болезней. В статье рассматриваются эпидемиологические особенности биотрофных грибных патогенов, их вредоносность, гены с плеiotропным эффектом на устойчивость пшеницы к болезням, приводится информация о наличии молекулярных маркеров к этим генам.

Ключевые слова: пшеница, патогены, устойчивость, плеiotропные эффекты генов, молекулярные маркеры.

E. A. VOLUEVICH

PLEIOTROPIC EFFECTS OF RESISTANCE GENES OF COMMON WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) TO BIOTROPHIC FUNGAL PATHOGENS

*Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: Voluevitch@yandex.ru*

Biotrophic fungal pathogens of wheat have high adaptive capacity and harmfulness. Successful breeding for resistance requires effective donors. Of particular interest are those genes which have resistance to a broad spectrum of diseases. The review describes epidemiological features of biotrophic fungal pathogens, their harmfulness, genes with pleiotropic effect on wheat resistance to disease, molecular markers to these genes.

Keywords: wheat, pathogens, resistance, pleiotropic effects of genes, molecular markers.

Введение. Вредоносными являются широко распространенные болезни пшеницы, вызываемые биотрофными грибными патогенами. К наиболее известным из них относятся листовая (бурая), стеблевая (линейная), желтая (полосчатая) ржавчина и мучнистая роса. Биологические особенности возбудителей этих болезней (высокая генерационная и споруляционная способность, распространение на большие расстояния, адаптация к условиям внешней среды) приводят к необходимости их постоянного контроля путем использования фунгицидов или возделывания устойчивых сортов. Более выгодным и экологически безопасным способом защиты является селекция устойчивых сортов. Для селекции необходимы доноры этого признака. Особый интерес представляют те из них, которые имеют комплексы генов устойчивости к нескольким болезням или гены с плеiotропным эффектом на устойчивость к спектру вредоносных организмов. Предполагается, что плеiotропные гены собственно пшеничного происхождения могли сформироваться в процессе эволюции *T. aestivum* L. и обуславливают базальный (неспецифический) уровень устойчивости (первичный уровень врожденной защиты), необходимый для нормального роста и развития растений. Базальная устойчивость представляет широкий спектр защитных реакций, которые эффективно предотвращают колонизацию растений различными патогенами [1, 2]. Настоящая статья посвящена рассмотрению генов, обуславливающих групповую устойчивость мягкой пшеницы к нескольким болезням.

Вредоносность болезней пшеницы, вызываемых биотрофными грибными патогенами.

Сильное поражение посевов листовой ржавчиной может снижать урожай зерна от 30 % [3] до 70 % [4]. Поражение пшеницы в фазе трубкования до 100 %, сохраняющееся до полной спелости этой культуры, может привести к недобору 70 % зерна [5]. Снижение урожая восприимчивых к бурой ржавчине сортов составляет не менее 0,5 т/га [6]. На пораженных растениях развиваются мелкие зерновки, в колосьях снижается завязываемость семян, особенно у верхушки и основания [7–9]. Выход муки из зерна пораженных растений снижается на 40 %, в клейковине содержится меньше белков, обедняется аминокислотный состав, снижаются натура и стекловидность зерна, показатели седиментации и силы муки [10–12]. При регулярном поражении пшеницы бурой ржавчиной отмечаются более высокие потери, чем от стеблевой и желтой ржавчины [13]. Стеблевая ржавчина является опасной болезнью пшеницы, так как при сильном поражении возможна полная потеря урожая [14]. Желтая ржавчина пшеницы может вызывать 50–100 % недобора урожая зерна [15]. Даже при предварительной обработке препаратами потери могут достигать 80 % [16]. В последнее время желтая ржавчина стала серьезной угрозой для пшеницы вследствие преодоления известных генов устойчивости и постепенной адаптации новых рас к более теплему климату, в частности, в Центральной и Западной Азии, Северной Африке [15].

Потери урожая от мучнистой росы составляют от 13 до 34 % [17, 18]. При сильном поражении посевов мучнистая роса вызывает недобор урожая до 50 % [19]. Болезнь уменьшает ассимиляционную площадь листьев и разрушает хлорофилл, снижает кустистость и задерживает колошение. Поражение мучнистой росой может привести к уменьшению содержания белка, при этом мукомольные и хлебопекарные качества сохраняются [20].

Эпидемиологические особенности биотрофных грибных патогенов. Во всех районах мира, где возделывается пшеница, распространены возбудители мучнистой росы пшеницы (*Blumeria graminis* DC. f. sp. *tritici* Marchal), бурой (*Puccinia triticina* Erikss.), стеблевой (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks. et E. Henn.) и желтой (*Puccinia striiformis* Westend. f. sp. *tritici* Eriks.) ржавчины, которые легко преодолевают большие расстояния с помощью ветра. При этом для переноса урединиоспор возбудителей ржавчины необходима сила ветра на 2–3 порядка больше, чем для переноса конидий возбудителя мучнистой росы [21]. Урединиоспоры передвигаются на большой высоте (до 3000 м) в виде облака, следуя траектории воздушных масс, их осаждение происходит вследствие дождя [21]. Так, например, в 1983 г. стеблевая ржавчина продвинулась на север со скоростью около 54 км за 2,4 ч, а самый длинный «скачок» урединиоспор *P. graminis* между двумя выращиваемыми пшеницу канадскими регионами, разделенными лесами и озерами, составил около 680 км [22, 23]. На примере возбудителя мучнистой росы *B. graminis* f. sp. *hordei* показано, что распространение спор по основному направлению ветра на 110 км произошло за 36 дней [24]. Споры всех этих биотрофных грибных патогенов могут распространяться и с дождем.

Инициация эпифитотий желтой ржавчины обусловлена случайным распределением очагов заражения и наличием незначительного количества инокулюма: 1 пустула на 1 га посевов может вызвать вспышку болезни в следующем году [25]. Это не свойственно для стеблевой и листовой ржавчины, а также для мучнистой росы, градиент распространения для которых является флатовым [21]. Возбудители мучнистой росы, бурой, стеблевой и желтой ржавчины формируют эпифитотии посредством повторяющихся циклов бесполого размножения в течение сезона. Однако их стратегии выживания отличаются по использованию половой стадии: ежегодной для возбудителя мучнистой росы, редкой – для возбудителей стеблевой и листовой ржавчины, без нее – для возбудителя желтой ржавчины. При повышении температуры и старении растения-хозяина начинается половое размножение (телиоспорами у ржавчинных грибов и аскоспорами у возбудителя мучнистой росы), а бесполое размножение (урединиоспорами или конидиями) уменьшается и затем прекращается.

Стратегия эпифитотии этих патогенов базируется в основном на быстром инфекционном цикле, большой споруляционной способности и высокой эффективности инфекции [21]. Для возбудителей мучнистой росы и желтой ржавчины, в отличие от бурой и стеблевой ржавчины, усиление степени развития болезни происходит не только вследствие появления новых поражений,

но, что более важно, и в связи с увеличением размеров уже имеющихся колоний. Показано, что одна клоновая популяция возбудителя желтой ржавчины оказалась эффективной в четырех странах на расстоянии 1700 км друг от друга [26]. В результате такого переноса клонов наблюдались вспышки желтой ржавчины на сортах пшеницы, которые были устойчивы к болезни при выращивании в других странах [26]. Однако для возбудителей стеблевой и бурой ржавчины ростом колоний можно пренебречь.

Ржавчинные грибы, адаптируясь к климату, в том числе к нестабильным температурным условиям среды, способны использовать имеющиеся в наличии ресурсы в течение коротких периодов времени. Для заражения растений возбудителям ржавчинных болезней пшеницы требуется высокая влажность, тогда как возбудитель мучнистой росы способен противостоять более сухим условиям. Ранние стадии инфекционного процесса биотрофных грибных патогенов управляются точной морфогенетической программой и ограничены климатическими условиями. Их жизненные циклы синхронизированы с циклами растения-хозяина для снабжения питанием и размножения. Например, для асексуальной стадии *Puccinia* spp. характерно проникновение в ночные часы, а колонизация тканей хозяина происходит при более высоких дневных температурах. Эти грибы менее гибкие, чем гембиотрофы (некротрофы). Сильный морфогенетический контроль инфекционных структур (аппрессории, гаустории) может также детерминироваться узким кругом растений, на которых такие грибы способны паразитировать. Кроме того, наблюдается тканеспецифичность: гаустории ржавчинных грибов формируются в мезофилле, а возбудителя мучнистой росы – в эпидермальных клетках растения-хозяина.

