

ВЕСЦІ

НАЦЫЯНАЛЬнай

АКАДЭМІІ НАВУК БЕЛАРУСІ

СЕРЫЯ БІЯЛАГІЧНЫХ НАВУК. 2018. Т. 63, № 1

ИЗВЕСТИЯ

НАЦИОНАЛЬНОЙ

АКАДЕМИИ НАУК БЕЛАРУСИ

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК. 2018. Т. 63, № 1

Журнал основан в 1956 г.

Выходит четыре раза в год

Учредитель – Национальная академия наук Беларуси

Журнал зарегистрирован в Министерстве информации Республики Беларусь,
свидетельство о регистрации № 395 от 18 мая 2009 г.

*Входит в Перечень научных изданий Республики Беларусь
для опубликования результатов диссертационных исследований, включен в базу данных
Российского индекса научного цитирования (РИНЦ)*

Главный редактор

Михаил Ефимович Никифоров – Отделение биологических наук
Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь

Редакционная коллегия

- И. Д. Вологовский** (*заместитель главного редактора*) – Институт биофизики и клеточной инженерии
Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь
- В. И. Парфенов** (*заместитель главного редактора*) – Институт экспериментальной ботаники
имени В. Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь
- В. Г. Колосовская** – *ведущий редактор журнала*
- А. Н. Евтушенко** – Белорусский государственный университет, Минск, Беларусь
- А. В. Кильчевский** – Президиум Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь
- Э. И. Коломиец** – Институт микробиологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь
- Н. А. Ламан** – Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича Национальной академии
наук Беларуси, Минск, Беларусь

А. Г. Лобанок – Институт микробиологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь
В. Е. Падутов – Институт леса Национальной академии наук Беларуси, Гомель, Беларусь
В. Н. Решетников – Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь
В. В. Титок – Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь
Л. В. Хотылева – Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь
С. Н. Черенкевич – Белорусский государственный университет, Минск, Беларусь
Н. В. Шальго – Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь
В. М. Шкуматов – Белорусский государственный университет, Минск, Беларусь

Редакционный совет

В. Ф. Багинский – Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины, Гомель, Беларусь
А. Баршевский – Даугавпилский университет, Даугавпилс, Латвия
Я. Б. Блюм – Институт пищевой биотехнологии и геномики Национальной академии наук Украины, Киев, Украина
В. В. Валетов – Мозырский государственный педагогический университет имени И. П. Шамякина, Мозырь, Беларусь
В. Е. Гайдук – Брестский государственный университет им. А. С. Пушкина, Брест, Беларусь
Ю. Ю. Дгебуадзе – Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия
Н. А. Колчанов – Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
В. В. Кузнецов – Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия
В. Олех-Пяэцка – Варшавский университет сельского хозяйства, Варшава, Польша
О. Н. Пугачев – Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия
А. И. Рапопорт – Институт микробиологии и биотехнологии Латвийского университета, Рига, Латвия
И. А. Тихонович – Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии, Санкт-Петербург, Россия
Е. Е. Фесенко – Институт биофизики клетки Российской академии наук, Пущино, Россия
В. В. Швартау – Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев, Украина
Н. К. Янковский – Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия

Адрес редакции:

*ул. Академическая, 1, к. 119, 220072, г. Минск, Республика Беларусь.
Тел.: +375 17 284-19-19; e-mail: biolvesti@mail.ru
Сайт: vestibio.belnauka.by*

ИЗВЕСТИЯ НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК БЕЛАРУСИ.

Серия биологических наук. 2018. Т. 63, № 1.

Выходит на русском, белорусском и английском языках

Редактор *В. Г. Колосовская*

Компьютерная верстка *С. Н. Костюк*

Подписано в печать 16.01.2018. Выход в свет 30.01.2018. Формат 60×84^{1/8}. Бумага офсетная.

Печать цифровая. Усл. печ. л. 14,88. Уч.-изд. л. 16,4. Тираж 92 экз. Заказ 8.

Цена номера: индивидуальная подписка – 10,47 руб., ведомственная подписка – 25,45 руб.

Издатель и полиграфическое исполнение:

Республиканское унитарное предприятие «Издательский дом «Беларуская навука».

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя, распространителя печатных изданий № 1/18 от 02.08.2013. ЛП № 02330/455 от 30.12.2013. Ул. Ф. Скорины, 40, 220141, г. Минск, Республика Беларусь

© РУП «Издательский дом «Беларуская навука».

Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук, 2018

PROCEEDINGS

OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS

BIOLOGICAL SERIES. 2018, vol. 63, no. 1

The Journal was founded in 1956

Issued four times a year

Founder is the National Academy of Sciences of Belarus

The Journal is registered on May 18, 2009 by the Ministry of Information of the Republic of Belarus
in the State Registry of Mass Media, reg. no. 395

*The Journal is included in the List of Journals for Publication of the results
of Dissertation Research in the Republic of Belarus and in the database
of Russian Science Citation Index (RSCI)*

Editor-in-Chief

Mikhail E. Nikiforov – Department of Biological Sciences of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus

Editorial Board

Igor D. Volotovski (*Associate Editor-in-Chief*) – Institute of Biophysics and Cell Engineering
of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus

Viktor I. Parfyonov (*Associate Editor-in-Chief*) – V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany
of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus

Valentina G. Kolosovskaya – *Managing Editor*

Sergey N. Cherenkevich – Belarusian State University, Minsk, Belarus

Anatoli N. Evtushenkov – Belarusian State University, Minsk, Belarus

Lyubov V. Khotyleva – Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus

Alexander V. Kilchevsky – Presidium of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus

Emiliya I. Kolomiets – Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus

Nikolai A. Laman – V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences
of Belarus, Minsk, Belarus

Anatoli G. Lobanok – Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus

Vladimir E. Padutov – Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus, Gomel, Belarus
Vladimir N. Reshetnikov – Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus
Nikolai V. Shalygo – Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus
Vladimir M. Shkumatov – Belarusian State University, Minsk, Belarus
Vladimir V. Titok – Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus

Editorial Council

Vladimir F. Baginski – F. Skorina Gomel State University, Gomel, Belarus
Arvids Barsevskis – Daugavpils University, Daugavpils, Latvia
Yaroslav B. Blume – Institute of Food Biotechnology and Genomics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, Ukraine
Yuri Yu. Dgebuadze – A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
Vasiliy E. Gayduk – A. S. Pushkin Brest State University, Brest, Belarus
Nikolay A. Kolchanov – Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
Vladimir V. Kuznetsov – K. A. Timiriazev Institute of Plant Physiology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
Wanda Olech-Piasecka – Warsaw University of Life Sciences, Warsaw, Poland
Evgeniy E. Phesenko – Institute of Cell Biophysics of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russia
Oleg N. Pugachev – Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia
Alexander I. Rapoport – Institute of Microbiology and Biotechnology of University of Latvia, Riga, Latvia
Victor V. Schwartz – Institute of Plant Physiology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, Ukraine
Igor A. Tikhonovich – All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology, Saint-Petersburg, Russia
Valentin V. Valetov – I. P. Shamyakin Mozyr State Pedagogical University (Republic of Belarus), Mozyr, Belarus
Nikolai K. Yankovski – Vavilov Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Address of the Editorial Office:

*1, Akademicheskaya Str., room 119, 220072, Minsk, Republic of Belarus.
Phone: +375 17 284-19-19; e-mail: biolvesti@mail.ru
Website: vestibio.belnauka.by*

PROCEEDING OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS.

Biological series, 2018, vol. 63, no. 1.

Printed in Russian, Belarusian and English languages

Editor *V. G. Kolosovskaya*
Computer imposition *S. N. Kostsyuk*

Sent for press 16.01.2018. Output 30.01.2018. Format 60×84¹/₈. Offset paper.
Digital press. Printed sheets 14,88. Publisher's signatures 16,4. Circulation 92 copies. Order 8.
Number price: individual subscription – 10,47 byn., departmental subscription – 25,45 byn.

Publisher and printing execution:

Republican unitary enterprise "Publishing House "Belaruskaya Navuka".
Certificate on the state registration of the publisher, manufacturer,
distributor of printing editions no. 1/18 dated of August 2, 2013. License for press no. 02330/455 dated of December 30, 2013.
Address: F. Skorina Str., 40, 220141, Minsk, Republic of Belarus.

© RUE "Publishing House "Belaruskaya Navuka",
Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series, 2018

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)

ЗМЕСТ

Калацкая Ж. Н., Ламан Н. А., Филатова И. И., Фролова Т. В., Люшкевич В. А., Чубрик Н. И., Гончарик С. В. Влияние плазменно-радиоволновой обработки семян кукурузы и последующего их хранения в неблагоприятных условиях на физиолого-биохимические особенности проростков.....	7
Кручонок А. В., Аношенко Б. Ю., Бедуленко М. А., Титок В. В. Экологический анализ местообитаний искусственных ценопопуляций редких и исчезающих видов растений	20
Торчик В. И., Холопук Г. А., Келько А. Ф. Перспективы интродукции гинкго двуплодного (<i>Ginkgo biloba</i> L.) в Беларуси.....	27
Полюхович Ю. В., Лукша В. И., Воронкова Е. В., Гукасян О. Н., Ермишин А. П. Генетическое разнообразие цитоплазм дикого аллотетраплоидного вида картофеля <i>Solanum stoloniferum</i> в решении проблемы мужской стерильности межвидовых гибридов.....	33
Рупасова Ж. А., Гаранович И. М., Шпитальная Т. В., Василевская Т. И., Криницкая Н. Б., Фролова Т. В., Архаров А. В. Фенольный комплекс плодов интродуцированных видов семейства Актинидиевые (Actinidiaceae) в условиях Беларуси.....	39
Фомина Е. А., Малышев С. В., Куликович С. Н., Урбанович О. Ю. Изучение аллельного состава генов короткостебельности <i>Rht1</i> , <i>Rht2</i> и <i>Rht8</i> в коллекции сортов и линий озимой пшеницы (<i>Triticum aestivum</i> L.) и их влияния на агрономические признаки	46
Дубовец Н. И., Бондаревич Е. Б., Соловей Л. А., Сычева Е. А., Силкова О. Г. Особенности стабилизации кариотипа в потомстве от скрещивания пшенично-ржаной замещенной линии 1R(1A) с диплоидной рожью.....	53
Воронкова Е. В., Лукша В. И., Левый А. В., Гукасян О. Н., Ермишин А. П. ДНК-маркирование нового гена устойчивости к PVY, интрогрессированного в геном культурного картофеля от дикого аллотетраплоидного вида <i>Solanum stoloniferum</i>	64
Сцепановіч І. М. Геабатанічная характарыстыка супольніцтваў, якія фармуюцца <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. і <i>Filipendula denudata</i> (J. et C. Presl) Fritsch, у Беларусі	73
Ризевский В. К., Винчек Е. В. Оценка потенциальной инвазивности чужеродных видов рыб Беларуси с помощью протокола FISK	83
Козулько Н. Г. Видовой состав и численность жуужелиц (Coleoptera: Carabidae) в некоторых типах широколиственных лесов Беловежской пуши.....	92
Ильина В. Н. Онтогенетическая структура и типы ценопопуляций лазурника трехлопастного (<i>Laser trilobum</i> (L.) Borkh.) в бассейне Средней Волги	99
Асадов Г. Г., Новрузов В. М., Ефендиев П. М., Насибов И. М., Халилов Р. Г., Нагиев П. Ю. Изучение изменения растительного покрова южного склона Большого Кавказа на основе космических снимков	107

АГЛЯДЫ

Вологовский И. Д., Полешко А. Г. Индуцированные плюрипотентные стволовые клетки, CRISPR-Cas9 (Криспер) система редактирования геномов и перспективы решения проблемы генной терапии наследственных заболеваний человека	113
--	-----

ВУЧОНЫЯ БЕЛАРУСІ

Владимир Николаевич Решетников (К 80-летию со дня рождения).....	126
---	-----

CONTENTS

Kalatskaja J. N., Laman N. A., Filatova I. I., Frolova T. V., Lyushkevich V. A., Chubrik N. I., Goncharik S. V. Influence of plasma and radio-wave treatment of corn seeds and their storage in adverse conditions on physiological and biochemical characteristics of seedlings.....	7
Kruchonok A. V., Anoshenko B. Yu., Bedulenko M. A., Titok V. V. Environmental analysis of habitats of artificial cenopopulations of rare and endangered plants.....	20
Torchyk U. I., Kholopuk G. A., Kelko H. F. Prospects of <i>Ginkgo biloba</i> L. introduction in Belarus.....	27
Polyukhovich Yu. V., Luksha V. I., Voronkova E. V., Gukasian O. N., Yermishin A. P. Evaluation of cytoplasmic genetic diversity of wild allotetraploid potato species <i>Solanum stoloniferum</i> in connection with the problem of male sterility of interspecific hybrids.....	33
Rupasova Zh. A., Garanovich I. M., Shpitalnaya T. V., Vasilevskaya T. I., Krinitskaya N. B., Frolova T. V., Arkharov A. V. Phenol complex of fruits of introduced species of the Actinidiaceae family in conditions of Belarus...	39
Fomina E. A., Malyshev S. V., Kulinkovich S. N., Urbanovich O. Yu. A study of the allelic composition of the <i>Rht1</i> , <i>Rht2</i> , <i>Rht8</i> dwarfing genes in the collection of winter wheat (<i>Triticum aestivum</i> L.) varieties and lines and their influence on agronomic traits.....	46
Dubovets N. I., Bondarevich Y. B., Solovey L. A., Sycheva Y. A., Silkova O. G. Peculiarities of karyotype stabilization in the progeny from crossing of the wheat-rye substituted line 1R(1A) with diploid rye.....	53
Voronkova E. V., Luksha V. I., Levy A. V., Gukasian O. N., Yermishin A. P. DNA-marking of the novel PVY resistance gene introgressed into genome of cultivated potatoes from wild allotetraploid species <i>Solanum stoloniferum</i>	64
Stepanovich I. M. Geobotanical characteristics of the communities formed by <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. and <i>Filipendula denudata</i> (J. et C. Presl) Fritsch in Belarus.....	73
Rizevsky V. K., Vintsek E. V. Assessment of potential invasiveness for alien fish species of Belarus using FISK	83
Kazulka M. H. Species composition and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in some types of deciduous forests in Belovezhskaya pushcha.....	92
Ilyina V. N. Ontogenetic structure and types of cenopopulation of <i>Laser trilobum</i> (L.) Borkh. (Apiaceae) in the Middle Volga basin.....	99
Asadov H. H., Novruzov V. M., Efendiyev P. M., Nasibov I. M., Khalilov R. H., Nagiyev P. Y. Studying of the change of vegetable cover of the southern slope of Greater Caucasus on the basis of space images.....	107

REVIEWS

Volotovskii I. D., Poleshko A. G. Induced pluripotent stem cells, CRISPR-Cas9 (Krisper) genome editing system and perspectives of solving the problem of gene therapy of human hereditary diseases.....	113
--	-----

SCIENTISTS OF BELARUS

Vladimir Nikolaevich Reshetnikov (To the 80th Anniversary).....	126
--	-----

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 581.141:581.142:58.037:57.017.3; 621.039.6

Поступила в редакцию 02.10.2017

Received 02.10.2017

**Ж. Н. Калацкая¹, Н. А. Ламан¹, И. И. Филатова², Т. В. Фролова¹,
В. А. Люшкевич², Н. И. Чубрик², С. В. Гончарик²**

¹*Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
Минск, Республика Беларусь*

²*Институт физики имени Б. И. Степанова НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь*

ВЛИЯНИЕ ПЛАЗМЕННО-РАДИОВОЛНОВОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН КУКУРУЗЫ И ПОСЛЕДУЮЩЕГО ИХ ХРАНЕНИЯ В НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ УСЛОВИЯХ НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОРОСТКОВ

Аннотация. Исследованы физиолого-биохимические параметры проростков кукурузы после выдерживания семян, предварительно подвергнутых кратковременному воздействию высокочастотного (ВЧ) электромагнитного поля (ЭМП) и плазмы ВЧ разряда, в контролируемых оптимальных и неблагоприятных условиях хранения.

При оптимальных условиях хранения предварительная обработка семян плазмой и ЭМП стимулировала рост и развитие проростков, содержание пролина соответствовало таковому у необработанных семян (оптимальный контроль) или несколько снижалось, общая активность пероксидазы увеличивалась. Ускоренное старение контрольных семян в течение 3 сут (стрессовый контроль) вызвало повышение электропроводности их экссудатов и замедление роста проростков на фоне увеличения содержания пролина и усиления пероксидазной активности. В экспериментальной группе с предварительной обработкой семян ЭМП исследуемые показатели сохранялись на уровне оптимального контроля, хотя пероксидазная активность была выше, чем у проростков из оптимального и стрессового контроля. У проростков, выросших из обработанных плазмой семян, наряду с замедлением роста отмечалось сохранение высокой пероксидазной активности и увеличение накопления пролина. В результате ускоренного старения в течение 7 сут всхожесть семян, обработанных плазмой, снижалась практически в 2 раза, значительно тормозилось прорастание, наблюдалось ингибирование активности пероксидазы в клетках корней. Содержание пролина в обработанных ЭМП образцах возросло на 51,8 %, а в обработанных плазмой – в 3 раза по сравнению с оптимальным контролем. Так как уровень пролина возрастает пропорционально увеличению степени и продолжительности воздействия неблагоприятных условий хранения, предполагается, что его накопление в проростках свидетельствует скорее о степени воздействия повреждающего фактора, а не о проявлении устойчивости к нему.