Скорость эпифитотий полициклических (макроциклических) болезней зависит от значений моноциклических параметров, на которые влияют восприимчивость хозяина и, в меньшей степени, метеорологические условия [27]. Измерение моноциклических параметров необходимо для предсказания риска болезни. Возбудитель листовой ржавчины отнесен к патогенам среднего эволюционного риска (7-я категория ожидаемого эволюционного риска по 10-балльной шкале, 5-я категория наблюдаемого риска), поскольку размножается в основном вегетативным путем, а урединиоспоры распространяются на большие расстояния [28]. Возбудители стеблевой и желтой ржавчины также относятся к патогенам среднего эволюционного риска. Возбудитель мучнистой росы принадлежит к патогенам высокого риска (10-я категория ожидаемого эволюционного риска, 5-я – наблюдаемого риска по 10-балльной шкале), так как имеет половое и бесполое размножение, а споры, образующиеся при вегетативном размножении (конидии), могут переноситься ветром на большие расстояния [28].

В Беларуси мучнистая роса на восприимчивых сортах практически ежегодно достигает эпифитотийного уровня, листовая ржавчина также широко распространена, стеблевая ржавчина встречается в некоторых районах страны в более жаркие годы, желтая ржавчина развивается при прохладной погоде и встречается реже [29–31].

Гены устойчивости мягкой пшеницы к биотрофным патогенам. На сегодняшний день известно более 200 генов устойчивости мягкой пшеницы к биотрофным грибным патогенам – возбудителям мучнистой росы и ржавчинных болезней [32], причем многие из них уже потеряли эффективность. Однако особое значение имеет использование в селекции генов, которые могут обуславливать устойчивость к нескольким патогенам, в том числе проявляющуюся как медленное развитие болезней. Медленное развитие, например, ржавчинных болезней является результатом более длинного латентного периода, меньшего размера пустул и их более слабого спороношения. В поле этот тип устойчивости может быть оценен как снижение площади под кривой нарастания болезни или более низкой конечной степенью ее развития в сравнении с восприимчивым контролем [33–35]. В этой связи представляют интерес гены с плейотропным эффектом на устойчивость к нескольким патогенам, которые возникли в процессе эволюционных преобразований *Triticum* ssp.

Хорошо изучены гены пшеничного происхождения, контролирующие устойчивость к нескольким болезням: *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* [36–41], *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* [38, 40, 43], *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3* [44, 45] и *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* [46, 47] (см. таблицу).

Плейотропные гены пшеничного происхождения, контролирующие устойчивость к биотрофным патогенам

Ген устойчивости	Хромосома	Источник	Ссылки на молекулярные маркеры
<i>Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1</i>	7DS	<i>Triticum aestivum</i> L.	[48–56]
<i>Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2</i>	1BL	<i>T. aestivum</i> L.	[57–61]
<i>Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3</i>	4DL	<i>T. aestivum</i> L.	[44, 45, 62]
<i>Sr2/Yr30/Lr27*/Pbc1</i>	3BS	<i>T. durum</i> Desf.	[46, 47, 63–69]

Примечание. * – ген *Lr27* экспрессируется в присутствии комплементарного гена *Lr31*. *Lr* (leaf rust) – листовая или бурая ржавчина, *Yr* (yellow rust) – желтая или полосчатая ржавчина, *Sr* (stem rust) – стеблевая или черная ржавчина, *Pm* (powdery mildew) – мучнистая роса, *Bdv* (barley yellow dwarf virus) – вирус желтой карликовости ячменя, *Ltn* (leaf tip necrosis) – некроз верхушки листа, *Pbc* (pseudo-black-chaff) – псевдочерная мякина.

Ген медленного развития ржавчины *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* контролирует длительную возрастную устойчивость к листовой и желтой ржавчине с начала XX в. [36, 38, 41, 70], а кроме того, обуславливает медленное развитие мучнистой росы [39]. Этот ген был назван «истинным геном частичной устойчивости» [71] и впервые описан в бразильском сорте Frontana [72], а позже прослежен до итальянского сорта Mentana [52]. В течение последнего столетия не отмечено увеличения вирулентности к этому гену, несмотря на широкое его использование в селекции и сельском хозяйстве [73].

Ген *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* впервые был описан Singh с соавт. [42] в сорте Pavon 76. Он обеспечивает полевую устойчивость к болезням в течение многих десятилетий [40].

Ген *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3*, как следует из истории селекции сортов в CIMMYT (Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, Центр по улучшению кукурузы и пшеницы), играл важную роль в длительной возрастной устойчивости к листовой и желтой ржавчине в течение более чем 60 лет [74].

Как известно, длительная неспецифическая устойчивость не связана с реакцией сверхчувствительности и проявляется до внедрения гаусториев патогена в клетки растения-хозяина [75, 76]. Такое взаимодействие отмечено у некоторых грибов с генотипами пшеницы, имеющими возрастные гены устойчивости *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2*, *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3*, *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* [63, 76–78].

При передаче *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* или *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3* в восприимчивые генотипы пшеницы наблюдается устойчивость к листовой и желтой ржавчине, но отсутствует эффективная резистентность к стеблевой ржавчине [78]. Так, сорта пшеницы, содержащие *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* (Chinese Spring, Terenzio и Sumai 3), восприимчивы к стеблевой ржавчине. Однако передача *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* в Thatcher приводит к экспрессии эффективной устойчивости к стеблевой ржавчине, вероятно, через взаимодействие этого гена с другими генами сорта Thatcher [45, 78, 79], и устойчивость к этой болезни является расоспецифической [80–82]. Молекулярный маркер, сцепленный с геном *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, как показано в [83], в значительной степени ассоциирован с устойчивостью к расе Ug99 стеблевой ржавчины.

Ген *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3* обуславливает полевую устойчивость к листовой, желтой, стеблевой ржавчине и мучнистой росе [74, 78, 84]. В исследовании Lan с соавт. [74] наличие этого гена объясняло 33,6–57,9 и 8,1–13,9 % фенотипической вариации развития листовой и желтой ржавчины соответственно. Повышение устойчивости к стеблевой ржавчине Thatcher показано в присутствии наряду с этим геном и других генов этого сорта [85]. Однако пока не определено, является ли эта устойчивость расоспецифической и участвуют ли в ней те же самые гены сорта Thatcher, которые экспрессируются в присутствии *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*. Разработка маркеров к генам (или гену) сорта Thatcher, которые взаимодействуют с *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3*, а также с *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, позволит обеспечить более надежную защиту будущих сортов пшеницы от стеблевой ржавчины [78].

Некроз кончиков листьев (LTN, leaf tip necrosis), появляющийся после цветения растений, является морфологическим маркером генов *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* [41, 86], *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* [43, 58], *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3* [84] и может быть использован при отборе. Некроз кончиков листьев проявляется сильнее у линий с геном *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3*, слабее

у *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* и в меньшей степени у линий с геном *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2*, что определено в условиях Мексики. Отмечалось также, что преждевременное старение кончиков листа у генотипов с *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* усиливается при большем развитии бурой ржавчины [41, 86].