Анализ эффективности различных режимов предпосевной обработки семян кукурузы показал, что воздействие ВЧ ЭМП на эту культуру может выступать индуктором повышения резистентности организма, обеспечивая сохранение физиологического качества семян при хранении и поддержание скорости роста растений или их выживание.

Ключевые слова: ускоренное старение семян, электропроводность семян, всхожесть, общая пероксидаза, пролин, низкотемпературная газоразрядная плазма, высокочастотное электромагнитное поле

Для цитирования: Влияние плазменно-радиоволновой обработки семян кукурузы и последующего их хранения в неблагоприятных условиях на физиолого-биохимические особенности проростков / Ж. Н. Калацкая [и др.] // Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 7–19.

J. N. Kalatskaja¹, N. A. Laman¹, I. I. Filatova², T. V. Frolova¹, V. A. Lyushkevich², N. I. Chubrik², S. V. Goncharik²

¹*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus*

²*B. I. Stepanov Institute of Physics of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus*

INFLUENCE OF PLASMA AND RADIO-WAVE TREATMENT OF CORN SEEDS AND THEIR STORAGE IN ADVERSE CONDITIONS ON PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS OF SEEDLINGS

Abstract. It has been studied the physiological and biochemical parameters of maize seedlings while stored the seeds previously subjected to short-term exposure to a radio-frequency (RF) electromagnetic field (EMF) and RF plasma, under controlled optimal and unfavorable conditions.

When seeds were stored under optimal conditions, the stimulation of growth and development of seedlings was observed in all variants with plasma and EMF seeds treatment. The proline content was the same as in the untreated seeds (optimal control) or decreased somewhat, and the overall activity of peroxidase increased. Accelerated aging of control seeds for 3 days (stress control) caused an increase in the electrical conductivity of their exudates and a slowdown in the growth of seedlings on the background of an increase in proline content and peroxidase activity. In the experimental group which seeds were treated

with EMF, the investigated parameters remained the same as for the optimal control, although the peroxidase activity was higher than for the seedlings in the control both optimal and stress. Plants grown from plasma-treated seeds were characterized by growth retardation, high peroxidase activity and an increase in proline accumulation. As a result of accelerated aging for 7 days, germination of plasma treated seeds decreased almost 2-fold, and peroxidase activity in root cells was inhibited. The proline content in the EMF-treated samples increased by 51.8 %, and in plasma treated – by 3 times compared to the optimal control. Since the level of proline increases proportionally with the increase in the degree and duration of exposure to unfavorable storage conditions, it is assumed that the accumulation of proline in germinating plants is more indicative the impact of the effect of the damaging factor, rather than the manifestation of resistance to stressor.

From the analysis of the effectiveness of various regimes of pre-sowing treatment of maize seeds, it was revealed that seeds treatment with high-frequency electromagnetic field for this culture can act as an inducer of increasing the resistance of the organism, ensuring preservation of the physiological quality of the seeds during storage and maintaining the growth rate of plants or their survival.

Keywords: accelerated ageing of seeds, leachate electrical conductivity, germination, total peroxidase, proline, low-temperature gas discharge plasma, high-frequency electromagnetic field

For citation: Kalatskaja J. N., Laman N. A., Filatova I. I., Frolova T. V., Lyushkevich V. A., Chubrik N. I., Goncharik S. V. Influence of plasma and radio-wave treatment of corn seeds and their storage in adverse conditions on physiological and biochemical characteristics of seedlings. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 7–19 (in Russian).

Введение. В настоящее время все больше внимания уделяется практическому использованию научных данных о системной приобретенной устойчивости растений (SAR – systemic acquired resistance) в интегрированной концепции их защиты. При обсуждении вопросов формирования системной устойчивости и иммунной памяти растительного организма употребляется термин «прайминг», характеризующий сенсбилизацию защитных механизмов растений при воздействии индуктора. В состоянии прайминга растительные клетки реагируют на более низкие уровни стимулов, причем значительно быстрее и интенсивнее, чем клетки вне такого состояния, что связано с развитием локального и системного иммунитета и устойчивости к стрессу. Агенты, вызывающие прайминг, не индуцируют непосредственно защитные реакции, но создают предпосылки для активации механизмов устойчивости, которые реализуются при последующем контакте организма со стрессорами [1–3]. Применение индукторов сопровождается во многих случаях стимуляцией роста растений, не вызывает выработку у патогенов резистентности и, кроме того, может положительно влиять на урожайность культуры и качество продукции. К биотическим индукторам относятся патогенные микроорганизмы, ассоциативные ризобактерии и т. п., к абиотическим – химические вещества (синтетические и природные соединения) или их смеси и физические воздействия (облучение, ультразвуковые колебания и др.) [4].

В последние годы активно развиваются новые методы предпосевной обработки семенного материала, основанные на воздействии электромагнитного поля (ЭМП) и низкотемпературной плазмы электрических разрядов в газах или жидкостях [5–7]. Опубликованные к настоящему времени данные свидетельствуют о возможности использования этих методов в сельском хозяйстве для повышения всхожести семян и урожайности культур [8–10]. Кроме того, показано, что воздействие на семена ЭМП и «холодной» плазмы способствует повышению устойчивости растений к воздействию фитопатогенов в период вегетации [11, 12]. Применение физических методов обработки семян позволяет исключить или ограничить использование химических средств защиты, поэтому внедрение подобных альтернативных технологий для систем интегрированной защиты растений и повышения экологической составляющей возделываемых сельскохозяйственных культур является весьма перспективным.

Цель настоящего исследования – изучение физиологических и биохимических особенностей проростков кукурузы после выдерживания семян, прошедших предварительную плазменно-радиоволновую обработку, в контролируемых оптимальных и неблагоприятных условиях хранения.

Объекты и методы исследования. Семена кукурузы гибрида Полесский 212 СВ (урожай 2016 г.) были подвергнуты воздействию высокочастотного (ВЧ) ЭМП, возбуждаемого на частоте 5,28 МГц, и плазмы ВЧ разряда при давлении 200 Па. Плазменную обработку осуществляли в режимах горения разряда без звукового поля (Плазма 1) и при формировании в плазменном объеме звукового поля на частоте 110 Гц (Плазма 2). Во втором случае обеспечивалась более одно-

родная обработка семян. Длительность воздействия ЭМП и плазмы составляла 15 и 4 мин соответственно. Детальное описание установки и условий эксперимента приведено в работе [10].

Обработанные семена были откалиброваны, промыты, высушены, выровнены по влажности путем их выдерживания над насыщенным раствором хлористого кальция при постоянной температуре 20–22 °С, а затем разделены на три группы. Одну часть семян выдерживали при +12 °С в закрытых емкостях (оптимальные, или благоприятные, условия хранения – ОУ), остальные использовали для проведения теста на устойчивость к воздействию неблагоприятных условий хранения – высокой температуры и повышенной влажности воздуха (ускоренное старение – УС) [13]. При проведении теста на УС семена кукурузы размещали над насыщенным раствором хлористого натрия и выдерживали в течение 3 сут (УС3 – «умеренный стресс») или 7 сут (УС7 – «сильный стресс») при температуре 50 °С и 75 %-ной влажности воздуха. Образцы семян, прошедших тест на УС, подсушивали на открытом воздухе до исходного уровня влажности. Контролем служили семена, хранившиеся в благоприятных условиях.

Хранение семян в течение нескольких недель или даже дней в неблагоприятных условиях может вызвать необратимое ухудшение их качества, сопровождающееся физиологическим и физическим повреждением клеточных мембран [14]. При этом изменяется активность ферментов, интенсивность дыхания, снижается синтез белков и РНК, наблюдаются повреждения на уровне ДНК, накапливаются токсические метаболиты [15, 16]. Такие изменения проявляются в увеличении выхода из тканей растворимых соединений, в том числе электролитов, при инкубации семян в воде. Таким образом, способность семян сохранять и восстанавливать целостность мембран, предотвращающую выход электролитов, может быть использована для контроля их качества [13, 17].

Физиологическое качество посевного материала определяли по всхожести (согласно ГОСТ [18]), а также по изменению электропроводности экссудата из семян (с применением кондуктометрического метода [13, 17, 19, 20]). Оценивали также морфофизиологические и биохимические показатели корней и листьев 7-дневных проростков, выращенных в рулонах на воде. Определение пролина проводили по методике Bates [21], определение общей активности растворимой пероксидазы – по Бояркину [22], в качестве хромогенного субстрата использовали бензидин.

Статистическую обработку данных осуществляли с использованием общепринятых методик [23]. В таблице и на диаграммах приведены средние значения показателей с указанием стандартной ошибки средней арифметической.

Результаты и их обсуждение. При оптимальных условиях хранения семян не наблюдали изменения электропроводности экссудатов ни в контрольных, ни в обработанных образцах. УС3 вызвало увеличение электропроводности экссудатов из контрольных семян, в то время как предварительная плазменно-радиоволновая модификация способствовала сохранению качества семенного материала: электропроводность экссудатов оставалась на уровне оптимального контроля. В условиях УС7 выход электролитов из обработанных семян вырос значительно и не отличался от электропроводности контрольных семян, подвергшихся воздействию неблагоприятных условий хранения. В частности, предварительная обработка в режиме Плазма 1 при последующем воздействии УС7 привела к значительному возрастанию удельной электропроводности по сравнению с таковой у контрольных семян, находившихся в аналогичных условиях (рис. 1).

Выдерживание семян контрольного и опытных вариантов в стрессовых условиях в целом снизило скорость их прорастания и всхожесть (рис. 2). При УС в течение 3 сут всхожесть семян в вариантах с обработкой ЭМП и Плазма 2 оставалась на уровне стрессового контроля, а в варианте Плазма 1 снижалась на 10 %. При воздействии УС7 всхожесть семян, обработанных ЭМП, оставалась на уровне стрессового контроля, а у всех обработанных плазмой образцов снижалась практически в 2 раза.

В оптимальных условиях хранения семян стимуляция роста и развития проростков по большинству измеренных параметров отмечена при обработке ЭМП и Плазма 2. Обработка в режиме Плазма 1 не оказала достоверно значимого влияния на морфометрические показатели проростков кукурузы (см. таблицу).

Выдерживание необработанных семян в стрессовых условиях при высокой температуре и повышенной влажности вызвало замедление роста проростков, а также уменьшение их размеров

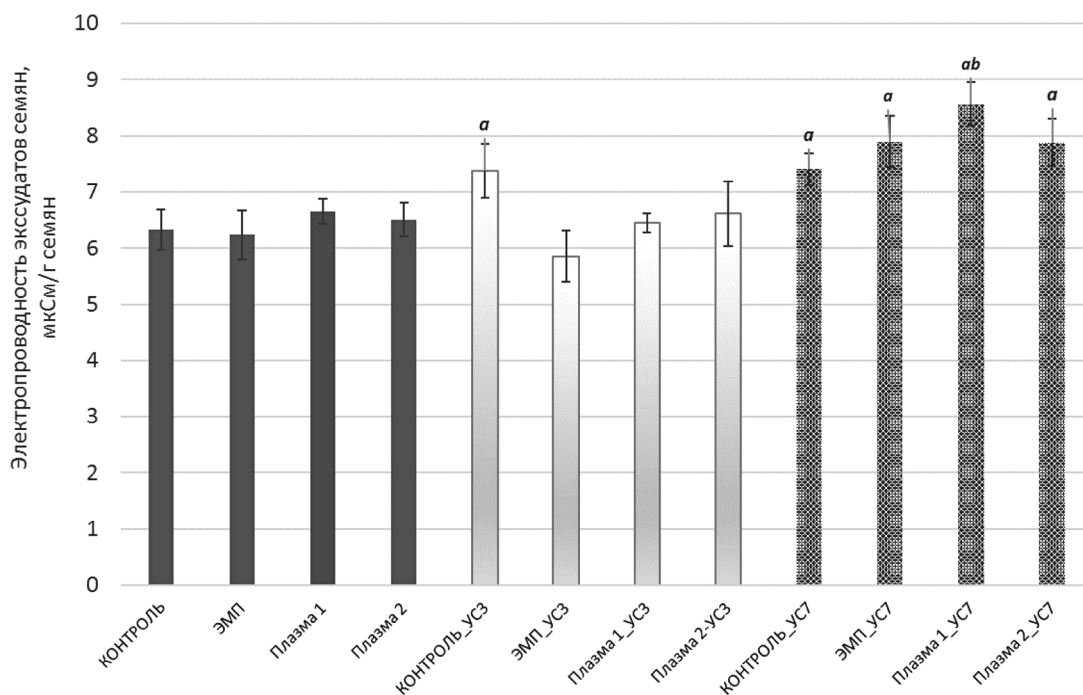


Рис. 1. Удельная электропроводность эксудатов семян, подвергнутых плазменно-радиоволновой обработке и хранившихся в различных условиях (достоверные отличия: *a* – от оптимального контроля; *b* – от контроля при умеренном стрессе (УС3))

Fig. 1. Leachate electrical conductivity of seed subjected to plasma and radio-wave treatment and stored under various conditions: *a* – significant differences from control; *b* – significant differences from control – accelerated ageing for 3 days (AA3)

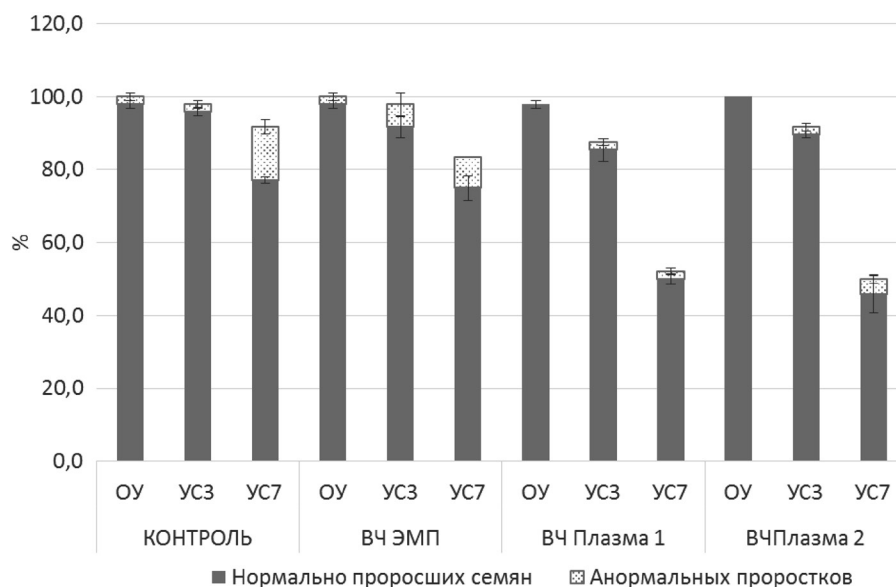


Рис. 2. Количество проросших семян, подвергнутых плазменно-радиоволновой обработке и хранившихся в различных условиях, %

Fig. 2. Germination of seeds subjected to plasma and radio-wave pre-treatment and stored under various conditions, %

и массы. В то же время неблагоприятные условия хранения (3 сут) не оказали значимого влияния на рост и развитие проростков кукурузы, выращенных из семян, обработанных ЭМП (см. таблицу; рис. 3, *a*). По отдельным морфофизиологическим показателям они даже превосходили растения контрольного варианта, где семена не подвергались стрессовым воздействиям. В варианте с обработкой семян Плазма 2 отмечалось замедление прорастания семян, хранившихся в неблагоприятных условиях, ингибирование роста и развития проростков.

Морфометрические показатели 7-дневных проростков кукурузы, подвергнутых плазменно-радиоволновым обработкам и ускоренному старению в течение 3 и 7 сут
Morphometric parameters of 7-days maize seedlings grown from seeds subjected to plasma and radio-wave pre-treatment and stored under accelerated ageing conditions for 3 days and 7 days

Показатель	Контроль							Вариант опыта							НСР ₀₅	
	УС3			УС7			УС3	ВЧ Плазма 1			ВЧ Плазма 2			УС3		УС7
	ОУ	УС3	УС7	ОУ	УС3	УС7		ОУ	УС3	УС7	ОУ	УС3	УС7			
Длина побега, см	7,9 ± 0,37	6,9 ± 0,57*	4,6 ± 0,36*	9,5 ± 0,28*	7,7 ± 0,11	5,7 ± 0,41**	8,2 ± 0,25	6,6 ± 0,25*	4,0 ± 0,14*	9,1 ± 0,11*	6,6 ± 0,53*	4,8 ± 0,45*	1,0			
Длина корневой системы (по самому длинному корню), см	14,7 ± 0,06		10,8 ± 0,37*	16,8 ± 0,52	16,8 ± 0,39	11,9 ± 0,22*	17,4 ± 0,40	15,3 ± 0,51*		17,0 ± 0,17	14,8 ± 0,76**		1,1			
Общая сырая биомасса, г	0,68 ± 0,02	0,61 ± 0,02*	0,38 ± 0,02*	0,66 ± 0,02	0,66 ± 0,02	0,43 ± 0,02*	0,70 ± 0,03	0,60 ± 0,03*		0,68 ± 0,02	0,58 ± 0,01*		0,06			
Сырая биомасса побега, г	0,29 ± 0,01	0,25 ± 0,02*	0,17 ± 0,01*	0,31 ± 0,01	0,28 ± 0,003**	0,19 ± 0,01*	0,29 ± 0,01	0,25 ± 0,01*		0,32 ± 0,01*	0,23 ± 0,02*		0,07			
Сырая биомасса корней, г	0,40 ± 0,02	0,36 ± 0,005	0,21 ± 0,003*	0,35 ± 0,02	0,39 ± 0,02	0,25 ± 0,006**	0,41 ± 0,02	0,36 ± 0,03		0,36 ± 0,01	0,34 ± 0,01		0,03			
Сухая биомасса побега, мг/растение	31,7 ± 1,9	21,3 ± 1,3*	19,3 ± 0,72*	28,7 ± 0,5	25,0 ± 0,3**	19,8 ± 1,36*	27,3 ± 0,8	17,6 ± 0,6**		29,7 ± 0,8*	18,1 ± 1,4**		0,04			
Сухая биомасса корней, мг/растение	33,3 ± 1,7	26,1 ± 0,3*	19,7 ± 0,88	26,3 ± 1,2*	28,9 ± 1,2*	22,7 ± 0,61	31,4 ± 1,5	27,2 ± 0,20*		30,9 ± 0,8	28,4 ± 0,6*		2,8			
	27,3 ± 0,58												4,3			
													3,6			

Примечание. Достоверно значимые отличия: * – от оптимального контроля; ** – от стрессового контроля.



Рис. 3. Внешний вид проростков из семян, подвергнутых плазменно-радиоволновой обработке и хранившихся в различных условиях (*a* – оптимальных условиях хранения и ускоренное старение в течение 3 сут; *b* – ускоренное старение в течение 7 сут)

Fig. 3. Photo-image of seedlings grown from seeds subjected to plasma and radio-wave pre-treatment and stored under various conditions (*a* – optimal storage conditions and accelerated ageing for 3 days, *b* – accelerated ageing for 7 days)

С увеличением продолжительности действия стрессора (после 7 сут хранения семян) ингибирование роста и развития проростков проявилось еще в большей степени (см. таблицу, рис. 3, *b*). Из исследуемых режимов плазменно-радиоволновой обработки только применение ЭМП обеспечивало сохранение устойчивости семян к неблагоприятным условиям хранения и поддержание скорости роста и развития проростков по сравнению с необработанными семенами, подвергнутыми УС. При использовании плазмы для обработки семян последующие неблагоприятные условия хранения привели к значительному ингибированию ростовых процессов.

Выявлена связь между накоплением внутриклеточного пролина и устойчивостью растений к стрессорам. Пролин обладает полифункциональным стресс-защитным эффектом и наряду с осморегуляторной функцией выполняет роль «химического» шаперона, стабилизируя белки и мембранные структуры в стрессорных условиях, а также функцию антиоксиданта, являясь сквенджером активных форм кислорода (АФК). Он вовлекается в регуляцию экспрессии стресс-контролируемых генов и в поддержание клеточного гомеостаза. При этом пролин рассматривается и как участник стрессовой реакции (неспецифических механизмов устойчивости), и как важный фактор специализированной адаптации к стрессорам, вызывающим обезвоживание клеток [24–28].

Содержание пролина в корнях проростков из семян, хранившихся при оптимальных условиях, в варианте с обработкой ЭМП оказалось на 45,7 % ниже по сравнению с контролем. Содержание пролина в листьях проростков из хранившихся при оптимальных условиях семян всех опытных вариантов практически не изменилось по отношению к оптимальному контролю (рис. 4).

При ускоренном старении семян содержание пролина в корнях проростков контрольного варианта выросло на 19,2 %, а в листьях – на 49,7 % по сравнению с оптимальными условиями хранения. В противоположность этому, для образцов семян, обработанных ЭМП и подвергнутых УС3, наблюдалось увеличение содержания пролина в корнях почти в 2 раза относительно аналогичного показателя в образцах, хранившихся при оптимальных условиях, что незначительно отличалось от соответствующих значений для стрессового контроля. При этом содержание пролина в листьях проростков было на 25,1 % ниже по сравнению со стрессовым контролем и достоверно не отличалось от уровня пролина в тканях проростков оптимального контроля. Для режимов Плазма 1 и Плазма 2 отмечено увеличение содержания пролина в корнях – на 14,9 и 42,7 % соот-

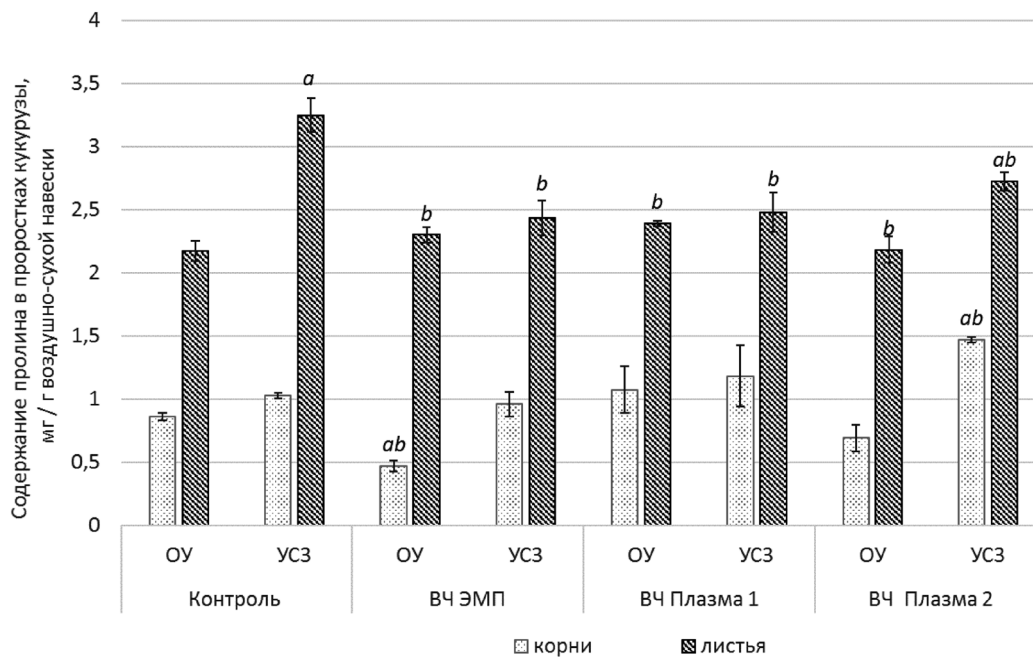


Рис. 4. Содержание пролина в проростках кукурузы из семян, обработанных высокочастотным электромагнитным полем и плазмой и подвергнутых ускоренному старению в течение 3 сут (достоверные отличия: *a* – от оптимального контроля; *b* – от контроля при умеренном стрессе (УС3))

Fig. 4. Proline content in maize seedlings grown from seeds subjected to radio-wave and plasma pre-treatment and stored under accelerated ageing conditions for 3 days: *a* – significant differences from control; *b* – significant differences from control – accelerated ageing for 3 days (AA3)

ответственно и снижение его в листьях – на 23,6 и 16,1 % соответственно по отношению к стрессовому контролю, что, однако, превышало показатели в листьях проростков из оптимального контроля (рис. 4). В работе [29] отмечено снижение содержания пролина в листьях и побегах холодостойких генотипов риса при нормальной и пониженной температуре в сравнении с таковым у неустойчивого генотипа. Показано также, что в растениях *Glycine max* L., акклиматизированных при нелетальной температуре (+4 °C), уровень пролина ниже, чем в растениях, не подвергавшихся «закаливанию», причем «незакаленные растения» восстанавливались гораздо медленнее по сравнению с акклиматизированными [30]. Возможно, отдельные режимы плазменно-радиоволновой обработки семян вызывают ответную физиолого-биохимическую реакцию у растений, аналогичную действию повреждающего фактора умеренной силы.

При продолжительном стрессовом воздействии (УС7) содержание пролина в корнях проростков контрольного варианта и варианта с обработкой ЭМП выросло на 58,6 и 51,8 % соответственно по сравнению с данным показателем в контроле (семена хранились в благоприятных условиях). Для всех режимов плазменной обработки содержание пролина выросло практически в 3 раза по сравнению с контролем (рис. 5).

Увеличение накопления пролина в формирующихся проростках, семена которых подверглись УС, является, по-видимому, следствием влияния повреждающего фактора, а не проявлением эффекта устойчивости растения к воздействию стрессора, так как уровень содержания пролина в растениях возрастал пропорционально с увеличением продолжительности воздействия на семена неблагоприятных условий хранения.

Вместе с тем выявлены отдельные режимы плазменно-радиоволновой обработки семян кукурузы (в частности, воздействие ЭМП), при которых возможно повышение резистентности растительного организма к последующему действию неблагоприятных условий хранения семян. Таким образом, формирование устойчивости растений зависит, по-видимому, от совокупности действующих на семена физических факторов и продолжительности обработки. Так, обработка семян плазмой сопровождается воздействием излучения в УФ- и оптическом диапазонах, бомбардировкой поверхности семени активными частицами с возможным образованием на ней малых

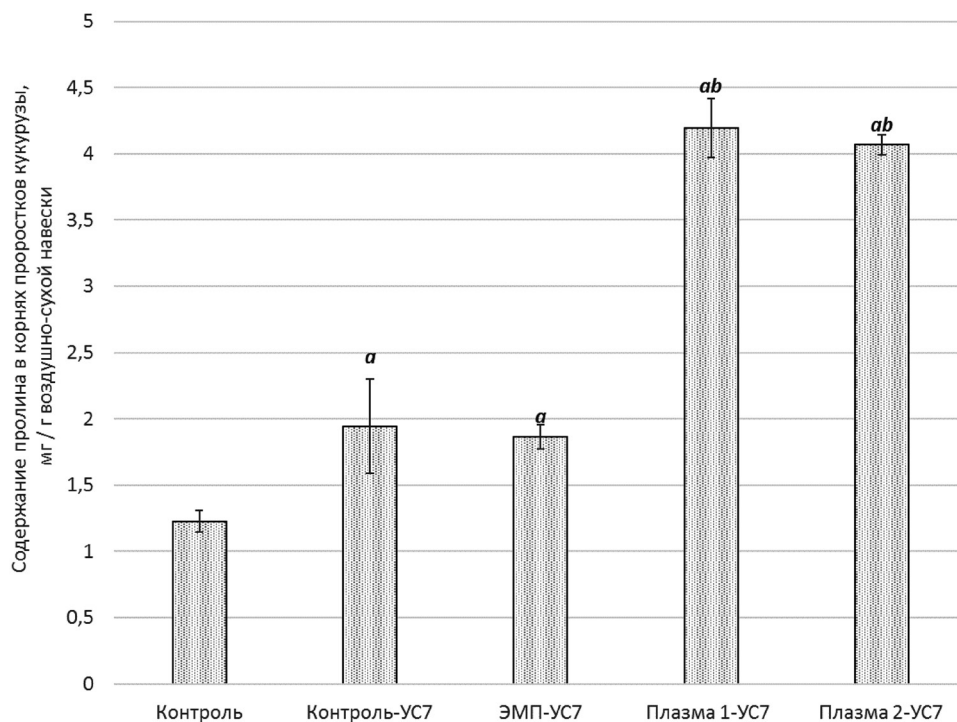


Рис. 5. Содержание пролина в корнях 7-дневных проростков кукурузы из семян, обработанных высокочастотным электромагнитным полем и плазмой и подвергнутых ускоренному старению в течение 7 сут (достоверные отличия: *a* – от оптимального контроля; *b* – от контроля при умеренном стрессе (УС7))

Fig. 5. Proline content in 7-days maize seedlings grown from seeds subjected to radio-wave and plasma pre-treatment and stored under accelerated ageing conditions for 7 days: *a* – significant differences from control; *b* – significant differences from control – accelerated ageing for 7 days (AA7)

биоактивных молекул [10], а также действием электрического поля, напряженность которого пренебрежимо мала по сравнению с напряженностью электрической составляющей ЭМП в индукторе (в зоне воздействия ЭМП на образцы семян) [8]. Плазменная обработка при выбранных режимах, по-видимому, имела повреждающее действие, что при последующем умеренном стрессе вызывало замедление роста и развития растений, а при увеличении продолжительности действия стрессовых условий – ингибирование прорастания и значительное снижение их всхожести.

Среди антиоксидантных ферментов особый интерес представляют пероксидазы, активность которых коррелирует с развитием устойчивости растений к абиотическим стрессам [31]. Отмечено, что пероксидаза является полифункциональным ферментом и ее вклад в устойчивость растений к стрессорам может быть обусловлен не только детоксикацией АФК, но и другими реакциями, например, связанными с АФК-сигналингом, посттрансляционной модификацией белков путем димеризации тирозиновых остатков, изменением гормонального баланса [32, 33]. В то же время для растворимых пероксидаз класса III, которые локализируются преимущественно в цитозоле и вакуолях, больше характерны антиоксидантные функции [34].

Воздействие на семена ВЧ ЭМП и холодной плазмы вызвало существенное увеличение активности растворимой пероксидазы в клетках корней проростков при хранении семян в оптимальных условиях (рис. 6). Действие неблагоприятных условий хранения семян в течение 3 сут также привело к увеличению активности пероксидазы в корнях растений контрольного варианта по сравнению с проростками из семян при их оптимальном хранении. Предварительная обработка семян ЭМП и Плазмой 1 способствовала сохранению повышенной активности фермента в клетках корней по сравнению со стрессовым контролем.

При ускоренном старении семян в течение 7 сут активность пероксидазы в клетках корней проростков из опытных вариантов снизилась, причем при обработке в режиме Плазма 2 снижение активности фермента было наибольшим. Снижение общей ферментативной активности наряду с другими физиологическими и биохимическими изменениями как маркер ухудшения качества семян

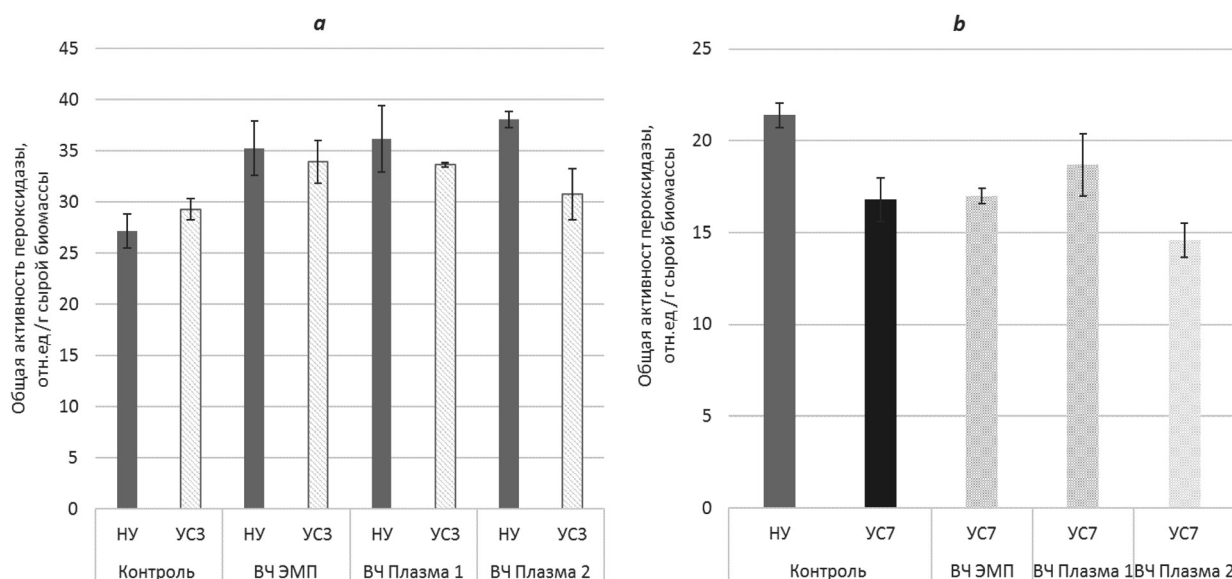


Рис. 6. Активность растворимой пероксидазы в корнях 7-дневных проростков кукурузы из семян, обработанных высокочастотным электромагнитным полем и плазмой и подвергнутых ускоренному старению (*a* – оптимальные условия хранения и ускоренное старение в течение 3 сут; *b* – ускоренное старение в течение 7 сут)

Fig. 6. Peroxidase activity in 7-days maize seedlings roots grown from seeds subjected to radio-wave and plasma pre-treatment and stored under accelerated ageing conditions: *a* – optimal storage conditions and accelerated ageing for 3 days, *b* – accelerated ageing for 7 days

отмечены и в работах [35, 36], где приведены данные о снижении общей пероксидазной активности в прорастающих семенах редиса, всхожесть которых после воздействия УС составила 52 %. Таким образом, в условиях сильного стресса ни один из режимов предпосевного плазменно-радиоволнового воздействия на семена не способствовал сохранению в них общей активности пероксидазы.