Многие расоспецифические гены устойчивости кодируют белки с нуклеотид-связывающим сайтом и лейцин-богатыми повторами – NBS-LRR (nucleotide binding site – leucine-rich repeat). В отличие от них, ген *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* кодирует АТФ-связывающий кассетный транспортер ABC (adenosine-triphosphate binding cassette), принадлежащий к семейству PDR (pleiotropic drug resistant, плейотропная лекарственная устойчивость), поэтому механизм действия этого гена не относится к типичному «ген-на-ген» взаимодействию [41]. Krattinger с соавт. [41] выдвинули гипотезу о вовлечении *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* в экспорт соединений, связанных со старением, что подтверждается более сильным некрозом верхушки листа у инфицированных растений [87]. Обнаружено несколько гаплотипов этого гена (от *a* до *g*), характеризующихся изменениями в его нуклеотидной последовательности [88]. Гаплотипы устойчивости и восприимчивости были обозначены как *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1a* и *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1b* соответственно [55]. Устойчивый сорт Chinese Spring имеет гаплотип *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1a*, а восприимчивый сорт Renan – гаплотип *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1b* [41]. Гаплотип устойчивости характеризуется делецией 3 п. н. (ТТС) в экзоне 11 и однонуклеотидным полиморфизмом (Т/С) в экзоне 12 [41]. У некоторых сортов пшеницы с гаплотипом устойчивости, в частности у австралийского образца H45 [53] и ряда китайских местных сортов, наблюдается восприимчивость взрослых растений к бурой и (или) желтой ржавчине. Это указывает на то, что для придания резистентности некоторым сортам с гаплотипом *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1a* требуется введение дополнительного генетического фактора (или факторов) [41]. Установлено, что гаплотип *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1a* является уникальным для D-генома *T. aestivum* L., в то время как образцы вида *Aegilops tauschii* Coss., родоначальника D-генома мягкой пшеницы, имеют гаплотип *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1b* [73]. Эти данные свидетельствуют о том, что множественная устойчивость к патогенам является результатом недавней диверсификации гена *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, произошедшей около 8 тыс. лет назад после возникновения гексаплоидной пшеницы [73].

В разных регионах могут наблюдаться различия в степени поражения одних и тех же генотипов пшеницы листовой ржавчиной, что обусловлено неидентичностью популяций патогена. В таких случаях возможно введение в сорт дополнительных генов устойчивости. Например, в России к северо-западной популяции гриба ген *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* не эффективен, но при пирамидировании с возрастным, также индивидуально не эффективным геном *Lr13* обеспечивается хорошая защита, которая наблюдается у сортов Chris и Cosoquette 75, несущих комбинацию этих двух генов [89]. В других сообщениях указывалось, что устойчивость пшеницы к листовой ржавчине повышалась при сочетании *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* с геном *Lr13* или *Lr37* [90, 91], а также с геном *lm* (lesion mimic, имитация поражений) [92]. Установлено также, что у линии мягкой пшеницы Saag селекции CIMMYT ген *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* является основным локусом устойчивости к темно-бурой пятнистости, вызываемой грибом *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker, что объясняет до 55 % фенотипической вариации [93]. Этот локус устойчивости был обозначен как *Sb1* (spot blotch, точечная пятнистость).

Ген *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* контролирует возрастную частичную устойчивость к листовой, желтой ржавчине и мучнистой росе [40, 43, 94] и обуславливает медленное развитие листовой и желтой ржавчины более 40 лет. В полевых условиях наличие этого гена уменьшало степень поражения указанными болезнями тестерной линии на 70–80 и 30–40 % соответственно, а других линий – на 40 и 20 % [95], а, согласно William с соавт. [43], наличие гена *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* снижало степень поражения листовой и желтой ржавчиной на 41–54 и 19–39 % соответственно. Однако этот ген обуславливает меньшую степень устойчивости к ржавчине, чем гены *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3* и *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* [44]. Оказалось также, что в присутствии гена *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* проявляется более слабое развитие листовой ржавчины, чем в присутствии гена *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3*, в то время как степень поражения желтой ржавчиной

линий пшеницы с каждым из этих двух генов была сходной в полевых условиях. Наряду с плеiotропным эффектом гена *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* на возрастную устойчивость к листовой, желтой ржавчине и мучнистой росе по типу медленного развития болезней Singh с соавт. [96] показали, что этот ген обуславливает и возрастную устойчивость к стеблевой ржавчине. Также было выявлено, что гену *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* соответствовал один из двух идентифицированных у линии Saag малых QTLs устойчивости к *B. sorokiniana* [93]. Кроме того, недавно было определено, что ген *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* повышает число колосьев на растении, но оказывает значительный негативный эффект на массу 1000 зерен [97].

Попытки проанализировать локус *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* на присутствие последовательностей ABC транспортера, связанных с геном *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, дали отрицательные результаты [88]. Однако, учитывая фенотипическое сходство, не исключено, что гены *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* и *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3* кодируют белки со сходной функцией [78].

Известно, что ген частичной возрастной устойчивости *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* лучше экспрессируется при более низких температурах [98, 99], а о влиянии температурных условий на два других гена пока нет сведений. По данным Плотниковой и Штрубей [100], ген *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* снижал скорость развития бурой ржавчины при среднесуточной температуре ниже 16 °С, однако был малоэффективен на юге Западной Сибири при температуре выше 20 °С. Оказалось также, что ген *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* может обуславливать ювенильную устойчивость при обработке проростков пшеницы холодом [87, 101].

Эффект указанных генов медленного развития ржавчины можно усилить при добавлении 3–4 малых генов, что позволяет достичь полной устойчивости [102–106]. Так, сорта, созданные в CIMMYT, в некоторых странах сохраняли устойчивость к бурой ржавчине более 30 лет [107]. Генетической основой таких сортов являлись гены возрастной устойчивости *Lr13* и *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, дополненные 2–3 генами с аддитивным эффектом [107]. Пока что из 10–12 генов медленного развития бурой ржавчины, присутствующих в образцах яровой мягкой пшеницы селекции CIMMYT, хорошо охарактеризованы только два – *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* и *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* [108].

Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1, ген медленного развития стеблевой и желтой ржавчины, является одним из наиболее широко используемых генов в селекционных программах всего мира [109, 110]. В мягкую пшеницу (сорт Marquis) он был передан от тетраплоидного ярославского эммера (*T. dicoccum*) в 1920 г. [111]. Ген обеспечивал длительную возрастную устойчивость к стеблевой ржавчине в течение более 50 лет [109]. Однако некоторые сорта с этим геном стали сильно поражаться стеблевой ржавчиной в связи с появлением расы 15В, другие, например Kenya Page и Africa Mayo, характеризовались длительной устойчивостью. Основу длительной устойчивости к стеблевой ржавчине в гермоплазме, согласно результатам исследований Миннесотского университета (США), обеспечивает сочетание гена *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* с другими пока не известными генами медленного развития ржавчины, происходящими, вероятно, от Thatcher (*Sr2*-комплекс). Сорт Warigo сохранял устойчивость к стеблевой ржавчине в Австралии в течение 16 лет (с 1943 по 1959 г.) за счет сочетания рецессивных генов устойчивости *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* и *Sr17* [112]. Устойчивость к стеблевой ржавчине канадских сортов яровой мягкой пшеницы также, по-видимому, контролируется геном *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* [113, 114]. Длительная устойчивость к стеблевой ржавчине сорта Selkirk, имеющего гены *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1 + Sr6 + Sr7b + Sr9d + Sr17 + Sr23*, обусловлена вкладом каждого из них, но наибольший эффект, как предполагается, оказывает *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* [109]. Ген *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* имеет морфологический маркер – псевдочерную пигментацию стеблей и/или колосковых чешуй, также наблюдается хлороз проростков, индуцируемый высокой температурой [64, 109, 115]. Устойчивость к листовой ржавчине может обеспечиваться только в присутствии комплементарного гена *Lr31*, локализованного в хромосоме 4BS [116]. В отличие от возрастной устойчивости к стеблевой ржавчине, устойчивость к листовой ржавчине является расоспецифической и может быть оценена на ювенильной стадии развития растений [47]. В России гены *Lr27* и *Lr31* характеризуются частичной эффективностью к листовой ржавчине [117]. По мнению некоторых исследователей, локус *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* обуславливает

также возрастную частичную устойчивость к мучнистой росе [47, 88], а согласно данным Yang с соавт. [97], он способствует значительному увеличению числа зерен в колосе.