Заключение. Исследованы физиолого-биохимические параметры проростков кукурузы гибрида Полесский 212 СВ при выдерживании семян в контролируемых оптимальных и неблагоприятных условиях хранения после предварительной обработки ВЧ ЭМП и газоразрядной плазмой при пониженном давлении.

Показано, что при оптимальных условиях хранения семян предшествующее плазменно-радиоволновое воздействие стимулирует рост и развитие проростков, сопровождается снижением или сохранением на уровне контроля содержания пролина в тканях, а также увеличением общей активности пероксидазы.

Выдерживание необработанных семян в стрессовых условиях при высокой температуре и повышенной влажности в течение 3 сут вызывает увеличение электропроводности их экссудатов, замедление роста, уменьшение размеров и массы проростков на фоне увеличения содержания пролина и общей пероксидазной активности в тканях.

Обработка семян ЭМП, вероятно, может индуцировать повышение резистентности растительного организма к последующему действию неблагоприятных условий хранения, так как значения удельной электропроводности экссудатов из семян сохранялись на уровне оптимального контроля, а по отдельным морфофизиологическим показателям проростки превосходили растения контрольного варианта, где семена не подвергались стрессовым воздействиям. Содержание пролина было ниже по сравнению со стрессовым контролем и достоверно не отличалось от его уровня в тканях проростков из оптимального контроля, а общая пероксидазная активность была выше, чем у проростков оптимального и стрессового контроля. Обработка плазмой при выбранных режимах воздействия вызывала ухудшение физиологического качества семян: наблюдалось незначительное снижение их всхожести, замедление роста и развития растений, на биохимическом уровне выявлены высокая пероксидазная активность и увеличение содержания пролина в тканях проростков.

При более продолжительном действии стрессора (ускоренное старение до 7 сут) физиологическое качество семян значительно ухудшалось во всех экспериментальных группах. Всхожесть

в группе с обработкой ЭМП оставалась на уровне стрессового контроля, а после плазменной обработки снижалась практически в 2 раза с одновременным значительным замедлением роста и развития выживших проростков. В этом случае проявлялась иная стратегия адаптации растений. Содержание пролина в корнях проростков контроля и варианта с обработкой ЭМП выросло на 58,6 и 51,8 % соответственно по сравнению с данным показателем оптимального контроля, а при обработке семян плазмой возросло практически в 3 раза по отношению к контролю. Активность пероксидазы в клетках корней проростков опытных вариантов снизилась, причем в наибольшей степени у семян, обработанных в режиме Плазма 2. Вероятно, увеличение накопления пролина в формирующихся растениях, семена которых подверглись действию условий ускоренного старения, следует рассматривать скорее как следствие действия повреждающего фактора, а не как причину устойчивости к нему, так как уровень содержания пролина в формирующихся растениях пропорционально возрастал с увеличением времени хранения семян в неблагоприятных условиях.

Таким образом, предполагается, что плазменно-радиоволновая обработка может индуцировать повышение резистентности растительного организма к последующему воздействию стрессора, в частности неблагоприятных условий хранения семян. Формирование перекрестной устойчивости растений зависит, по-видимому, от типа и продолжительности воздействия на растительный организм применяемого физического фактора. Показано, что 15-минутное воздействие на семена кукурузы высокочастотного электромагнитного поля может выступать индуктором повышения устойчивости растительного организма, обеспечивая сохранение физиологического качества семян при хранении и способствуя, в зависимости от продолжительности действия стрессора, поддержанию скорости роста растений или их выживанию.

Благодарности. Научно-исследовательская работа поддержана грантом Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований № Б16РА-014.

Acknowledgements. This research is supported by the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research under the grant no. B16PA-014.

Список использованных источников

1. Шафикова, Т. Н. Молекулярно-генетические аспекты иммунитета растений к фитопатогенным грибам и бактериям / Т. Н. Шафикова, Ю. В. Омеличкина // Физиология растений. – 2015. – Т. 62, № 5. – С. 611–627.
2. Conrath, U. Priming of induced plant defense responses / U. Conrath // *Advanced in Bot. Res.* – 2009. – Vol. 51. – P. 361–395.
3. Карпун, Н. Н. Механизмы формирования неспецифического индуцированного иммунитета у растений при биогенном стрессе (обзор) / Н. Н. Карпун, Э. Б. Янушевская, Е. В. Михайлова // *Сельскохозяйственная биология.* – 2015. – Т. 50, № 5. – С. 540–549.
4. Акулов, А. Ю. Индуцированная неспецифическая устойчивость растений (SAR): история и современность [Электронный ресурс] / А. Ю. Акулов, Д. В. Леонтьев // Учебные материалы к лекции по фитоиммунологии / Харьк. нац. ун-т им. В. Н. Каразина. – 2006. – Режим доступа: <http://dspace.univer.kharkov.ua/handle/123456789/3186>. – Дата доступа: 28.05.2017.
5. Maffei, M. E. Magnetic field effects on plant growth, development, and evolution / M. E. Maffei // *Frontiers in Plant Science.* – 2014. – Vol. 5. – P. 445.
6. Ohta, T. Plasma in agriculture / T. Ohta // *Cold plasma in food and agriculture: fundamentals and applications* / Ed. : N. N. Misra, O. Schlüter, P. J. Cullen. – Amsterdam, 2016. – P. 205–221.
7. Sivachandiran, L. Enhanced seed germination and plant growth by atmospheric pressure cold air plasma: combined effect of seed and water treatment / L. Sivachandiran, A. Khacef // *RSC Advances.* – 2017. – Vol. 7, N 4. – P. 1822–1832.
8. Влияние высокочастотной электромагнитной обработки семенного материала зернобобовых культур на их посевные качества и продуктивность / В. В. Ажаронк [и др.] // *Электрон. обраб. материалов.* – 2009. – № 4. – С. 76–86.
9. Effect of glow discharge plasma on germination and fungal load of some cereal seeds / M. Braşoveanu [et al.] // *Romanian Reports in Physics.* – 2015. – Vol. 67, N 2. – P. 617–624.
10. Влияние режимов воздействия плазмы высокочастотного емкостного разряда на стимуляцию всхожести и фитосанитарное состояние семян / И. И. Филатова [и др.] // *Журн. приклад. спектроскопии.* – 2014. – Т. 81, № 2. – С. 256–262.
11. Cold plasma treatment enhances oilseed rape seed germination under drought stress / L. Ling [et al.] // *Sci. Rep.* – 2015. – Vol. 5. – Art. nr 13033.
12. Использование методов плазменно-радиоволновой обработки для обеззараживания семян / И. И. Филатова [и др.] // *Защита растений : сб. науч. тр. / Ин-т защиты растений ; редкол. : Л. И. Трепашко, С. В. Сорока.* – Минск, 2014. – Вып. 38. – С. 161–175.

13. Алексейчук, Г. Н. Физиологическое качество семян сельскохозяйственных культур и методы его оценки / Г. Н. Алексейчук, Н. А. Ламан. – Минск : Право и экономика, 2005. – 48 с.
14. Ladonne, F. Relationship between standard germination test, conductivity test and field emergence of pea seeds / F. Ladonne // *Acta Horticulturae*. – 1989. – Iss. 253. – P. 153–162.
15. Priestly, D. A. Seed Ageing: Implications for seed storage and persistence in the soil / D. A. Priestly. – N. Y. : Cornell Univ., Ithaca, 1986. – 65 p.
16. Walters, C. Understanding the mechanism and kinetics of seed aging / C. Walters // *Seed Sci. Res.* – 1998. – Vol. 8, N 2. – P. 223–244.
17. Пушкина, Н. В. Особенности ускоренного старения семян кукурузы при обработке электромагнитным полем сверхвысокочастотного диапазона / Н. В. Пушкина, В. П. Курченко, Ж. Н. Калацкая // *Ботаника (исследования) : сб. науч. тр. / Ин-т эксперим. ботаники НАН Беларуси; науч. ред. : В. И. Парфенов, Н. А. Ламан. – Минск, 2015. – Вып. 44. – С. 307–314.*
18. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести : ГОСТ 12038-84. – Взамен ГОСТ 12038-66 ; введ. 01.07.86 до 01.07.91. – М. : Изд-во стандартов, 1985. – 55 с.
19. International seed testing association. International rules for seed testing // *Seed Sci. and Technology*. – 1999. – Vol. 27, suppl. – P. 271–273.
20. Handbook of vigour test methods / ed. : J. G. Hampton, D. M. TeKrony. – 3rd ed. – Zurich : Intern. Seed Testing Assoc., 1995. – 117 p.
21. Bates, L. S. Rapid determination of free proline for water-stress studies / L. S. Bates, R. P. Waldren, J. D. Teare // *Plant and Soil*. – 1973. – Vol. 39, N 1. – P. 205–207.
22. Ермаков, А. И. Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, Н. П. Яраш. – 3-е изд., перераб. и доп. – Л. : Агропромиздат, Ленингр. отд-ние, 1987. – 430 с.
23. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск : Высш. шк., 1973. – 320 с.
24. Кузнецов, Вл. В. Проллин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция / Вл. В. Кузнецов, Н. И. Шевякова // *Физиология растений*. – 1999. – Т. 46, № 2. – С. 321–336.
25. Шевякова, Н. И. Антиоксидантная роль пролина у галофита *Mesembryanthemum crystallinum* при действии засоления и параквата, инициирующих окислительный стресс / Н. И. Шевякова, Е. А. Бакулина, Вл. В. Кузнецов // *Физиология растений*. – 2009. – Т. 56, № 5. – С. 736–742.
26. Колупаев, Ю. Е. Проллин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях / Ю. Е. Колупаев, А. А. Вайнер, Т. О. Ястреб // *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*. – 2014. – Вип. 2. – С. 6–22.
27. Радюкина, Н. Л. Участие низкомолекулярных антиоксидантов в кросс-адаптации лекарственных растений к последовательному действию UV-B облучения и засоления / Н. Л. Радюкина, В. И. М. Тоайма, Н. Р. Зарипова // *Физиология растений*. – 2012. – Т. 59, № 1. – С. 80–88.
28. The accumulation of endogenous proline induced changes in gene expression of several antioxidante enzymes in leaves of transgenic *Swingle citrumele* / K. Carvahlo [et al.] // *Molecular Biology Reports*. – 2013. – Vol. 40, N 4. – P. 3269–3279.
29. Physiological responses of two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to chilling stress at seedling stage / A. Aghaee [et al.] // *Afr. J. Biotechnol.* – 2011. – Vol. 10, N 39. – P. 7617–7621.
30. Yadegari, L. Z. The influence of cold acclimation on proline, malondialdehyde (MAD), total protein and pigments contents in soybean (*Glycine max*) seedlings / L. Z. Yadegari, R. Heidari, J. Carapetian // *J. of Biol. Sci.* – 2007. – Vol. 7, N 8. – P. 1436–1441.
31. Рогожин, В. В. Peroксидаза как компонент антиоксидантной системы живых организмов / В. В. Рогожин. – СПб. : ГИОРД, 2004. – 240 с.
32. Структурно-функциональные особенности изопероксидаз растений / И. В. Максимов [и др.] // *Биохимия*. – 2011. – Т. 76, № 6. – С. 749–763.
33. Колупаев, Ю. Е. Антиоксиданты растительной клетки, их роль в АФК-сигналинге и устойчивости растений / Ю. Е. Колупаев // *Успехи совр. биол.* – 2016. – Т. 136, № 2. – С. 181–198.
34. Effect of high temperatures on the growth, free proline content and some antioxidants in tobacco plants / S. Ivanov [et al.] // *Докл. на Българската акад. на науките = Proc. of the Bulg. Acad. of Sci.* – 2001. – Vol. 54, N 7. – P. 71–74.
35. McDonald, M. B. Seed deterioration: physiology, repair and assessment / M. B. McDonald // *Seed Sci. and Technology*. – 1999. – Vol. 27, N 1. – P. 177–237.
36. Scialabba, A. Effects of ageing on peroxidase activity and localization in radish (*Raphanus sativus* L.) seeds / A. Scialabba, L. M. Bellani, A. Dell'Aquila // *Eur. J. Histochemistry*. – 2000. – Vol. 46, N 4. – P. 351–358.

References

1. Shafikova T. N., Omelichkina T. N. Molecular-genetic aspects of plant immunity to phytopathogenic fungi and bacteria. *Fiziologiya rasteniy = Russian Journal of Plant Physiology*, 2015, vol. 62, no. 5, pp. 611–627 (in Russian).
2. Conrath U. Priming of induced plant defense responses. *Advanced in Botanical Research*, 2009, vol. 51, pp. 361–395. DOI: 10.1016/s0065-2296(09)51009-9
3. Karpun N. N., Yanushevskaya E. B., Mikhaylova E. V. Mechanisms of nonspecific induced immunity formation in plants under biogenic stress (review). *Selskokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural Biology*, 2015, vol. 50, no. 5, pp. 540–549 (in Russian).

4. Akulov A. Yu., Leont'yev D. V. Induced systemic acquired resistance (SAR): history and modernity. Teaching materials for a lecture on phytoimmunology. Available at: <http://dspace.univer.kharkov.ua/handle/123456789/3186> (accessed 28.05.2017) (in Russian).
5. Maffei M. E. Magnetic field effects on plant growth, development, and evolution. *Frontiers in Plant Science*, 2014, vol. 5, p. 445. DOI: 10.3389/fpls.2014.00445
6. Ohta T., Misra N. N., Schlüter O., Cullen P. J. Plasma in agriculture. *Cold plasma in food and agriculture: fundamentals and applications*, Amsterdam, 2016, pp. 205–221.
7. Sivachandiran L., Khacef A. Enhanced seed germination and plant growth by atmospheric pressure cold air plasma: combined effect of seed and water treatment. *RSC Advances*, 2017, vol. 7, no. 4, pp. 1822–1832. DOI: 10.1039/c6ra24762h
8. Azharonok V. V., Goncharik S. V., Filatova I. I., Shik A. S., Antonyuk A. S. The effect of the high frequency electromagnetic treatment of the sowing material for legumes on their sowing quality and productivity. *Surface Engineering and Applied Electrochemistry*, 2009, vol. 45, no. 4, pp. 318–328. DOI: 10.3103/s1068375509040127
9. Braşoveanu M., Nemţanu M. R., Surdu-Bob C., Karaca G., Erper I. Effect of glow discharge plasma on germination and fungal load of some cereal seeds. *Romanian Reports in Physics*, 2015, vol. 67, no. 2, pp. 617–624.
10. Filatova I. I., Azharonok V. V., Goncharik S. V., Lyushkevich V. A., Zhukovskii A. G., Gadzhieva G. I. Effect of RF plasma treatment on the germination and phytosanitary state of seeds. *Zhurnal prikladnoy spektroskopii = Journal of Applied Spectroscopy*, 2014, vol. 81, no. 2, pp. 250–256 (in Russian).
11. Ling L., Jiangang L., Minchong S., Chunlei Z., Yuanhua D. Cold plasma treatment enhances oilseed rape seed germination under drought stress. *Scientific Reports*, 2015, vol. 5, art. nr 13033. DOI: 10.1038/srep13033
12. Filatova I. I., Azharonok V. V., Lyushkevich V. A., Zhukovskii A. G., Gadzhieva G. I., Zhuk E. I., Svidunovich N. L., Gutkovskaya N. S., Pauzhaite G., Stankevichene A., Sneshkene V. Use of plasma and radio-wave treatment methods for seed disinfection. *Zashhita rastenij: sb. nauch. trudov* [Plant Protection: collection of scientific papers]. Minsk, 2014, Iss. 38, pp. 161–175 (in Russian).
13. Alekseychuk G. N., Laman N. A. *The physiological quality of agricultural crops seeds and methods of its estimation*. Minsk, Pravo i ekonomika Publ., 2005. 48 p. (in Russian).
14. Ladonne F. Relationship between standard germination test, conductivity test and field emergence of pea seeds. *Acta Horticulturae*, 1989, Iss. 253, pp. 153–162. DOI: 10.17660/actahortic.1989.253.16
15. Priestly D. A. *Seed Ageing: Implications for seed storage and persistence in the soil*. New York, Cornell University, Ithaca, 1986. 65 p.
16. Walters C. Understanding the mechanism and kinetics of seed aging. *Seed Science Research*, 1998, vol. 8, no. 2, pp. 223–244. DOI: 10.1017/s096025850000413x
17. Pushkina N. V., Kurchenko V. P., Kalatskaya Zh. N. Features of accelerated aging of maize seeds in the processing of electromagnetic field of microwave range. *Botanika (issledovaniya): sb. nauch. trudov* [Botany (research): a collection of scientific papers]. Minsk, 2015, Iss. 44, pp. 307–314 (in Russian).
18. State Standard 12038-84. *Seeds of agricultural crops. Methods for determining germination*. Moscow, Publishing House for Standards, 1985. 55 p. (in Russian).
19. International seed testing association. International rules for seed testing. *Seed Science and Technology*, 1999, vol. 27, suppl., pp. 271–273.
20. Hampton J. G., TeKrony D. M. (eds.). *Handbook of vigour test methods*. Zurich, International Seed Testing Association 1995. 117 p.
21. Bates L. S., Waldren R. P., Teare J. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 1973, vol. 39, no. 1, pp. 205–207. DOI: 10.1007/bf00018060
22. Ermakov A. I., Arasimovich V. V., Yarash N. P. *Methods of biochemical research of plants*. 3rd ed. Leningrad, Agropromizdat Publ., Leningradskoe otdelenie, 1987. 430 p. (in Russian).
23. Rokitskiy P. F. *Biological statistics*. Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1973. 320 p. (in Russian).
24. Kuznetsov V. I., Shevyakova N. I. Proline under stress: biological role, metabolism, regulation. *Fiziologiya rasteniy = Russian Journal of Plant Physiology*, 1999, vol. 46, no. 2, pp. 321–336 (in Russian).
25. Shevyakova N. I., Bakulina E. A., Kuznetsov V. I. The antioxidant role of proline in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* under the action of salinity and paraquat initiating oxidative stress. *Fiziologiya rasteniy = Russian Journal of Plant Physiology*, 2009, vol. 56, no. 5, pp. 736–742 (in Russian).
26. Kolupaev Yu. E., Vayner A. A., Yastreb T. O. Proline: physiological functions and regulation of its content in plants under stress conditions. *Visnik Kharkivs'kogo natsional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya Biologiya = The Bulletin of Kharkiv national agrarian university. Series Biology*, 2014, Iss. 2, pp. 6–22 (in Russian).
27. Radyukina N. L., Toayma V. I. M., Zaripova N. R. Participation of low-molecular antioxidants in the cross-adaptation of drug plants to the processive attitude UV-B rays and salinity. *Fiziologiya rasteniy = Russian Journal of Plant Physiology*, 2012, vol. 59, no. 1, pp. 80–88 (in Russian).
28. Carvahlo K., Campos M. K. F., Domingues D. S., Pereira L. F. P., Vieira L. G. E. The accumulation of endogenous proline induced changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic Swingle citrumelo. *Molecular Biology Reports*, 2013, vol. 40, no. 4, pp. 3269–3279. DOI: 10.1007/s11033-012-2402-5
29. Aghaee A., Moradi F., Zare-Maivan H., Zarinkamar F., H. Pour Irandoost, Sharifi P. Physiological responses of two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to chilling stress at seedling stage. *African Journal of Biotechnology*, 2011, vol. 10, no. 39, pp. 7617–7621. DOI: 10.5897/AJB11.069

30. Yadegari L. Z., Heidari, R., Carapetian J. The influence of cold acclimation on proline, malondialdehyde (MAD), total protein and pigments contents in soybean (*Glycine max*) seedlings. *Journal of Biological Sciences*, vol. 7, no. 8, pp. 1436–1441. DOI: 10.3923/jbs.2007.1436.1441

31. Rogozhin V. V. *Peroxidase as component of antioxidant system of living organisms*. St. Petersburg, GIORD Publ., 2004. 240 p. (in Russian).

32. Maksimov I. V., Cherepanova E. A., Burkhanova G. F., Sorokan' A. V., Kuz'mina O. I. Structural and functional features isoperoxidases of plants. *Biokhimiya = Biochemistry*, 2011, vol. 76, no. 6, pp. 749–763 (in Russian).

33. Kolupaev Yu. E. Plant cell antioxidants and their role in AOF signaling and plant resistance. *Uspekhi sovremennoy biologii = Biology Bulletin Reviews*, 2016, vol. 136, no. 2, pp. 181–198 (in Russian).

34. Ivanov S., Konstantinova T., Parvanova D., Todorova D., Djilianov D., Alexieva V. Effect of high temperatures on the growth, free proline content and some antioxidants in tobacco plants. *Dokladi na B'lgarskata akademiya na naukite = Proceeding of the Bulgarian Academy of Sciences*, 2001, vol. 54, no. 7, pp. 71–74.

35. McDonald M. B. Seed deterioration: physiology, repair and assessment. *Seed Science and Technology*, 1999, vol. 27, no. 1, pp. 177–237.

36. Scialabba A., Bellani, L. M., Dell'Aquila A. Effects of ageing on peroxidase activity and localization in radish (*Raphanus sativus* L.) seeds. *European Journal of Histochemistry*, 2000, vol. 46, no. 4, pp. 351–358. DOI: 10.4081/1747

Информация об авторах

Калацкая Жанна Николаевна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kalatskayaj@mail.ru.

Ламан Николай Афанасьевич – академик, д-р биол. наук, заведующий отделом. Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: nikolai.laman@gmail.com.

Филатова Ирина Ивановна – канд. физ.-мат. наук, уч. секретарь Отделения физики, математики и информатики НАН Беларуси, вед. науч. сотрудник. Институт физики имени Б. И. Степанова НАН Беларуси (пр-т Независимости, 68, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: filatova@presidium.bas-net.by.

Фролова Татьяна Викторовна – науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: frolovatv9209@gmail.com.

Люшкевич Вероника Александровна – науч. сотрудник. Институт физики имени Б. И. Степанова НАН Беларуси (пр-т Независимости, 68, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: verolyu@tut.by.

Чубрик Николай Иванович – канд. техн. наук, ст. науч. сотрудник. Институт физики имени Б. И. Степанова НАН Беларуси (пр-т Независимости, 68, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: lphpp@imaph.bas-net.by.

Гончарик Светлана Васильевна – науч. сотрудник. Институт физики имени Б. И. Степанова НАН Беларуси (пр-т Независимости, 68, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: pppt-3@imaph.bas-net.by.

Information about the authors

Joanna N. Kalatskaya – Ph. D. (Biol.), Leading researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kalatskayaj@mail.ru.

Nikolai A. Laman – Academician, D. Sc. (Biol.), Head of the Department. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nikolai.laman@gmail.com.

Irina I. Filatova – Ph. D. (Phys. and Math.), Scientific Secretary of the Department of Physics, Mathematics and Informatics of the National Academy of Sciences of Belarus, Leading researcher. B. I. Stepanov Institute of Physics of the National Academy of Sciences of Belarus (68, Nezavisimosti Ave., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: filatova@presidium.bas-net.by.

Tatiana V. Frolova – Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: frolovatv9209@gmail.com.

Veronika A. Lyushkevich – Researcher. B. I. Stepanov Institute of Physics of the National Academy of Sciences of Belarus (68, Nezavisimosti Ave., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: verolyu@tut.by.

Nikolai I. Chubrik – Ph. D. (Tech.), Senior researcher. B. I. Stepanov Institute of Physics of the National Academy of Sciences of Belarus (68, Nezavisimosti Ave., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: lphpp@imaph.bas-net.by.

Svetlana V. Goncharik – Researcher. B. I. Stepanov Institute of Physics of the National Academy of Sciences of Belarus (68, Nezavisimosti Ave., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: pppt-3@imaph.bas-net.by.

А. В. Кручонок, Б. Ю. Аношенко, М. А. Бедуленко, В. В. Титок

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МЕСТООБИТАНИЙ ИСКУССТВЕННЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Аннотация. Представлены результаты экологического анализа местообитаний редких и исчезающих видов растений природной флоры в условиях Центрального ботанического сада НАН Беларуси. Объектами исследования являлись искусственные ценопопуляции *Astrantia major* L., *Allium ursinum* L., *Lunaria rediviva* L., *Hedera helix* L. Определены следующие количественные показатели: экологическая валентность, экологическая толерантность и бионтность четырех видов. Путем сопоставления экологической амплитуды и экологического оптимума найдены точки напряженности среды по отношению к экоморфам изучаемых видов.

Ключевые слова: искусственные ценопопуляции, фитоиндикация, *ex situ*, редкие и охраняемые растения, экологическая валентность, бионтность, экологическая эффективность, *Astrantia major* L., *Allium ursinum* L., *Lunaria rediviva* L., *Hedera helix* L.

Для цитирования: Экологический анализ местообитаний искусственных ценопопуляций редких и исчезающих видов растений / А. В. Кручонок [и др.] // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 20–26.

A. V. Kruchonok, B. Yu. Anoshenko, M. A. Bedulenko, V. V. Titok

Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

ENVIRONMENTAL ANALYSIS OF HABITATS OF ARTIFICIAL CENOPOPULATIONS OF RARE AND ENDANGERED PLANTS

Abstract. Ecological analysis was performed for localities of Belarusian rare and endangered plant species created in the Central Botanical Garden of NAS of Belarus. Artificial cenopopulations of *Astrantia major* L., *Allium ursinum* L., *Lunaria rediviva* L., *Hedera helix* L. were analyzed in ecological space of the Central Botanical Garden by estimating ecological valence, tolerance and biocompatibility. Comparison between ecological amplitudes and optimums of species studied allows environmental stress points to be identified towards their ecomorphs.

Keywords: artificial cenopopulations, phytoindication, *ex situ*, rare and endangered species, ecological valence, biocompatibility, ecological efficiency, *Astrantia major* L., *Allium ursinum* L., *Lunaria rediviva* L., *Hedera helix* L.

For citation: Kruchonok A. V., Anoshenko B. Yu., Bedulenko M. A., Titok V. V. Environmental analysis of habitats of artificial cenopopulations of rare and endangered plants. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 20–26 (in Russian).

Введение. В реализации программ по сохранению и воспроизводству биоразнообразия природной флоры наиболее эффективны методы *in situ* и *ex situ*. Для разработки адекватных моделей транслокационных мероприятий (реинтродукции и репатриации) необходимы исследования экологического пространства территории, перспективной для транслокационных мероприятий. На сегодняшний день нет унифицированного количественного экспресс-теста, позволяющего определить новые местообитания с учетом комплекса экологических условий, которые необходимы для конкретного вида. Существующие тесты не всегда объективны и к тому же предполагают использование дорогостоящих инструментальных методов.

Применение метода фитоиндикации позволяет определить специфику растительного сообщества, выбранного местообитания и необходимые для этого условия. Кроме того, с помощью этого метода можно определить экологическую толерантность и бионтность репатрируемого вида.

Объекты и методы исследования. Для апробации системы экологического анализа были исследованы искусственные ценопопуляции (ЦП), высаженные на территории Центрального ботанического сада НАН Беларуси (ЦБС) с 1999 г. Из 26 существующих сегодня ЦП было отобрано 4, которые устойчиво развиваются по инвазионному типу, успешно возобновляются и даже образуют новые локалитеты.

1. Астранция большая (*Astrantia major* L.) – I категория (CR) – вид, находящийся на грани исчезновения. Естественный ареал вида охватывает преимущественно горные районы Центральной Европы. На сегодняшний день достоверно существует только популяция в Беловежской пушче. В Волковысском районе при инвентаризации 2016 г. не подтверждена. ЦП-10 высажена в 2010 г., расположена в искусственном понижении на выкашиваемой луговине с избыточным увлажнением в весенний период; ЦП-21 высажена в 1999 г., занимает пограничное положение на краю лиственного леса и низкотравного луга. Имеются признаки переувлажнения почвы и избыточного затенения.

2. Лук медвежий (*Allium ursinum* L.), или черемша, – III категория (VU) – уязвимый вид. В Беларуси это реликтовый средневропейский горный вид, находящийся на северо-восточной границе равнинной части ареала. Произрастает в тенистых широколиственных и широколиственно-еловых лесах преимущественно снытевого типа, вблизи рек и ручьев, по окраинам болот и на облеженных островах среди болот. В ЦБС созданы две ценопопуляции: ЦП-4 посажена в 1999 г., произрастает под пологом широколиственных деревьев, на влажных лесных рыхлых почвах; ЦП-8 посажена в 2013 г. в понижении, под пологом искусственных древесных насаждений, в местах интенсивного антропогенного пресса и на почвах с признаками избыточного увлажнения, обусловленного характером подстилающей поверхности.

3. Лунник оживающий (*Lunaria rediviva* L.) – IV категория (NT) – потенциально уязвимый вид. Реликтовый, по происхождению пребореальный средневропейский неморальный вид, в Беларуси находится в островных участках произрастания и отдельных локалитетах вблизи северо-восточной границы ареала. ЦП-1 высажена в 1999 г. Фитоценоз представлен антропогенно-трансформированным сообществом. ЦП-5 – группа растений, которые являются спонтанным локалитетом ЦП-1 и находятся в грабовнике. ЦП-20 расположена на границе низкотравного луга и посадок лиственных культур.

4. Плющ обыкновенный (*Hedera helix* L.) – II категория (EN) – исчезающий вид. Реликтовый, по происхождению пребореальный средневропейский горный вид, в Беларуси занимает островные участки распространения и отдельные локалитеты на восточной границе ареала и за его пределами. ЦП-2 создана в 1990-е годы из коллекционного материала белорусского происхождения. Расположена в сосняке, представлена вегетативной формой. ЦП-16 образовалась в результате слияния границ произрастания двух образцов дендрологической коллекции. Один образец интродуцирован из Ялты (1957 г.), второй из Батуми (1964 г.). Произрастает в секторе дендрофлоры Крыма и Кавказа.

Для характеристики и оценки соответствия экологических условий мест произрастания ЦП и их экологической реализации были использованы методы амплитудной (по Цыганову) и точечной (по Элленбергу) фитоиндикации [1, 2].

Известно, что виды могут произрастать не только в зонах с оптимальными условиями, но и в зонах с той или иной степенью угнетения видов, вплоть до их гибели (так называемые зоны угнетения). Различия между оптимальными условиями и условиями зоны угнетения и составляют экологическую амплитуду вида. Размеры зон видоспецифичны и не обязательно симметричны и равновелики (рис. 1).



Рис. 1. Схема расположения экологического оптимума и экологической амплитуды на двунаправленном векторе экологического фактора. Зоны: зк – зона комфорта, зу – зона угнетения, зг – зона гибели

Fig. 1. The ecological optimum and the ecological amplitude on bi-directional vector of environmental factor. Zones: зк – comfort zone, зу – oppression zone, зг – death zone

Экологическое поле искусственных местообитаний для сравнения с оптимальными показателями рассчитывали с помощью регрессионного анализа экологических амплитуд растительного сообщества [3]. Экологический оптимум для вида определяли по таблицам Элленберга, точечные экологические показатели для реальных ЦП – с помощью инструментальных измерений (люксометрия, рН-метрия), многолетних климатических наблюдений и данных почвенных карт ЦБС.

Степень освоения среды обитания определяет экологическая валентность. Различают PEV – потенциальную экологическую валентность (отношение баллов экологической шкалы к общей протяженности баллов по шкале) и REV – реализованную экологическую валентность (этот показатель выражает экологические условия конкретных ЦП). Соотношение PEV и REV определяет степень использования видом экологических возможностей и выражается коэффициентом экологической эффективности (К. ес. eff) [4].

Результаты и их обсуждение. На диаграммах сплошной черной линией показаны потенциальные экологические оптимумы видов по Элленбергу. Линиями с обозначениями на них номеров ЦП показано фактическое положение последних в экологическом пространстве ЦБС (рис. 2).

Два искусственных локалитета *A. major* произрастают в условиях, близких к оптимуму, однако условия освещения и температурный режим отлежат в меньшую сторону от оптимальных значений (рис. 2, а). ЦП-21 находится в условиях, характеризующихся азотной недостаточностью и большей, чем требуется, влажностью почв. Что касается мест произрастания *A. ursinum*, то, будучи подобны между собой, они далеки от оптимума, совпадая лишь в показателе кислотности почвы. Известно, что этот вид предпочитает богатые гумусом почвы, а в условиях ЦБС он произрастает в зоне угнетения (в соответствии с данным показателем). Это говорит о том, что местообитание выбрано неподходящее и необходима коррекция или даже транслокация (рис. 2, б).

Экологические показатели трех мест произрастания *L. rediviva* практически совпадают между собой, но их геоклиматические (большая степень континентальности и недостаточный по температурам термоклимат) и почвенные (недостаточность азота) характеристики далеки от оптимальных. Тем не менее, это одна из наиболее динамично развивающихся групп, образующих спонтанные локалитеты в пределах ЦБС (рис. 2, с).