Заключение. Вредители и болезни уничтожают до 40 % потенциального урожая сельскохозяйственных культур [118], поэтому необходимо производство сортов с генами, обуславливающими приемлемый уровень устойчивости, что позволит получать экологически чистую продукцию. Это особенно важно для защиты пшеницы, поскольку в связи с глобальным ростом населения следует увеличивать производство зерна этой культуры, в том числе путем снижения ущерба от болезней, вызываемых биотрофными грибными патогенами. Лучшей стратегией является селекция на длительную устойчивость и использование в скрещиваниях источников, обладающих приемлемыми уровнями резистентности к широкому спектру болезней (BSR, broad-spectrum resistance). В качестве сортов-реципиентов следует выбирать адаптированные районированные сорта пшеницы.

На сегодняшний день хорошо охарактеризованными генами *T. aestivum* являются гены *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2*, *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3*, *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1*, которые обеспечивают приемлемый уровень полевой устойчивости к разным болезням в течение многих десятилетий. Длительная устойчивость к некоторым грибным патогенам, контролируемая этими генами, не связана с реакцией сверхчувствительности и проявляется до внедрения инфекционных структур в клетки растения-хозяина. Плейотропный эффект этих генов делает их полезными для снижения уязвимости более чем к одному патогену и для создания сортов с высокими уровнями длительной устойчивости при условии дополнения генотипа другими генами с аддитивными эффектами [119]. Показана возможность получения выдающихся по болезнеустойчивости линий пшеницы путем пирамидирования генов *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* + *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* + *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* [120], *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* + *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* + *Lr68* [119].

Перспективно использование генов мягкой пшеницы и для создания устойчивых к болезням растений других зерновых культур. Так, трансгенный ячмень с геном *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* характеризуется меньшей степенью поражения стеблевой ржавчиной пшеницы и приобрел устойчивость к специализированным патогенам – возбудителям мучнистой росы и листовой ржавчины ячменя, причем сильная ювенильная устойчивость к листовой ржавчине ячменя наблюдается без холодной обработки проростков [121]. Эти исследования показывают, что интеграция в геномы других видов злаков генов пшеницы путем скрещивания или современными молекулярными методами может способствовать повышению устойчивости к болезням разных сельскохозяйственных культур. С разработкой эффективных молекулярных маркеров появляется возможность выявлять целевые гены устойчивости на разных генетических фонах, в присутствии других генов устойчивости и в условиях окружающей среды, не благоприятных для фенотипического отбора по желаемому признаку.

Список использованной литературы

1. Dangl, J. L. Plant pathogens and integrated defence responses to infection / J. L. Dangl, J. D. Jones // Nature. – 2001. – Vol. 411. – P. 826–833.
2. Jones, J. D. G. The plant immune system / J. D. G. Jones, J. L. Dangl // Nature. – 2006. – Vol. 444. – P. 323–329.
3. Лукьяненко, П. П. Селекция устойчивых к ржавчине сортов / П. П. Лукьяненко // Селекция и семеноводство. – 1968. – № 4. – С. 10–18.
4. Дмитриев, А. П. Исследование внутрипопуляционных процессов у *Puccinia recondita* Rob. ex Desm f. sp. *tritici* Erikss. и генофонда устойчивости пшениц Закавказья к бурой ржавчине: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / А. П. Дмитриев; ВНИИР. – Л., 1975. – 26 с.
5. Джонстон, Ч. О. Листовая ржавчина / Ч. О. Джонстон // Пшеница и ее улучшение / редкол.: М. М. Якубцинер [и др.]. – М., 1970. – С. 347–355.
6. Селекция яровой мягкой пшеницы к местной популяции и к вирулентной расе Ug99 стеблевой ржавчины в условиях Западной Сибири / В. П. Шаманин [и др.] // Информ. вестн. ВОГиС. – 2010. – Т. 14, № 1. – С. 223–231.
7. Mains, E. B. Effect of leaf rust (*Puccinia triticina* Erikss.) on yield of wheat / E. B. Mains // J. Agr. Res. – 1930. – Vol. 40, N 5. – P. 417–446.
8. Caldwell, R. M. Effect of leaf rust (*Puccinia triticina*) on yield, physical characters, and composition of winter wheat / R. M. Caldwell // J. Agr. Res. – 1934. – Vol. 48. – P. 1049–1071.

9. Relation of leaf rust infection to yield, growth, and water economy of two varieties / C. O. Johnston [et al.] // J. Agr. Res. – 1934. – Vol. 49, N 11. – P. 955–981.
10. Степанов, К. М. Ржавчина зерновых культур / К. М. Степанов. – Л.: Колос, 1975. – 75 с.
11. Берлянд-Кожевников, В. М. Селекция пшеницы на устойчивость к основным грибным заболеваниям / В. М. Берлянд-Кожевников, М. А. Федин. – М.: ВНИИТЭИСХ, ВАСХНИЛ, 1977. – 57 с.
12. Мочалова, Л. Вредоносность бурой ржавчины пшеницы / Л. Мочалова // Сб. науч. тр. Мирон. НИИСХ. – 1978. – Вып. 2. – С. 136–141.
13. Воронкова, А. А. Генетико-иммунологические основы селекции пшеницы на устойчивость к ржавчине / А. А. Воронкова. – М.: Колос, 1980. – 191 с.
14. Genetic improvement of wheat resistance to dangerous races of stem rust using conventional and molecular techniques through international cooperation / A. Kokhmetova [et al.] // 8th international wheat conf.: abstracts of oral and poster presentations, St. Petersburg, 1–4 June 2010. – St. Petersburg, 2010. – P. 274–275.
15. Strategies to reduce the emerging wheat stripe rust disease // Synthesis of a dialog between policy makers and scientists from 31 countries at International Wheat Stripe Rust Symposium, ICARDA, Aleppo, Syria. – 2011. – 20 p.
16. Murray, G. M. The relationship between wheat yield and stripe rust as affected by length of epidemic and temperature at the grain development stage of crop growth / G. M. Murray // Plant Pathol. – 1994. – Vol. 43. – Iss. 2. – P. 397–405.
17. Leath, S. Effects of powdery mildew, triadimenol seed treatment, and triadimefon foliar sprays on yield of winter wheat in North Carolina / S. Leath, K. L. Bowen // Phytopathology. – 1989. – Vol. 79, N 2. – P. 152–155.
18. Griffey, C. A. Effectiveness of adult-plant resistance in reducing grain yield loss to powdery mildew in winter wheat / C. A. Griffey, M. K. Das, E. L. Stromberg // Plant Dis. – 1993. – Vol. 77. – P. 618–622.
19. Рачински, Т. Съвременната селекция и борбата с ръждите и бряшнестата мана на пшеница / Т. Рачински // Раст. защита. – 1980. – Т. 28, № 8. – С. 5–10.
20. Johnson, R. The concept of durable resistance / R. Johnson // Phytopathology. – 1979. – Vol. 69. – P. 198–199.
21. Hau, B. Wind-dispersed diseases / B. Hau, C. de Vallavieille-Pope // The Epidemiology of Plant Diseases; ed.: B. M. Cooke, Jones Gareth, B. Kaye. – 2nd ed. – Heidelberg: Springer-Verlag, 2006. – Ch. 15. – P. 387–416.
22. Roelfs, A. P. Wheat and rye stem rust / A. P. Roelfs // The Cereal Rusts. – Vol. 2: Diseases, Distribution, Epidemiology, and Control / ed.: A. P. Roelfs, W. R. Bushnell. – Orlando: Acad. Press, 1985a. – P. 1–37.
23. Roelfs, A. P. Epidemiology in North America / A. P. Roelfs // The Cereal Rusts. – Vol. 2: Diseases, Distribution, Epidemiology, and Control / ed.: A. P. Roelfs, W. R. Bushnell. – Orlando: Acad. Press, 1985b. – P. 403–434.
24. Limpert, E. Barley mildew in Europe: Evidence of wind-dispersal of the pathogen and its implications for improved use of host resistance and of fungicides for mildew control / E. Limpert // Integrated Control of Cereal Mildews: Monitoring the Pathogen; ed.: M. S. Wolfe, E. Limpert. – Dordrecht: Martinus Nijhof Publishers, 1987. – P. 31–33.
25. Line, R. F. Stripe rust of wheat and barley in North America: a retrospective historical rev. / R. F. Line // Ann. Rev. of Phytopathol. – 2002. – Vol. 40. – P. 75–118.
26. Hovmøller, M. S. Clonality and long-distance migration of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in north-west Europe / M. S. Hovmøller, A. F. Justesen, J. K. M. Brown // Plant Pathol. – 2002. – Vol. 51. – P. 24–32.
27. Assessment of epidemiological parameters and their use in epidemiological and forecasting models of cereal airborne diseases / C. de Vallavieille-Pope [et al.] // Agronomie. – 2000. – Vol. 20, N 7. – P. 715–727.
28. McDonald, B. A. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance / B. A. McDonald, C. Linde // Ann. Rev. Phytopathol. – 2002. – Vol. 40. – P. 349–379.
29. Будевич, Г. В. Вредоносность стеблевой ржавчины озимой пшеницы / Г. В. Будевич, Е. А. Волуевич // Ботаника. – Минск, 1979. – Вып. XXI. – С. 171–174.
30. Волуевич, Е. А. Распространение бурой ржавчины в различных районах БССР / Е. А. Волуевич // Вес. АН БССР. Сер. біял. навук. – 1982. – № 5. – С. 112–113.
31. Коптик, И. К. Селекция озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в условиях Беларуси: дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.01.05 / И. К. Коптик. – Жодино, 1996. – 304 с.
32. Catalogue of gene symbols for wheat. 2013 [Electronic resource] / R. A. McIntosh [et al.]. – Mode of access: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/download.jsp>. – Date of access: 01.02.2016.
33. Ohm, H. W. Three components of slow leaf-rusting at different growth stages in wheat / H. W. Ohm, G. E. Shaner // Phytopathology. – 1976. – Vol. 66. – P. 1356–1360.
34. Wilcoxson, R. D. Genetics of slow rusting in cereals / R. D. Wilcoxson // Phytopathology. – 1981. – Vol. 71. – P. 898–992.
35. Associations and genetics of three components of slow rusting in leaf rust of wheat / M. K. Das [et al.] // Euphytica. – 1993. – Vol. 68. – P. 99–109.
36. Dyck, P. L. The association of a gene for leaf rust resistance with the chromosome 7D suppressor of stem rust resistance in common wheat / P. L. Dyck // Genome. – 1987. – Vol. 29. – P. 467–469.
37. McIntosh, R. A. Close genetic linkage of genes conferring adult-plant resistance to leaf rust and stripe rust in wheat / R. A. McIntosh // Plant Pathol. – 1992. – Vol. 41. – P. 523–527.
38. Singh, R. P. Genetic association of leaf rust resistance gene *Lr34* with adult-plant resistance to stripe rust in bread wheat / R. P. Singh // Phytopathology. – 1992a. – Vol. 82. – P. 835–838.
39. Powdery mildew resistance and *Lr34/Yr18* genes for durable resistance to leaf and stripe rust co-segregate at a locus on the short arm of chromosome 7D of wheat / W. Spielmeyer [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 731–735.