В случае *H. helix* анализ соответствия мест обитания оптимальным значениям показал, что лишь показатель влажности почв совпадает с оптимумом, остальные факторы находятся в избыточном количестве (рис. 2, д). По шкале Элленберга отсутствуют значения термоклиматических показателей, однако известно, что лимитирующим фактором распространения вида на восток является изотерма отрицательных зимних температур – 4,3 °С [5].

Сравнение оптимальных значений с результатами инструментальных измерений позволяет определить лимитирующий фактор, препятствующий нормальному развитию ЦП в данных условиях, и провести его своевременную коррекцию в том случае, если он не является геоклиматическим.

Сравнивая фактическое положение ЦП, определенное по регрессии амплитудных значений видов сообщества с амплитудами вида по Цыганову, можно получить визуализацию потенциальных и реализованных экологических возможностей ЦП (рис. 3).

Анализ экологических диапазонов дает возможность определить пределы пластичности вида по отношению к комплексу условий произрастания. Сплошной линией на диаграммах показано положение ЦП в экологическом пространстве на территории ЦБС. На рис. 3 видно, что все четыре вида находятся в пределах своего экологического диапазона. Условия произрастания *L. rediviva*, *H. helix* и *A. major* полностью соответствуют как геоклиматической, так и эдафической группе факторов. В случае с *A. ursinum* показатель влажности почвы превышает диапазон значений, а показатели минерального богатства, кислотности почвы и криоклиматической морфы находятся на нижнем пределе. Значит, местообитание подобрано неправильно. Данные по точечным шкалам Элленберга подтверждают этот факт (см. рис. 2, б).

Экологические валентности REV и PEV рассчитывали по методу Л. М. Жуковой. На основе этих вычислений определяли коэффициент экологической эффективности (К. ес. eff = (REV/PEV) · 100 %) и индекс экологической толерантности ($It = \sum PEV / \Sigma$) [4, 6].

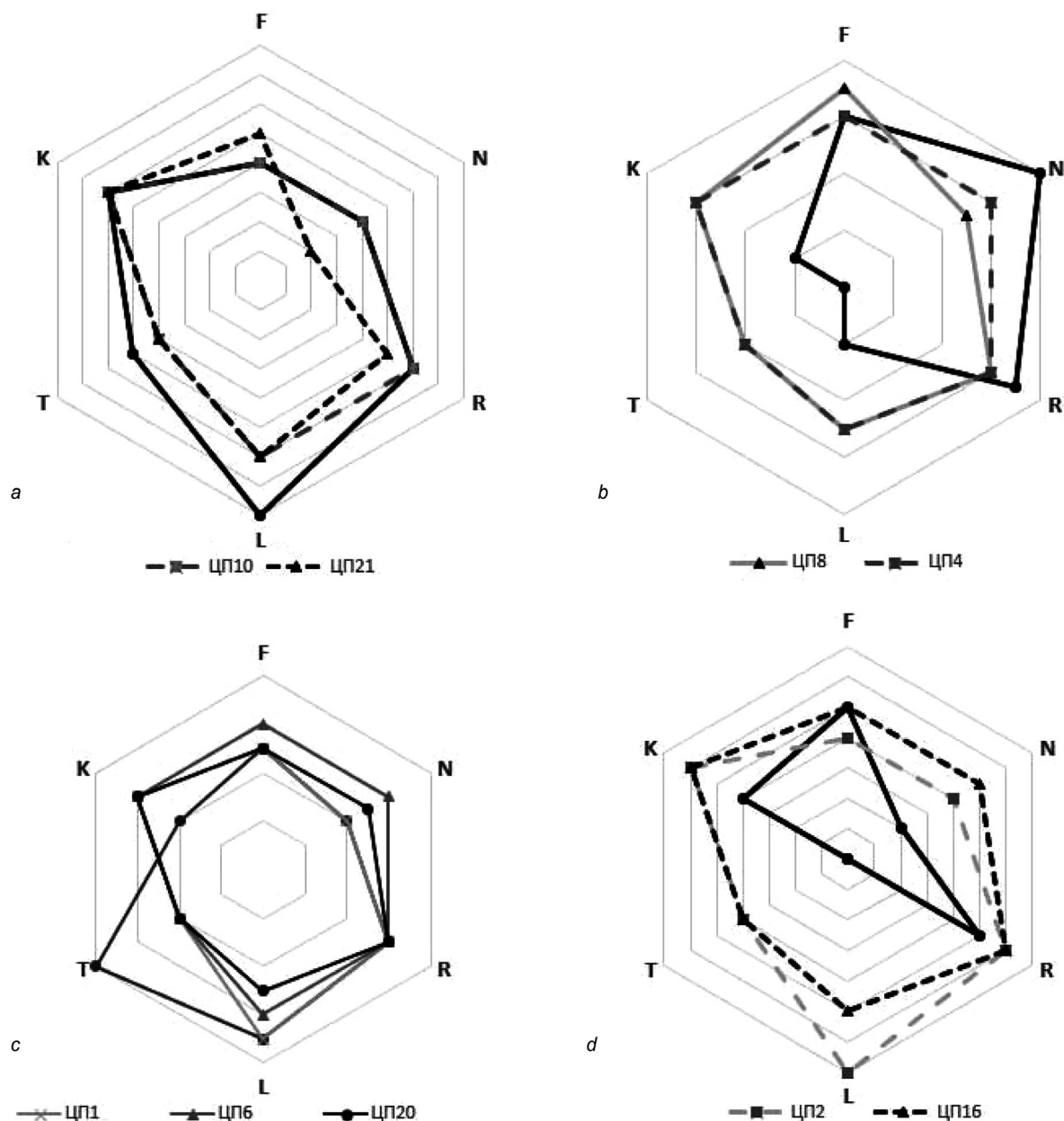


Рис. 2. Экологический оптимум и фактические экологические условия искусственных ценопопуляций в условиях Центрального ботанического сада (по Элленбергу): а – астранция большая (*A. major*); б – лук медвежий (*A. ursinum*); с – лунник оживающий (*L. rediviva*); д – плющ обыкновенный (*H. helix*). Показатели экологической шкалы: F – увлажнение почв, N – насыщенность почв азотом, R – кислотность почв, L – освещенность/затенение, T – термоклимат, K – степень континентальности климата

Fig. 2. Ecological optimum and actual ecological conditions of artificial cenopopulations in the Central Botanical Garden for *Astrantia major* (a), *Allium ursinum* (b), *Hedera helix* (c), *Lunaria rediviva* (d). Ecological indicators: F – soil humidification, N – soil nitrogen content, R – soil acidity, L – illuminance, T – temperature factor, K – continental climate rate

По значению коэффициента экологической валентности установлена чувствительность каждого вида к определенному фактору (табл. 1). Чувствительными можно назвать стеновалентные виды, когда вид занимает менее 1/3 шкалы. Мезовалентными видами занято 2/3 шкалы. Толерантными и устойчивыми к факторам можно назвать эвривалентные, когда вид занимает более 2/3 шкалы. Таким образом, в условиях ЦБС все исследуемые ЦП проявляют стеновалентность к фактору азотообеспеченности почв и криоклимату. *A. major* чувствительна к степени континентальности климата, омброрезиму и солевому режиму. *H. helix* и *L. rediviva* стеновалентны к фактору освещенности и влажности почв.

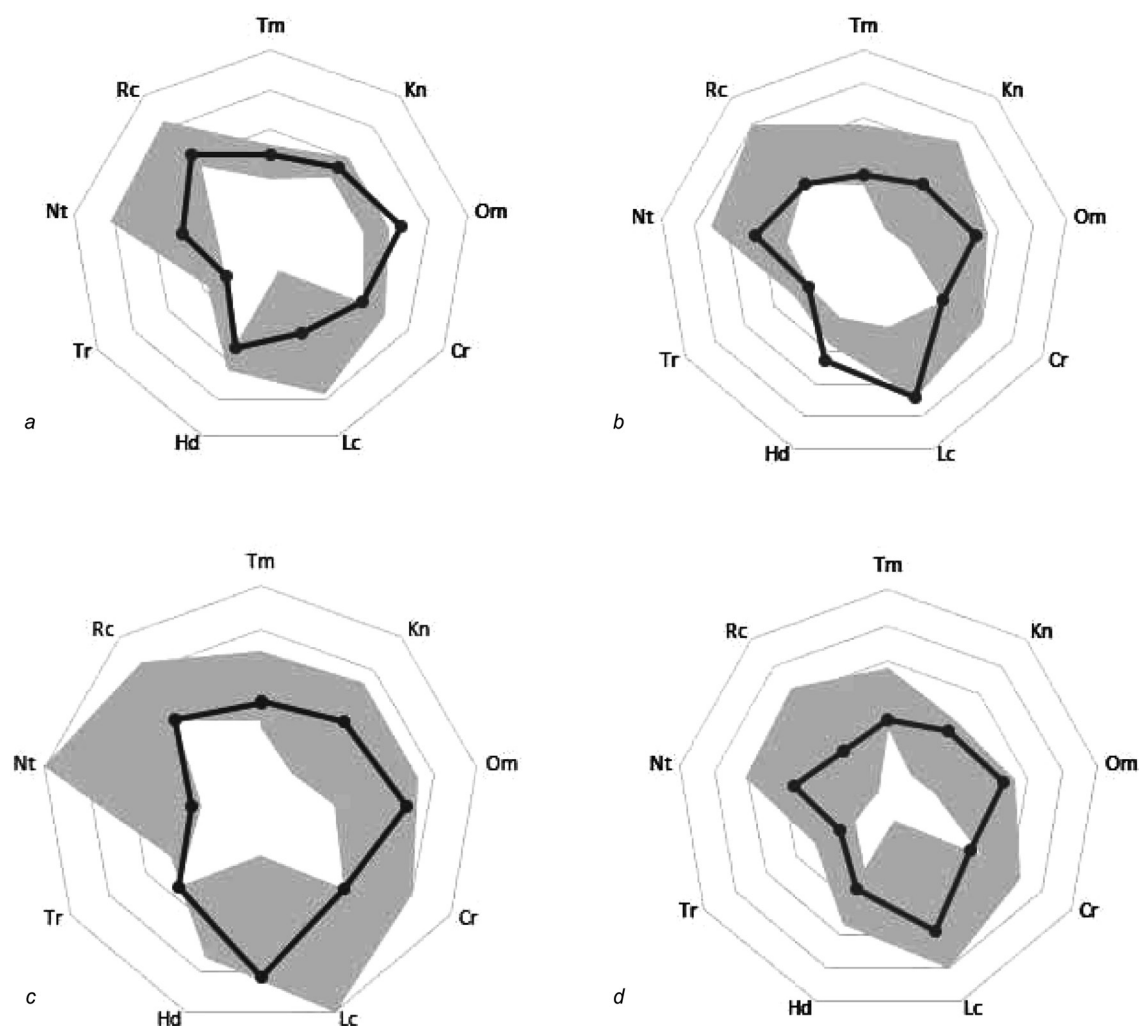


Рис. 3. Потенциальное (□) и фактическое (—) экологическое пространство видов редких растений в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси (по Цыганову): *a* – астранция большая (*A. major*); *b* – лук медвежий (*A. ursinum*); *c* – лунник оживающий (*L. rediviva*); *d* – плющ обыкновенный (*H. helix*). Геоклиматические факторы: Кн – континентальность климата (15 баллов), Сг – криоклимат (15 баллов), Тм – термоклиматическая шкала (17 баллов), Ом – омбросрежим аридность-гумидность (15 баллов), Лс – освещенность (9 баллов). Эдафические факторы: Hd – влажность почв (23 балла), Tr – солевой режим (19 баллов), Rc – кислотность почв (13 баллов), Nt – обеспеченность азотом (11 баллов)

Fig. 3. Potential (□) and implemented (—) ecological conditions for *Astrantia major* (*a*), *Allium ursinum* (*b*), *Hedera helix* (*c*), *Lunaria rediviva* (*d*) in the Central Botanical Garden. Geoclimatic factors: Kn – climate continentality, Cr – crioclimate, Tm – thermoclimate, Om – ombrogenity, aridity and humidity, Lc – illuminance; edaphic factors: Hd – soil humidification, Tr – mineral nutrition, Rc – soil acidity, Nt – soil nitrogen content

Таблица 1. Коэффициент экологической эффективности искусственных ЦП в условиях Центрального ботанического сада НАН Беларуси

Table 1. Ecological efficiency coefficient for the artificial cenopopulations of Belarus rare and endangered species in conditions of the Central Botanical Garden

Вид ЦП	К. ec. eff, %							
	Tm	Kn	Om	Cr	Lc	Hd	Tr	Nt
<i>Astrantia major</i>	0,40	0,15	0,30	0,15	0,43	0,40	0,33	0,14
<i>Allium ursinum</i>	0,70	0,50	0,80	0,25	0,60	0,60	0,66	0,33
<i>Hedera helix</i>	0,70	0,35	0,80	0,25	0,11	0,22	0,50	0,22
<i>Lunaria rediviva</i>	0,70	4,40	0,70	0,25	0,25	0,34	0,41	0,33

Примечание. Экологические факторы: Тм – термоклимат, Кн – континентальность климата, Сг – криоклимат, Ом – омбросрежим, Лс – освещенность, Hd – влажность почв, Tr – солевой режим, Rc – кислотность почв, Nt – обеспеченность азотом.

Расчет степени толерантности к каждому фактору довольно громоздкий. Для оценки отноше- ний вида и среды используется индекс толерантности (It), описывающий отношение вида к ряду факторов [6]. Индекс It определяется по соотношению суммы потенциальных экологических валентностей конкретного вида с числом шкал, с учетом, что вклад каждой шкалы равен единице. Значение этого индекса дает возможность определить группу толерантности (бионтности) вида. При распределении видов по группам толерантности применяли тот же принцип, что и при рас- пределении видов по фракциям экологической валентности. В результате получили следующие показатели валентности и индекса толерантности:

- стеновалентная (СВ) эковалентность и стенобионтная (СБ) толерантность – не более 0,33;
- гемистеновалентная (ГСВ) эковалентность и гемистенобионтная (ГСБ) толерантность – от 0,34 до 0,45;
- мезовалентная (МВ) эковалентность и мезобионтная (МБ) толерантность – от 0,46 до 0,56;
- гемиэвривалентная (ГЭВ) эковалентность и гемиэврибионтная (ГЭБ) толерантность – от 0,57 до 0,66.

Все изученные виды (кроме *L. rediviva* L.) более чувствительны к климатическим факторам и менее чувствительны к эдафическим (табл. 2). Наименьшая пластичность ЦП в условиях ЦБС присуща *A. major*.

Т а б л и ц а 2. Экологическая валентность и толерантность редких и охраняемых видов ЦП Центрального ботанического сада

Table 2. Ecological valency and tolerance of Belarus rare and endangered species in the Central Botanical Garden

Вид	Климатические факторы			Эдафические факторы		
	It клим.	Фракция эковалентности	Группа толерантности	It почв	Фракция эковалентности	Группа толерантности
<i>Astrantia major</i> L.	0,21	СВ	СБ	0,35	ГСВ	ГСБ
<i>Allium ursinum</i> L.	0,49	МВ	МБ	0,38	ГСВ	ГСБ
<i>Hedera helix</i> L.	0,44	ГСВ	ГСБ	0,59	ГЭВ	ГЭБ
<i>Lunaria rediviva</i> L.	0,45	ГСВ	ГСБ	0,40	ГСВ	ГСБ

П р и м е ч а н и е. Фракции эковалентности: СВ – стеновалентная, МВ – мезовалентная, ГСВ – гемистеновалентная, ГЭВ – гемиэвривалентная. Группы толерантности: СБ – стенобионтная, МБ – мезобионтная, МСБ – мезостенобионтная, ГСБ – гемистенобионтная, ГЭБ – гемиэврибионтная.

З а к л ю ч е н и е. Все четыре объекта относятся к редким и охраняемым видам природной флоры Беларуси. Изученные ЦП за время своего существования на территории ЦБС проявили различную степень освоения условий обитания. Экологическое поле ЦБС имеет одинаковые климатические условия, однако все местообитания хоть незначительно, но отличаются по почвенным характеристикам и степени освещенности. В ряде случаев эти факторы оказываются решающими для успешного развития искусственной ЦП.

Показатели потенциальной и реализованной экологической валентности свидетельствуют о том, что на зональном и региональном уровнях лимитирующим для исследованных видов является криоклиматический фактор, ограничивающий распространение видов по растительным зонам, а на локальном – степень азотообеспеченности почв и режим освещенности. Наиболее чувствительный к комплексу факторов вид – астранция большая (*A. major*). Применение амплитудных шкал Цыганова и точечных шкал Элленберга позволяет объективно оценить и обосновать экологическое соответствие растительной экоморфе, выбранной территории для создания модельных полигонов по изучению особенностей развития искусственных ЦП редких и охраняемых видов в условиях *ex situ* и более точно подобрать новые местообитания для стеновалентных видов.