40. The adult plant rust resistance loci *Lr34/Yr18* and *Lr46/Yr29* are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar / M. Lillemo [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* – 2008. – Vol. 116. – P. 1155–1166.
41. A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat / S. G. Krattinger [et al.] // *Science.* – 2009. – Vol. 323. – P. 1360–1363.
42. Singh, R. P. *Lr46*: a gene conferring slow-rusting resistance to leaf rust in wheat / R. P. Singh, A. Mujeeb-Kazi, J. Huerta-Espino // *Phytopathology.* – 1998. – Vol. 88. – P. 890–894.
43. Molecular marker mapping of leaf rust resistance gene *Lr46* and its association with stripe rust resistance gene *Yr29* in wheat / M. William [et al.] // *Phytopathology.* – 2003. – Vol. 93. – P. 153–159.
44. New slow-rusting leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr67* and *Yr46* in wheat are pleiotropic or closely linked / S. Herrera-Foessel [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* – 2011. – Vol. 122. – P. 239–249.
45. An introgression on wheat chromosome 4DL in RL6077 (Thatcher*6/PI 250413) confers adult plant resistance to stripe rust and leaf rust (*Lr67*) / C. W. Hiebert [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* – 2010a. – Vol. 121. – P. 1083–1091.
46. Singh, R. P. Complementary genes for reaction to *Puccinia recondita tritici* in *Triticum aestivum*. I. Genetic and linkage studies / R. P. Singh, R. A. McIntosh // *Can. J. Genet. Cyt.* – 1984. – Vol. 26. – P. 723–735.
47. A multiple resistance locus on chromosome arm 3BS in wheat confers resistance to stem rust (*Sr2*), leaf rust (*Lr27*) and powdery mildew / R. Mago [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* – 2011. – Vol. 123, N 4. – P. 615–623.
48. Microsatellite markers for genes *Lr34/Yr18* and other quantitative trait loci for leaf rust and stripe rust resistance in bread wheat / K. Suenaga [et al.] // *Phytopathology.* – 2003. – Vol. 93, N 7. – P. 881–890.
49. Bossolini, E. Development of simple sequence repeat markers specific for the *Lr34* resistance region of wheat using sequence information from rice and *Aegilops tauschii* / E. Bossolini, S. G. Krattinger, B. Keller // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – Vol. 113, N 6. – P. 1049–1062.
50. Molecular-genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat / E. S. Lagudah [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – Vol. 114, N 1. – P. 21–30.
51. Singh, D. Characterisation of wheat leaf rust resistance gene *Lr34* in Australian wheats using components of resistance and the linked molecular marker csLV34 / D. Singh, R. F. Park, R. A. McIntosh // *Austral. J. of Agricult. Res.* – 2007. – Vol. 58. – P. 1106–1114.
52. Analysis of the *Lr34/Yr18* rust resistance region in wheat germplasm / J. A. Kolmer [et al.] // *Crop sci.* – 2008. – Vol. 48, N 5. – P. 1841–1852.
53. Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens / E. S. Lagudah [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – Vol. 119. – P. 889–898.
54. Fine-mapping of the leaf rust *Lr34* locus in *Triticum aestivum* (L.) and characterization of large germplasm collections support the ABC transporter as essential for gene function / A. Dakouri [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* – 2010. – Vol. 121. – P. 373–384.
55. A single-nucleotide polymorphism that accounts for allelic variation in the *Lr34* gene and leaf rust reaction in hard winter wheat / S. Cao [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* – 2010. – Vol. 121, N 2. – P. 385–392.
56. Galaev, A. V. Description of the bread wheat varieties of Ukrainian and Russian breeding by alleles of locus csLV34 closely linked with multipathogen resistance gene *Lr34/Yr18/Pm38* / A. V. Galaev, Yu. M. Sivolap // *Cytol. and Genet.* – 2015. – Vol. 49, N 1. – P. 12–18.
57. Suenaga, K. Tagging of leaf rust resistance genes *Lr34* and *Lr46*, using microsatellite markers in wheat / K. Suenaga // *Aust. J. Agric. Res.* – 2002. – Vol. 52. – P. 1383–1388.
58. Leaf tip necrosis, molecular markers and b1-proteasome subunits associated with the slow rusting resistance genes *Lr46/Yr29* / G. M. Rosewarne [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – Vol. 112. – P. 500–508.
59. Targeted mapping of ESTs linked to the adult plant resistance gene *Lr46* in wheat using systemy with rice / M. Mateos-Hernandez [et al.] // *Functional and integrative genomics.* – 2006. – Vol. 6, N 2. – P. 122–131.
60. Quantitative trait loci for slow-rusting resistance in wheat to leaf rust and stripe rust identified with multi-environment analysis / G. M. Rosewarne [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* – 2008. – Vol. 116, N 8. – P. 1027–1034.
61. Kolmer, J. A. Genetics of leaf rust resistance in the winter wheat line CI13227 / J. A. Kolmer, M. Lin, G. Bai // *Crop Sci.* – 2012. – Vol. 52. – P. 2166–2172.
62. Development of a SNP marker assay for the *Lr67* gene of wheat using a genotyping by sequencing approach / K. Forrest [et al.] // *Mol. Breeding.* – 2014. – Vol. 34. – P. 2109–2118.
63. Spielmeyer, W. Identification and validation of markers linked to broad-spectrum stem rust resistance gene *Sr2* in wheat (*Triticum aestivum* L.) / W. Spielmeyer, P. J. Sharp, E. S. Lagudah // *Crop Sci.* – 2003. – Vol. 43. – P. 333–336.
64. An accurate DNA marker assay for stem rust resistance gene *Sr2* in wheat / R. Mago [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* – 2011. – Vol. 122. – P. 735–744.
65. Developing and optimizing markers for stem rust resistance in wheat / Long-Xi Yu [et al.] // *BGRI: proceed. of oral papers and posters of 2009 Technical Workshop, Cd. Obregon, Sonora, 17–20 March 2009* / ed. R. McIntosh. – Cd. Obregon; Sonora, 2009. – P. 117–130.
66. Haplotype diversity of stem rust resistance loci in uncharacterized wheat lines / Long-Xi Yu [et al.] // *Mol. Breeding.* – 2010. – Vol. 26. – P. 667–680.
67. Hayden, M. J. Sequence tagged microsatellites for the *Xgwm 533* locus provide new diagnostic markers to select for the presence of stem rust resistance gene *Sr2* in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / M. J. Hayden, H. Kuchel, J. Chalmers // *Theor. Appl. Genet.* – 2004. – Vol. 109. – P. 1641–1647.

68. BAC-derived markers for assaying the stem rust resistance gene, *Sr2*, in wheat breeding programs / M. D. McNeil [et al.] // Mol. Breed. – 2008. – Vol. 22. – P. 15–24.
69. Кохметова, А. М. Идентификация источников устойчивости к стеблевой ржавчине с использованием молекулярных маркеров / А. М. Кохметова, М. Н. Атишова // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2012. – Т. 16, № 1. – С. 132–141.
70. Dyck, P. L. Genetics of leaf rust resistance in three introductions of common wheat / P. L. Dyck // Can. J. Genet. Cyt. – 1977. – Vol. 19. – P. 711–716.
71. Rubiales, D. Characterization of *Lr34*, a major gene conferring nonhypersensitive resistance to wheat leaf rust / D. Rubiales, R. E. Niks // Plant Dis. – 1995. – Vol. 79. – P. 1208–1212.
72. Dyck, P. L. Inheritance of adult-plant leaf rust resistance derived from the common wheat varieties exchange and Frontana / P. L. Dyck, D. J. Samborski, R. G. Anderson // Can. J. Genet. Cyt. – 1966. – Vol. 8. – P. 665–671.
73. Recent emergence of the wheat *Lr34* multi-pathogen resistance: insights from haplotype analysis in wheat, rice, sorghum and *Aegilops tauschii* / S. G. Krattinger [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2013. – Vol. 126. – P. 663–672.
74. Identification and characterization of pleiotropic and co-located resistance loci to leaf rust and stripe rust in bread wheat cultivar Sujata / C. Lan [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2015. – Vol. 128, N 3. – P. 549–561.
75. Niks, E. Haustorium formation by *Puccinia hordei* in leaves of hypersensitive, partially resistant, and nonhost genotypes / E. Niks // Phytopathology. – 1983. – Vol. 73. – P. 64–66.
76. Niks, R. E. Potentially durable resistance mechanisms in plants to specialized fungal pathogens / R. E. Niks, D. Rubiales // Euphytica. – 2002. – Vol. 124, N 2. – P. 201–216.
77. Leaf rust resistance gene *Lr67*, a third adult plant slow-rusting gene conferring resistance to multiple pathogens of wheat / C. Hiebert [et al.] // 8th international wheat conf.: abstracts of oral and poster presentations, St. Peterburg, 1–4 June 2010. – St. Peterburg, 2010. – P. 264.
78. *Lr67* and *Lr34* rust resistance genes have much in common—they confer broad spectrum resistance to multiple pathogens in wheat / W. Spielmeyer [et al.] // BMC Plant Biol. – 2013. – Vol. 13, N 96. – P. 2–9.
79. Kolmer, J. A. Expression of a Thatcher wheat adult plant stem rust resistance QTL on chromosome 2BL is enhanced by *Lr34* / J. A. Kolmer, D. F. Garvin, Y. Jin // Crop Sci. – 2011. – Vol. 51. – P. 526–533.
80. Kerber, E. R. Leaf rust resistance gene *Lr34* associated with nonsuppression of stem rust resistance in the wheat cultivar Canthatch / E. R. Kerber, T. Aung // Phytopathology. – 1999. – Vol. 89. – P. 518–521.
81. Vanegas, C. D. G. Genetics of stem rust resistance in the spring wheat cultivar Thatcher and the enhancement of stem rust resistance by *Lr34* / C. D. G. Vanegas, D. F. Garvin, J. A. Kolmer // Euphytica. – 2008. – Vol. 159. – P. 391–401.
82. Genetics and mapping of seedling resistance to Ug99 stem rust in Canadian wheat cultivars “Peace” and “AC Cadillac” / C. W. Hiebert [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2010c. – Vol. 122. – P. 143–149.
83. Identification of Ug99 stem rust resistance loci in winter wheat germplasm using genome-wide association analysis / Long-Xi Yu [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2012. – Vol. 125, N 4. – P. 749–758.
84. *Lr67/Yr46* confers adult plant resistance to stem rust and powdery mildew in wheat / S. A. Herrera-Foessel [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2014. – Vol. 127. – P. 781–789.
85. Dyck, P. L. An interchromosomal reciprocal translocation in wheat involving leaf rust resistance gene *Lr34* / P. L. Dyck, E. R. Kerber, T. Aung // Genome. – 1994. – Vol. 37. – P. 556–559.
86. Singh, R. P. Association between gene *Lr34* for leaf rust resistance and leaf tip necrosis in wheat / R. P. Singh // Crop Sci. – 1992b. – Vol. 32. – P. 874–878.
87. Functional variability of the *Lr34* durable resistance gene in transgenic wheat / J. M. Risk [et al.] // Plant Biotechnol. J. – 2012. – Vol. 10. – P. 477–487.
88. Lagudah, E. S. Molecular genetics of race non-specific rust resistance in wheat // BGRI: oral presentations, full paper and abstracts of 2010 Technical Workshop, St. Petersburg, 30–31 May 2010. – St. Petersburg, 2010. – P. 183–196.
89. Курбанова, П. М. Генетическое разнообразие яровой мягкой пшеницы по эффективной возрастной устойчивости к листовой ржавчине: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.07 / П. М. Курбанова; ВНИИР. – СПб., 2011. – 20 с.
90. German, S. E. Effect of gene *Lr34* in the enhancement of resistance to leaf rust of wheat / S. E. German, J. A. Kolmer // Theor. Appl. Genet. – 1992. – Vol. 84. – P. 97–105.
91. Kloppers, F. J. Effects of combinations amongst genes *Lr13*, *Lr34* and *Lr37* on components of resistance in wheat to leaf rust / F. J. Kloppers, Z. A. Pretorius // Plant Pathol. – 1997. – Vol. 46. – P. 737–750.
92. Li, T. A combination of leaf rust resistance gene *Lr34* and lesion mimic gene *lm* significantly enhances adult plant resistance to *Puccinia triticina* in wheat / T. Li, G. H. Bai, S. L. Gu // Chin. Sci. Bull. – 2012. – Vol. 57. – P. 2113–2119.
93. QTL for spot blotch resistance in bread wheat line Saar co-locate to the biotrophic disease resistance loci *Lr34* and *Lr46* / M. Lillemo [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2013. – Vol. 126. – P. 711–719.
94. Singh, R. P. Genetics and breeding for durable resistance to leaf and stripe rusts in wheat / R. P. Singh, J. Huerta-Espino, H. M. Williams // Turk. J. Agric. For. – 2005. – Vol. 29. – P. 121–127.
95. Genetic analysis of resistance to leaf rust and stripe rust in wheat cultivar Francolin #1 / C. X. Lan [et al.] // Plant Dis. – 2014. – Vol. 98. – P. 1227–1234.
96. Pleiotropic gene *Lr46/Yr29/Pm39/Ltn2* confers slow rusting, adult plant resistance to wheat stem rust fungus / R. P. Singh [et al.] // BGRI: proceed. of 2013 Technical Workshop, New Delhi, 19–22 August 2013. – New Delhi, 2013. – P. 17.1.
97. Genetic characteristics of wheat resistance gene *Lr46/Yr29/Pm39*, *Sr2/Yr30* and *Lr68* and association analysis of main agronomic traits / X. Yang [et al.] // Acta Botanica Boreali – Occidentalia Sinica. – 2014. – Vol. 34, N 3. – P. 454–462.