Таким образом, фитоиндикационный анализ дает возможность получить количественную оценку напряженности факторов среды, не требующую проведения дорогостоящих инструментальных измерений, и, как следствие, провести объективный количественный экологический анализ территорий, рассматриваемых как перспективные для репатриации и ренатурализации редких и исчезающих видов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Ellenberg, H. *Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas* / H. Ellenberg. – Gottingen : Verlag Erich Goltze KG, 1974. – 97 S.
2. Цыганов, Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов. – М. : Наука, 1983. – 193 с.
3. Бузук, Г. Н. Регрессионный анализ в фитоиндикации (на примере экологических шкал Д. Н. Цыганова) / Г. Н. Бузук, О. В. Созинов // Ботаника. – Минск, 2009. – Вып. 37. – С. 356–362.
4. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л. А. Жукова [и др.]. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2010. – 368 с.
5. Парфенов, В. И. Редкие и исчезающие виды растений Белоруссии и Литвы / В. И. Парфенов, А. А. Лякавичюс, Н. В. Козловская ; Акад. наук Белорус. ССР, Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича, Акад. наук Литов. ССР, Ин-т ботаники. – Минск : Наука и техника, 1987. – 352 с.
6. Турмухамедова, Н. В. Экологическая характеристика некоторых видов растений / Н. В. Турмухамедова, Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова // Онтогенетический атлас растений. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2013. – Т. 7. – С. 289–296.

References

1. Ellenberg H. *Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas*. Gottingen, Verlag Erich Goltze KG Publ., 1974. 97 p.
2. Tsyganov D. N. Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-broadleaf forests. Moscow, Science, 1983. 193 p. (in Russian).
3. Buzuk G. N., Sozinov O. V. Regression analysis in phytoindication (using the example of environmental scales by D. N. Tsyganov). *Botanika* [Botany], Minsk, 2009, iss. 37, pp. 356–362 (in Russian).
4. Zhukova L. A., Dorogova Iu. A., Turmukhametova N. V., Gavrilova M. N., Polianskaya T. A. *Ecological scales and methods of analysis of ecological diversity of plants*. Yoshkar-Ola, Mariysk State University, 2010. 368 p. (in Russian).
5. Parfenov V. I., Liakavichius A. A., Kozlovskaya N. V. *Rare and endangered species of plants in Belarus and Lithuania*. Academy of Sciences of the Byelorussian SSR, Institute of Experiments. Botany named after V. F. Kuprevich, Academy of Sciences of the Lithuanian SSR, Institute of Botany. Minsk, Science and technology, 1987. 352 p. (in Russian).
6. Turmukhamedova N. V., Zhukova L. A., Dorogova Iu. A. Ecological characteristics of some plant species. *Ontogene-ticheskii atlas rastenii* [Ontogenetic atlas of plants]. Yoshkar-Ola, Mariysk State University, 2013, vol. 7, pp. 289–296 (in Russian).

Информация об авторах

Кручонок Аlesia Владимировна – науч. сотрудник, заведующий Сектором. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: A.Kruchonok@cbg.org.by.

Аношенко Борис Юрьевич – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: B.Anoshenko@cbg.org.by.

Бедуленко Марина Анатольевна – науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: M.Bedulenko@cbg.org.by.

Титок Владимир Владимирович – член-корреспондент, д-р биол. наук, директор. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: V.Titok@cbg.org.by.

Information about the authors

Alesia V. Kruchonok – Researcher, Head of the Sector. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: A.Kruchonok@cbg.org.by.

Boris Yu. Anoshenko – Ph. D. (Biol.), Leading researcher. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: B.Anoshenko@cbg.org.by.

Marina A. Bedulenko – Researcher. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: M.Bedulenko@cbg.org.by.

Vladimir V. Titok – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), director. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: V.Titok@cbg.org.by.

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 582.462:581.522.4

Поступила в редакцию 25.10.2017
Received 25.10.2017

В. И. Торчик, Г. А. Холопук, А. Ф. Келько

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ПЕРСПЕКТИВЫ ИНТРОДУКЦИИ ГИНГГО ДВУЛОПАСТНОГО (*GINKGO BILOBA* L.) В БЕЛАРУСИ

Аннотация. Накопленный опыт интродукции гингго двулопастного (*Ginkgo biloba* L.) свидетельствует о перспективности выращивания его на территории Беларуси. Вид характеризуется достаточно высокой зимостойкостью. Важным показателем адаптации является вступление в стадию плодоношения, что позволяет получать растения местной репродукции.

Оценка роста и развития 17 декоративных форм гингго двулопастного, привлеченных саженцами из питомников Республики Польша, показала, что растения успешно вегетируют, а незначительное (до 10 %) обмерзание побегов отмечается лишь у отдельных культиваров, выращенных в тепличных условиях.

Ключевые слова: гингго двулопастный, интродукция, декоративные формы, фенологическое развитие, прирост побегов

Для цитирования: Торчик, В. И. Перспективы интродукции гингго двулопастного (*Ginkgo biloba* L.) в Беларуси / В. И. Торчик, Г. А. Холопук, А. Ф. Келько // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 27–32.

U. I. Torchyk, G. A. Kholopuk, H. F. Kelko

Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

PROSPECTS OF *GINKGO BILOBA* L. INTRODUCTION IN BELARUS

Abstract. The article summarizes the experience of the introduction of *Ginkgo biloba* L., which testifies to the prospects of its cultivation on the territory of the republic. The species is characterized by a fairly high winter hardiness. An important indicator of adaptation is the entry into the fruiting stage, which allows to obtain plants of local reproduction.

An estimate of the growth and development of 17 ornamental forms of ginkgo, attracted by seedlings from the nurseries of the Republic of Poland, showed that the plants successfully grow, while only a few cultivars grown under greenhouse show a slight (up to 10 %) shoots frost damage.

Keywords: *Ginkgo biloba*, introduction, decorative forms, phenological development, shoot growth.

For citation: Torchyk U. I., Kholopuk G. A., Kelko H. F. Prospects of *Ginkgo biloba* L. introduction in Belarus. *Vesti Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 27–32 (in Russian).

Введение. Гингго двулопастный (*Ginkgo biloba* L.) – единственный современный представитель древнего рода Гингго (*Ginkgo* L.) семейства Гинкговые (*Ginkgoaceae* Engelm.) отдела Голосеменные (*Pinophyta*), естественно произрастающий в Восточном Китае. На родине это двудомные листопадные деревья высотой 30–40 м и диаметром ствола более 4 м. Крона у молодых растений пирамидальная, с возрастом становится округло-яйцевидной или цилиндрической. Для гингго характерно моноподиальное ветвление, а также формирование двух типов побегов – удлиненных и укороченных боковых. Декоративные веерообразные листья до 10 см длиной и 5–8 см шириной расположены на длинных черешках (8–10 см), жилкование дихотомическое. Окраска листьев зеленая, осенью ярко-желтая. На мужских растениях на укороченных побегах весной (до распускания листьев) образуются сережкообразные микростробилы, на женских – мегастробилы в виде вильчато разветвленной ножки, несущей на верхушке два семязачатка. Из одного из семязачатков к осени формируется сливopodobный плод с мясистой ярко-желтой оболочкой и костяноковидным семенем с 2–3 продольными ребрами. Опавшие плоды издают неприятный запах [1, 2].

Гингго является оригинальным растением, которое широко культивируется во многих странах с теплым и умеренно теплым климатом, но довольно редко встречается в культуре в странах

с умеренно-континентальным климатом, в том числе и в Беларуси. Гинкго используют для создания групповых, рядовых и аллеиных посадок, а также в качестве солитеров на газонах в парках, скверах, при закладке бульваров. Существует также множество культиваров вида, различающихся по характеру ветвления, форме и окраске листьев, в том числе плакучие формы, колоновидные, карликовые, пестролистные, со скрученными или рассеченными листьями и др., которые используются для озеленения небольших территорий. Следует отметить также высокую устойчивость растений к загрязнению воздуха дымом и пылью, а также к болезням и вредителям, что делает перспективным использование гинкго в зеленом строительстве городов [3–5].

Цель настоящей работы – обобщить имеющийся опыт и определить перспективы интродукции гинкго двулопастного в Беларуси.

Объекты и методы исследования. Объектами исследования являлись растения гинкго двулопастного, произрастающие на территории Беларуси, а также 17 декоративных форм гинкго, интродуцированных в Центральный ботанический сад НАН Беларуси. Наблюдения за ростом и развитием растений в течение вегетации проводили согласно методике фенологических наблюдений Совета ботанических садов СССР 1975 г. [6], с учетом рекомендаций А. А. Молчанова и В. В. Смирнова [7].

Результаты и их обсуждение. Начало интродукции гинкго двулопастного в Беларуси относится к концу XIX в. Растения в разное время высаживали в парках Бреста, Кобрин (Брестская область), Буда-Кошелево (Гомельская область), Гомеля, Горок (Могилевская область), в парке Красный Берег Жлобинского района (Гомельская область), в Жорновке Осиповичского района (Могилевская область), а также в Лошицком парке и Центральном ботаническом саду НАН Беларуси в Минске [1, 8–14].

Наиболее старый экземпляр гинкго в Беларуси, произраставший в Гомеле, к сожалению, не сохранился – в 1960 г. в возрасте 55 лет он погиб по неизвестным причинам. Высота его составляла 9,5 м. В 1960–1963 гг. инженером А. Я. Ольшанским в партерной части Гомельского дворцово-паркового ансамбля были высажены саженцы гинкго двулопастного, выращенные из семян, полученных в 1954 г. из Нового Афона (Абхазия) [9, 10]. В возрасте 53 лет высота их достигала 9 и 10 м, а диаметр стволов – 54,8 и 55,1 см соответственно [1] (на сегодняшний день их высота составляет 12–15 м, диаметр – 60–65 см). Женское растение характеризуется обильным плодоношением.

В настоящее время один экземпляр гинкго произрастает у административного корпуса Ботанического сада УО «Белорусская государственная ордена Октябрьской революции и ордена Трудового Красного Знамени сельскохозяйственная академия» в г. Горки. Растение многоствольное, диаметр двух более крупных стволов составляет 16,5–17,0 см, двух других – 7–10 см, высота – около 8 м. Второй экземпляр, произраставший в понижении, погиб.

По данным [1], экземпляр *Ginkgo biloba* L., произрастающий в Буда-Кошелево, в аналогичном возрасте имел высоту также около 10 м, а диаметр ствола – 30 см. В Кобрине из большого числа растений гинкго, выращенных из семян, привлеченных в 1939 г. садоводом-любителем Н. И. Кириком из Копенгагена (Дания) [10, 12], на начало 1980-х годов, по данным [1], сохранился один экземпляр, высота которого составляла 2,1 м. В Бресте в Парке культуры и отдыха имеется несколько растений гинкго в возрасте около 30 лет, в Минске возле 4-го учебного корпуса УО «Белорусский государственный технологический университет» – одно растение высотой 13,5 м и диаметром 20 см.

В Центральном ботаническом саду НАН Беларуси успешно произрастает гинкго, интродуцированный в конце 2000-х годов семенами из Батуми (Грузия), а также формованный экземпляр, полученный из одного из европейских питомников.

В 2015–2016 гг. в Центральный ботанический сад было привлечено 17 декоративных форм гинкго двулопастного. Культивары различаются по габитусу, форме, размерам, окраске листьев, плотности ветвления и скорости роста. Ниже приводится их краткая характеристика.

‘Anny’s Dwarf’ – небольшое деревце с компактной округлой кроной. Привитой саженец в возрасте 4 лет имеет высоту и диаметр кроны 40–45 см. Годичный прирост 25–30 см. Листья в основной массе мелкие, более крупные у основания побегов, на длинном черешке, веерообразные, плоские или слегка скрученные на верхушках побегов, со срединным рассечением листовой пластинки.

тинки от 1/3 до 2/3 длины, весной и летом зеленые, осенью золотисто-желтые. Рекомендуется для одиночных и групповых посадок, создания небольших аллей.

‘Baldi’ – небольшой кустарник с достаточно плотной нерегулярной кроной, которая с возрастом становится более округлой. Привитой саженец в возрасте 4 лет имеет высоту кроны 40–45 см и диаметр 50–55 см. Годичный прирост 15–25 см. Листья мелкие, веерообразные, плоские или слегка скрученные, со срединным рассечением листовой пластинки от 1/2 до 2/3 длины, весной и летом темно-зеленые, осенью золотисто-желтые. Рекомендуется для создания каменистых садов, миксбордеров, для одиночных и групповых посадок.

‘Beijing Gold’ – кустарник или небольшое деревце с раскидистой кроной. Привитой саженец в возрасте 4 лет имеет высоту кроны 40–45 см и диаметр 70–80 см. Годичный прирост 20–30 см. Листья средних размеров, веерообразные, плоские или слегка скрученные, без срединного рассечения или с рассечением до 1/3 длины листовой пластинки, ранней весной золотисто-желтые, позднее частично темно-зеленые, частично бело-пестрые вдоль жилок, осенью золотисто-желтые. Рекомендуется для создания каменистых садов, миксбордеров, для одиночных и групповых посадок.

‘Boleslaw Chrobry’ – небольшое дерево с раскидистой асимметричной кроной. Привитой саженец в возрасте 2 лет имеет высоту и диаметр кроны 45–50 см. Годичный прирост 25–30 см. Листья крупные, темно-зеленые, веерообразные, в основном плоские, со слегка гофрированным краем, у основания побегов листовая пластинка без рассечения, на концах побегов со срединным рассечением от 1/2 до 2/3 длины. Рекомендуется для одиночных и групповых посадок, создания японского сада.

‘Chotek’ – карликовая форма с раскидистой асимметричной кроной. Привитой саженец в возрасте 2 лет имеет высоту 45–50 см и диаметр кроны 35–40 см. Годичный прирост 20–30 см. Листья длинные, узкие, плоские, на длинном черешке, у основания побегов без срединного рассечения, на концах с рассечением от 1/3 до 3/4 длины листовой пластинки, весной и летом зеленые, осенью желтые. Рекомендуется для создания каменистых садов, миксбордеров, одиночных и групповых посадок.

‘Jagiello’ – небольшое дерево с раскидистой рыхлой кроной. Привитой саженец в возрасте 2 лет имеет высоту 45–50 см и диаметр кроны 65–70 см. Годичный прирост 30–35 см. Листья средней величины, веерообразные, со срединным рассечением, в основном плоские, слегка скрученные лишь на концах побегов, весной и летом насыщенного зеленого цвета, осенью золотисто-желтые. Рекомендуется для одиночных и групповых посадок, создания японского сада.

‘Jan III Sobieski’ – небольшое дерево с округлой рыхлой кроной. Привитой саженец в возрасте 2 лет имеет высоту 50–55 см и диаметр кроны 45–50 см. Годичный прирост 40–45 см. Листья средней величины, насыщенного зеленого цвета, веерообразные, в основном плоские, на концах побегов немного вытянутые, слегка скрученные, имеют срединное рассечение до 2/3 длины листовой пластинки. Рекомендуется для одиночных и групповых посадок, создания японского сада.

‘Kazimierz Wielki’ – небольшое дерево с зонтикообразной формой кроны. Привитой саженец в возрасте 2 лет имеет высоту 65–70 см и диаметр кроны 40–45 см. Листья средней величины, темно-зеленые, веерообразные, двух видов – без срединного рассечения и с рассечением от 1/3 до 1/2 длины листовой пластинки (первые располагаются в основном у основания побегов, вторые – в средней их части и на концах). Рекомендуется в качестве солитера на газонах, для создания японского сада.

‘Mariken’ – карликовая форма с шаровидной кроной. Привитой саженец в возрасте 2 лет имеет высоту и диаметр кроны 25–30 см. Годичный прирост 10–15 см. Листья мелкие, веерообразные, слегка гофрированные по краю, со срединным рассечением листовой пластинки, летом зеленые, осенью золотисто-желтые. Рекомендуется для создания каменистых садов, миксбордеров, одиночных и групповых посадок.

‘Menhir’ – относительно медленно растущая декоративная форма с узкоколоновидной кроной. Привитой саженец в возрасте 2 лет имеет высоту 70–80 см и диаметр кроны 15–20 см. Ветвление плотное. Побеги отходят от ствола под острым углом. Годичный прирост 30–35 см. Листья средних размеров, веерообразные, со слегка гофрированным краем, двух видов – со срединным рассечением и без него, весной и летом насыщенного сизо-зеленого цвета, осенью золотисто-желтые,

сохраняют цвет достаточно длительное время. Рекомендуется для одиночных и групповых посадок, создания аллей.

‘Mieszko I’ – небольшое дерево с конусовидной, слегка асимметричной нерегулярной кроной. Привитой саженец в возрасте 2 лет имеет высоту кроны 65–70 см и диаметр 35–40 см. Годичный прирост 45–50 см. Листья достаточно крупные, веерообразные, плоские или слегка скрученные на верхушках побегов, двух видов – без срединного рассечения и с глубоким рассечением листовой пластинки, весной и летом зеленые, осенью желтеют. Рекомендуется для одиночных и групповых посадок, создания аллей.