98. Dyck, P. L. The inheritance of resistance to *Puccinia recondita* in a group of common wheat cultivars / P. L. Dyck, D. J. Samborski // Can. J. Genet. Cyt. – 1982. – Vol. 24. – P. 273–283.
99. Differential expression of partial resistance to wheat leaf rust in Mexico and The Southern Cone of America / S. German [et al.] // 8th international wheat conf.: abstracts of oral and poster presentations, St. Petersburg, 1–4 June 2010. – St. Petersburg, 2010. – P. 285–286.
100. Плотникова, Л. Я. Эффективность генов возрастной устойчивости пшеницы к бурой ржавчине *Lr22b*, *Lr34*, *Lr37* в Западной Сибири и цитофизиологическая основа их действия / Л. Я. Плотникова, Т. Ю. Штубей // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2012. – Т. 16, № 1. – С. 123–131.
101. Singh, R. P. Expression of wheat leaf rust resistance gene *Lr34* in seedlings and adult plants / R. P. Singh, A. K. Gupta // Plant Dis. – 1992. – Vol. 76. – P. 489–491.
102. Singh, R. P. Genetics of adult plant resistance to leaf rust in “Frontana” and three CIMMYT wheats / R. P. Singh, S. Rajaram // Genome. – 1992c. – Vol. 35. – P. 24–31.
103. Genetic analysis of adult-plant resistance to leaf rust in five spring wheat genotypes / A. Navabi [et al.] // Plant Dis. – 2003. – Vol. 87. – P. 1522–1529.
104. Inheritance of high levels of adult plant resistance to stripe rust in five spring wheat genotypes / A. Navabi [et al.] // Crop Sci. – 2004. – Vol. 44. – P. 1156–1162.
105. Inheritance of leaf rust resistance in CIMMYT wheat Weebill 1 / J. X. Zhang [et al.] // Crop Sci. – 2008. – Vol. 48. – P. 1037–1047.
106. Singh, R. P. Breeding spring bread wheat for irrigated and rainfed production systems of developing world / R. P. Singh, R. Trethowan // Breeding major food staples / ed.: M. Kang, P. M. Priyadarshan. – Iowa: Blackwell Publishing, 2007. – P. 109–140.
107. Singh, R. P. Genetics and breeding for durable resistance to leaf and stripe rusts of wheat increasing wheat production in Central Asia through science and international cooperation / R. P. Singh, J. Huerta-Espino, M. William // Proc. of the First Central Asian Wheat Conf., Almaty, 10–13 June 2003. – Almaty, 2003. – P. 127–132.
108. Molecular and pathological characterization of slow rusting against leaf rust in common wheat / S. Kumar [et al.] // BGRI: proceed. of oral papers and posters of 2009 Technical Workshop, Cd. Obregon, Sonora, 17–20 March 2009 / ed. R. McIntosh. – Cd. Obregon, Sonora, 2009. – P. 245.
109. McIntosh, R. A. Wheat rusts: an atlas of resistance genes / R. A. McIntosh, C. R. Park R. F. Wellings. – East Melbourne: CSIRO Publications, 1995. – 200 p.
110. Slow rusting – an effective way to achieve durable resistance against leaf rust in wheat / S. Kumar [et al.] // Wheat Information Service. – 2015. – Vol. 120. – P. 26–34.
111. McFadden, E. S. A successful transfer of emmer characters to vulgare wheat / E. S. McFadden // J. Am. Soc. Agron. – 1930. – Vol. 22. – P. 1020–1034.
112. Park, R. F. Stem rust of wheat in Australia / R. F. Park // Austral. J. of Agricult. Res. – 2007. – Vol. 58. – P. 558–566.
113. Sources of resistance to stem rust race Ug99 and its variants in Canadian wheat germplasm / R. M. DePauw [et al.] // BGRI: proceed. of oral papers and posters of 2009 Technical Workshop, Cd. Obregon, Sonora, 17–20 March 2009 / ed. R. McIntosh. – Cd. Obregon; Sonora, 2009. – P. 171–178.
114. Resistance to stem rust race Ug99 in the Canadian spring wheat cultivar “Peace” / G. Humphreys [et al.] // BGRI: proceed. of oral papers and posters of 2009 Technical Workshop, Cd. Obregon, Sonora, 17–20 March 2009 / ed. R. McIntosh. – Cd. Obregon; Sonora, 2009. – P. 253.
115. Implementaion of markers in Australian wheat breeding / H. A. Eagles [et al.] // Aust. J. Agric. Res. – 2001. – Vol. 52, N 12. – P. 1349–1356.
116. Singh, R. P. Complementary genes for resistance to *Puccinia recondite tritici* in *Triticum aestivum*. I. Genetic and linkage studies / R. P. Singh, R. A. McIntosh // Can. J. Genet. Cyt. – 1984. – Vol. 26. – P. 723–735.
117. Характеристика устойчивости к возбудителю бурой ржавчины сортов и линий мягкой пшеницы из коллекции ВИР, несущих чужеродный генетический материал / А. С. Садовая [и др.] // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2014. – Т. 18, № 4/1. – С. 739–750.
118. Schwessinger, B. Plant innate immunity: perception of conserved microbial signatures benjamin / B. Schwessinger, P. C. Ronald // Annu. Rev. Plant Biol. – 2012. – Vol. 63. – P. 451–482.
119. Effects and interactions of genes *Lr34*, *Lr68* and *Sr2* on wheat leaf rust adult plant resistance in Uruguay / P. Silva [et al.] // Euphytica. – 2015. – Vol. 204, N 3. – P. 599–608.
120. Application of phenotypic and molecular markers to combine genes for durable resistance against rust virulences and high yield potential in wheat / M. Hussain [et al.] // Int. J. Agric. Biol. – 2015. – Vol. 17. – P. 421–430.
121. The wheat *Lr34* gene provides resistance against multiple fungal pathogens in barley / J. M. Risk [et al.] // Plant Biotechnol. J. – 2013. – Vol. 11. – P. 847–854.

Поступила в редакцию 17.02.2016

ВУЧОНЫЯ БЕЛАРУСІ

ПАМ'ЯТІ АКАДЕМІКА СЕРГЕЯ ВАСИЛЬЕВИЧА КОНЕВА

Выдаючомуся отечественному биологу, создателю крупной научной школы белорусских биофизиков, широко известной далеко за пределами нашей страны, академику НАН Беларуси Сергею Васильевичу Коневу 19 января исполнилось бы 85 лет.

Сергей Васильевич Конев родился 19 января 1931 г. в д. Локоть Брянской области в семье служащего. В 1954 г. он с отличием окончил биолого-почвенный факультет МГУ им. М. В. Ломоносова, а затем в 1957 г. – аспирантуру кафедры биофизики этого факультета, где годом позже защитил кандидатскую диссертацию. Доктором биологических наук Сергей Васильевич стал в 37 лет уже в Минске, куда переехал работать в Лабораторию биофизики и изотопов АН БССР по приглашению ее директора члена-корреспондента АН СССР А. А. Шлыка в 1959 г.

В Лаборатории биофизики и изотопов Академии наук БССР С. В. Конев организовал первую группу белорусских исследователей-биофизиков. С этого момента и до конца жизни вся его научная и общественная деятельность неразрывно связана с этим научным коллективом: в 1973 г. Лаборатория была преобразована в Институт фотобиологии АН БССР, а в 2004 г. – в Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси.

С. В. Конев создал в Беларуси крупную научную биофизическую школу, получившую широкую известность далеко за пределами нашей страны. Он установил ряд основополагающих фундаментальных научных закономерностей, которые впоследствии оказали огромное влияние на развитие не только биофизической науки, но и прикладных направлений – биологии и медицины. Некоторые его фундаментальные научные положения и разработки даже опередили время.

Сфера научных интересов С. В. Конева начала формироваться еще в годы обучения в аспирантуре: он одним из первых обнаружил и начал изучение природы и механизма нового физического свойства белков в растворе и клетке – способности к флуоресценции в ультрафиолетовой области спектра. Уже в ранних работах С. В. Конева показано, что спектры флуоресценции белков формируют, главным образом, только две ароматические аминокислоты, обладающие способностью к люминесценции в свободном состоянии: триптофан и тирозин. Ему удалось установить связь флуоресценции белковой макромолекулы с ее структурным состоянием и вскрыть конформационные аспекты фотобиологии белков. В последующем на многие годы ультрафиолетовая флуоресценция белков стала объектом пристального внимания исследователей в крупнейших лабораториях мира. Научный вклад и приоритет Сергея Васильевича в этой области исследований общепризнан и послужил отправной точкой для развития принципиально новых представлений об оптических свойствах биологических макромолекул. Некоторым итогом этих работ явилась монография С. В. Конева «Электронно-возбужденные состояния биополимеров» (1965), которая была переведена и переиздана в США, став настольной книгой многих



поколений биофизиков. Эта фундаментальная работа не потеряла своей актуальности вплоть до настоящего времени, ссылки на нее до сих пор встречаются в научных статьях.

Следует отметить, что разработанные флуоресцентные методы анализа биологического материала привели к их широкому использованию в научных исследованиях, промышленности, сельском хозяйстве и практической медицине. За цикл работ «Люминесценция белков и ее применение в научных исследованиях и практике» в 1992 г. С. В. Конев в составе коллектива был удостоен Государственной премии Республики Беларусь в области науки и техники.

Логическое развитие работ С. В. Конева привело к теоретически и экспериментально обоснованной концепции о кооперативных генерализованных перестройках мембран как экспрессном механизме регуляции клеточной активности, а позднее и к развитию нового большого направления в биофизической науке – мембранологии. Понимание соотносительной роли цитоскелета, белкового каркаса и липидного бислоя в структурной реорганизации мембран, их структурной лабильности, локальных и генерализованных перестройках с различной степенью кооперативности, классификации мембранных переходов в зависимости от природы и специфичности инициирующего воздействия позволило подтвердить положение о роли мембранной регуляции в жизнедеятельности клетки. Была оценена роль структурно-мембранных аспектов в управлении межклеточными контактами и взаимодействиями, регулирующими размножение и двигательную активность клеток, их дифференцировку, процесс «узнавания», эмбриональное развитие, реализацию генетической информации, иммунологию и канцерогенез. Широкий научный резонанс получили публикации по этой тематике и монографии «Кооперативные переходы белков в клетке» (1970), «Межклеточные контакты» (1977), написанные С. В. Коневым в соавторстве со своими учениками.

Впервые в мировой и отечественной науке на молекулярном и мембранном уровне были исследованы и систематизированы важнейшие вопросы фотобиологии, а именно высшая форма информационно-регуляторных фотобиологических реакций – зрительная рецепция. Экспериментально были подтверждены представления о ключевом значении биомембран и их структурной динамики в механизме трансдукции и внутриклеточной сигнализации при зрительной рецепции. Все эти вопросы отражены в монографиях, написанных С. В. Коневым совместно с И. Д. Волотовским: «Введение в молекулярную фотобиологию» (1971) и «Структурная динамика фоторецепторного аппарата» (1986).

С. В. Коневу впервые удалось создать новую модель структурной организации биологической мембраны, которая не противоречила экспериментальным данным и по сей день остается актуальной. Твердокаркасно-жидкомозаичная модель предполагает следующее устройство мембраны: многие интегральные белки, закоренные в липидном бислое, соединены между собой «мостиками» из молекул периферических белков, а вся система образует, таким образом, непрерывный твердо-упругий каркас. Такая липопротеиновая сетка может распадаться и вновь собираться на определенных этапах жизненного цикла клетки или под воздействием факторов внешней среды; кроме того, не все интегральные белки могут быть включены в каркас, вследствие чего они обладают латеральной и вращательной диффузией. Таким образом, существование в мембране двух непрерывных матриксов – липидного и белкового – позволяет адекватно объяснять структурно-динамическое поведение клеточной мембраны.

В последние десятилетия своей жизни академик С. В. Конев совместно с коллегами выдвинул и экспериментально обосновал оригинальное представление о напряженных метастабильных состояниях в живой клетке. Из четырех источников напряженности (мембранный и поверхностный потенциал, осмотические силы и взаимодействие липидный бислой – белковый каркас) наибольшее внимание уделялось осмотическим эффектам, регуляции объема клетки (на примере нервной). Впервые в мире обнаружено влияние изменения объема клетки не только на освобождение нейромедиаторов, но и на системы их обратного захвата, что позволяет разработать новую стратегию лечения такого грозного неврологического заболевания, как отек мозга.

С. В. Коневым с коллегами заложены основы озониологии клетки, где показано, что главной мишенью биологического действия озона является плазматическая мембрана. Выявлена

бифазность действия озона: низкие дозы O_3 имитируют дыхание и размножение клеток микроорганизмов, высокие – ингибируют. Эти многолетние фундаментальные исследования привели к разработке ряда биотехнологий, в частности оригинальной технологии хранения плодоовощной продукции путем обработки озono-воздушной смесью и эффективной, экономически выгодной биотехнологии получения АТФ из дрожжевой биомассы без использования дорогостоящих предшественников.

Помимо изучения фундаментальных аспектов жизнедеятельности клетки в своей научной деятельности С. В. Конев уделял большое внимание раскрытию механизмов осуществления конкретных физиологических процессов и практическому применению новых знаний в медицине и биотехнологии. Под его руководством на основе фотоники белков разработаны новые диагностические приемы, позволяющие оценивать тяжесть состояния пациента и анализировать рациональность выбранных схем терапии. В последние годы жизни он много внимания уделял созданию эффективных липосомальных форм лекарственных препаратов.

Выдающийся вклад С. В. Конева в развитие биологической науки получил заслуженное признание. В 1989 г. он был избран членом-корреспондентом, а в 1994 г. – академиком НАН Беларуси.

С. В. Конев – автор более 600 научных работ и изобретений, в том числе 13 монографий. Большое внимание Сергей Васильевич уделял подготовке своих учеников, работая с аспирантами, а также читая курсы лекций в Белгосуниверситете и МГЭИ им. А. Д. Сахарова БГУ. Он был соавтором ряда учебных пособий (например, написанная совместно с И. Д. Волотовским «Фотобиология» переиздавалась дважды), которые во многом не утратили актуальности и до сих пор используются в учебном процессе. Большая плеяда не только белорусских, но и зарубежных талантливых ученых-биофизиков с гордостью считают себя учениками С. В. Конева. Им подготовлено около 40 кандидатов и 10 докторов наук. Среди его учеников – академик и два члена-корреспондента НАН Беларуси.

Доброжелательность, чуткость, личное обаяние, огромная научная щедрость, стремление передавать свои знания и научные идеи другим привлекали к нему молодежь и зрелых ученых, причем не только биологов. Академик С. В. Конев пользовался исключительно высоким авторитетом в самых широких кругах научной общественности – биофизиков, ученых-медиков и биологов Беларуси, стран ближнего и дальнего зарубежья. Имя Сергея Васильевича Конева, выдающегося ученого, посвятившего свою жизнь развитию биологической науки, по праву занимает почетное место в ряду крупных ученых-биологов.

*И. Д. Волотовский, Л. В. Дубовская, Е. И. Слобожанина,
Н. В. Шалыго, В. Г. Вересов, М. А. Мартынова*