‘Reve Maribo’ – карликовая форма с плотной шаровидной кроной. Привитой саженец в возрасте 2 лет имеет высоту и диаметр кроны около 25 см. Годичный прирост 10–15 см. Листья средней величины, веерообразные, скрученные, со срединным рассечением, желто-пестрые, осенью желтые. Рекомендуется для создания японских садов, миксбордеров, одиночных и групповых посадок.

‘Profesor Lukaszewicz’ – небольшое дерево с раскидистой относительно рыхлой кроной. Привитой саженец в возрасте 2 лет имеет высоту 60–65 см и диаметр кроны 35–40 см. Годичный прирост 30–35 см. Листья мелкие, на длинном черешке, веерообразные, плоские или слегка скрученные, весной и летом зеленые, осенью желтеют, у большинства имеется срединное рассечение листовой пластинки от 1/2 до 2/3 длины. Рекомендуется для одиночных и групповых посадок, создания аллей.

‘Przemyslaw II’ – небольшое дерево с конусовидной, слегка асимметричной относительно рыхлой кроной. Привитой саженец в возрасте 2 лет имеет высоту 75–80 см и диаметр кроны 30–35 см. Побеги мощные, коричневые, с мелкими продольными серыми прожилками. Годичный прирост 50–60 см. Облиственность густая. Листья достаточно крупные, слегка вытянутые, веерообразные, двух видов – со срединным рассечением и без него, в основном плоские, слегка скрученные лишь на концах побегов, весной и летом насыщенного зеленого цвета, осенью золотисто-желтые. Рекомендуется в качестве солитера на газонах, для создания аллей, групповых посадок в парках.

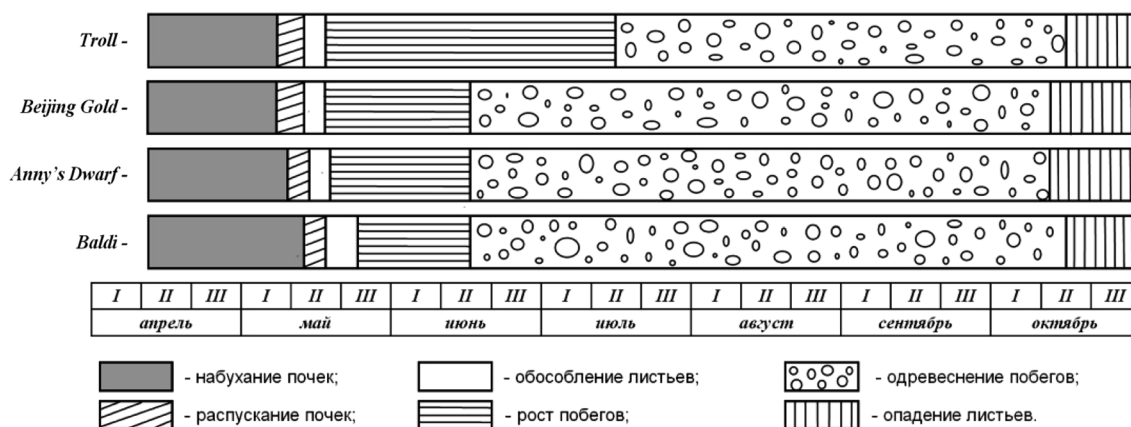
‘Saratoga’ – небольшое дерево с пирамидальной кроной. Привитой саженец в возрасте 2 лет имеет высоту кроны 60–65 см и диаметр 40–45 см. Годичный прирост 30–35 см. Листья достаточно крупные, продолговатые, веерообразные, слегка гофрированные по краю, различной формы, двух видов – без срединного рассечения и с глубоким рассечением листовой пластинки, летом зеленые, осенью желтые. Рекомендуется для одиночных и групповых посадок, создания аллей.

‘Troll’ – карликовая форма с шаровидной плоской кроной. Привитой саженец в возрасте 4 лет имеет высоту кроны 15–20 см и диаметр 40–45 см. Годичный прирост 3,5–5,0 см. Листья мелкие, кожистые, веерообразные, воронковидно закрученные, без срединного рассечения и с глубоким рассечением листовой пластинки, летом темно-зеленые, осенью желтые. Рекомендуется для создания каменистых садов, миксбордеров, одиночных и групповых посадок, бонсай.

‘Wladyslaw Lokietek’ – небольшое дерево с конусовидной, слегка асимметричной нерегулярной кроной. Привитой саженец в возрасте 2 лет имеет высоту кроны 50–55 см и диаметр 30–35 см. Годичный прирост 30–35 см. Листья достаточно крупные, веерообразные, слегка вытянутые, с гофрированным краем, на верхушках побегов скрученные, в основном с глубоким срединным рассечением, иногда без него, летом зеленые, осенью желтые. Рекомендуется для одиночных и групповых посадок, создания аллей.

Особенности сезонного роста и развития декоративных форм в местных условиях можно проследить на примере отдельных культиваров (см. рисунок).

Так, набухание почек у всех культиваров отмечалось одновременно в начале второй декады апреля, однако дальнейшее сезонное развитие несколько отличалось. Распускание почек у форм ‘Beijing Gold’ и ‘Troll’ наблюдалось в конце первой декады мая, что на 2 дня раньше, чем у ‘Anny’s Dwarf’, и на 4 дня раньше, чем у ‘Baldi’. У ‘Baldi’ позже на 5 дней, чем у других форм, происходило также обособление листьев, которое наступало в конце второй декады мая, тогда как у остальных культиваров – в ее начале. Рост побегов у ‘Anny’s Dwarf’, ‘Beijing Gold’ и ‘Troll’ начинался одновременно – во второй декаде мая, через 5 дней после начала обособления листьев, у ‘Baldi’ – через 7 дней, в третьей декаде мая. Рост побегов у ‘Anny’s Dwarf’, ‘Baldi’ и ‘Beijing Gold’ продолжался до середины июня, после чего начиналось одревеснение побегов. Более продолжительным



Феноспектр развития некоторых культиваров *Ginkgo biloba* L.

Phenospectrum of some *Ginkgo biloba* L. cultivars development

ростом отличалась карликовая форма ‘Troll’, одревеснение побегов у которой начиналось во второй декаде июля – на месяц позже, чем у остальных. Листопад у всех культиваров наступал в середине октября. Таким образом, растения прошли все этапы фенологического развития. Продолжительность вегетации и средняя величина прироста приведены в таблице.

Результаты наблюдений за зимостойкостью декоративных форм *Ginkgo biloba* L., проведенных в зимние периоды 2015–2016 и 2016–2017 гг., свидетельствовали

о высокой их зимостойкости. Обмерзание невызревшего прироста побегов отмечалось лишь у культиваров, которые в течение вегетационного периода выращивались в условиях теплицы (‘Anny’s Dwarf’, ‘Baldi’, ‘Beijing Gold’ и ‘Troll’), однако это не сказывалось на декоративности растений.

Заключение. Таким образом, накопленный положительный многолетний опыт культивирования гинкго двулопастного в Беларуси свидетельствует о перспективности его выращивания в республике. Вид характеризуется достаточно высокой зимостойкостью (например, по данным А. Т. Федорука, в одну из наиболее суровых зим при температуре –34,5 °С наблюдалось лишь обмерзание годичных побегов). Важным показателем адаптации вида является вступление в стадию плодоношения, что позволяет получать растения местной репродукции.

Оценка роста и развития 17 декоративных форм гинкго двулопастного, привлеченных саженцами из питомников Республики Польша, показала, что растения успешно вегетируют, незначительное (до 10 %) обмерзание побегов отмечается лишь у отдельных культиваров, выращенных в тепличных условиях.

Продолжительность вегетации и прирост побегов культиваров *Ginkgo biloba* L.

Duration of vegetation and shoot growth of *Ginkgo biloba* L. cultivars

Культивар	Продолжительность вегетации, дни	Прирост, см
‘Anny’s Dwarf’	185	25,5 ± 1,4
‘Baldi’	187	22,4 ± 0,4
‘Beijing Gold’	185	34,4 ± 2,3
‘Troll’	187	3,7 ± 0,3

Список использованных источников

1. Флора Беларуси. Сосудистые растения: в 6 т. / под общ. ред. В. И. Парфенова. – Минск : Беларус. навука, 2009–2013. – Т. 1: Lycopodiophyta. Equisetophyta. Polypodiophyta. Ginkgophyta. Pinophyta. Gnetophyta / Р. Ю. Блажевич [и др.]. – 2009. – 199 с.
2. Biology and Chemistry of *Ginkgo biloba* / B. Singh [et al.] // Fitoterapia. – 2008. – Vol. 79, N 6. – P. 401–418.
3. Major, R. T. The Ginkgo the most ancient living tree / R. T. Major // Science. – 1967. – Vol. 157, N 3794. – P. 1270–1273.
4. Антипов, В. Г. Устойчивость древесных растений к промышленным газам / В. Г. Антипов. – Минск : Наука и техника, 1979. – 216 с.
5. Остапюк, В. М. Перспективы использования *Ginkgo biloba* L. в городском озеленении Украины / В. М. Остапюк // Проблемы современной дендрологии : материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения чл.-кор. АН СССР П. И. Лапина, Москва, 30 июня–2 июля 2009 г. / Гл. ботан. сад им. Н. В. Цицина РАН ; отв. ред. А. С. Демидов. – М., 2009. – С. 488–490.
6. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР / Акад. наук СССР, Совет ботан. садов СССР ; отв. ред. П. И. Лапин. – М. : Гл. ботан. сад Акад. наук СССР, 1975. – 27 с.

7. Молчанов, А. А. Методика изучения прироста древесных растений / А. А. Молчанов, В. В. Смирнов. – М. : Наука, 1967. – 100 с.
8. Антипов, В. Г. Декоративная дендрология / В. Г. Антипов. – М. : Дизайн ПРО, 2000. – 280 с.
9. Федорук, А. Т. Интродуцированные деревья и кустарники западной части Белоруссии / А. Т. Федорук. – Минск : Изд-во Белорус. гос. ун-та им. В. И. Ленина, 1972. – 192 с.
10. Федорук, А. Т. Древесные растения садов и парков Белоруссии / А. Т. Федорук. – Минск : Наука и техника, 1980. – 208 с.
11. Федорук, А. Т. Садово-парковое искусство Беларуси / А. Т. Федорук. – Минск : Ураджай, 1989. – 247 с.
12. Энциклопедия природы Беларуси: у 5 т. / рэдкал. : І. П. Шамякін (гал. рэд.) [і інш.]. – Мінск : БелСЭ, 1983–1986. – Т. 2: Гатня–Катынь. – 1983. – 522 с.
13. Георгиевский, С. Д. Древесные и кустарниковые породы, произрастающие в Белоруссии / С. Д. Георгиевский // Зап. Ин-та сельск. хоз-ва. – 1925. – № 6. – С. 137–160.
14. Георгиевский, С. Д. Иноземные древесные породы в Беларуси / С. Д. Георгиевский // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1931. – Т. 27, вып. 3. – С. 297–407.

References

1. Blazhevich R. Y., Dmitrieva S. A., Pafenov V. I., Yakovleva I. M., Semerenko L. V., Tret'yakov D. I., Dubovik D. V., Skuratovich A. N., Rykovskii G. F., Dzhus M. A., Tikhomirov V. N., Kolesnikova M. P. *Flora of Belarus. Vascular Plants*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2009, vol. 1. 199 p. (in Russian).
2. Singh B., Kaur P., Gopichand, Singh R. D., Ahuja P. S. Biology and Chemistry of *Ginkgo biloba*. *Fitoterapia*, 2008, vol. 79, no. 6, pp. 401–418. DOI: 10.1016/j.fitote.2008.05.007
3. Major R. T. The Ginkgo the most ancient living tree. *Science*, 1967, vol. 157, no. 3794, pp. 1270–1273. DOI: 10.1126/science.157.3794.1270
4. Antipov V. G. *Stability of woody plants to industrial gases*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1979. 216 p. (in Russian).
5. Ostap'yuk V. M. Prospects for using *Ginkgo biloba* L. in urban landscaping of Ukraine. Problemy sovremennoi dendrologii: materialy mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 100-letiyu so dnya rozhdeniya chlen-korrespondenta AN SSSR P. I. Lapina (30 iyunya–2 iyulya 2009 g., Moskva) [Problems of Modern Dendrology: proceedings of International scientific conference (Moscow, June 30–July 2, 2009)]. Moscow, 2009, pp. 488–490 (in Russian).
6. *The methodology of phenological observations in the botanical gardens of the USSR*. Moscow, The main botanical garden of the USSR Academy of Sciences Publ., 1975. 27 p. (in Russian).
7. Molchanov A. A., Smirnov V. V. *Method of studying the growth of woody plants*. Moscow, Nauka Publ., 1967. 100 p. (in Russian).
8. Antipov V. G. *Decorative dendrology*. Moscow, Design PRO Publ., 2000. 280 p. (in Russian).
9. Fedoruk A. T. *Introduced trees and shrubs of the western part of Belarus*. Minsk, Belarussian State University named after V. I. Lenin Publ., 1972. 192 p. (in Russian).
10. Fedoruk A. T. *Woody plants of gardens and parks of Belarus*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1980. 208 p. (in Russian).
11. Fedoruk A. T. *Garden and park art of Belarus*. Minsk, Uradzhay Publ., 1989. 247 p. (in Russian).
12. Shamyakin I. P. (ed.). *Encyclopedia of Nature of Belarus*. Minsk, Belarussian Soviet Encyclopedia Publ., 1983, vol. 1. 522 p. (in Russian).
13. Georgiyevskii S. D. Wood and shrub species growing in Belarus. *Zapiski Instituta sel'skogo khozyaistva* [Notes of the Institute of Agriculture], 1925, no. 6, pp. 137–160 (in Russian).
14. Georgiyevskii S. D. Foreign wood species in Belarus. *Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii* [Proceedings of Applied Botany, Genetics and Breeding], 1931, vol. 27, Iss. 3, pp. 297–407 (in Russian).

Информация об авторах

Торчик Владимир Иванович – член-корреспондент, д-р биол. наук, заведующий лабораторией. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: dendro@tut.by.

Холопук Геннадий Анатольевич – канд. с.-х. наук, ст. науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: gax.forestbat@gmail.com.

Келько Анна Федоровна – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: anna.kelko@inbox.ru.

Information about the authors

Uladzimir I. Torchyk – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Head of the Laboratory. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Sarganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: dendro@tut.by.

Gennadiy A. Kholopuk – Ph. D. (Agric.), Senior researcher. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Sarganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: gax.forestbat@gmail.com.

Hanna F. Kelko – Ph. D. (Biol.), Researcher. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Sarganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: anna.kelko@inbox.ru.

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 635.21:575.222.73:577.21:631.527.3:632.938.1:575.153

Поступила в редакцию 12.10.2017

Received 12.10.2017

Ю. В. Полюхович, В. И. Лукша, Е. В. Воронкова, О. Н. Гукасян, А. П. Ермишин

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

**ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЦИТОПЛАЗМ
ДИКОГО АЛЛОТЕТРАПЛОИДНОГО ВИДА
КАРТОФЕЛЯ *SOLANUM STOLONIFERUM* В РЕШЕНИИ ПРОБЛЕМЫ
МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ**

Аннотация. Известно, что из-за односторонней несовместимости ценный для селекции дикий аллотетраплоидный вид картофеля *S. stoloniferum* может использоваться в скрещиваниях с культурным картофелем только в качестве материнской формы. Однако с цитоплазмой W/γ дикого вида связана мужская стерильность сортов картофеля, что ограничивает их использование в селекции.

Изучение разнообразия генетических типов цитоплазм коллекции из 26 образцов *S. Stoloniferum* показало, что генный пул этого дикого вида наряду с цитоплазмой W/γ представлен цитоплазмами W/α, D/α, D/γ и редким типом цитоплазмы, который не укладывается в имеющуюся классификацию. Предполагается, что при обнаружении в генетическом пуле этого вида образцов с отличной от W/γ цитоплазмой могут быть получены межвидовые гибриды, на основе которых возможно выведение мужски фертильных сортов картофеля.

Ключевые слова: картофель, *Solanum stoloniferum*, ДНК-маркеры, цитоплазматическая мужская стерильность

Для цитирования: Генетическое разнообразие цитоплазм дикого аллотетраплоидного вида картофеля *Solanum stoloniferum* в решении проблемы мужской стерильности межвидовых гибридов / Ю. В. Полюхович [и др.] // Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 33–38.

Yu. V. Polyukhovich, V. I. Luksha, E. V. Voronkova, O. N. Gukasian, A. P. Yermishin

Institute of Genetic and Cytology of the National Academy of Science of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

**EVALUATION OF CYTOPLASMIC GENETIC DIVERSITY OF WILD ALLOTETRAPLOID
POTATO SPECIES *SOLANUM STOLONIFERUM* IN CONNECTION
WITH THE PROBLEM OF MALE STERILITY OF INTERSPECIFIC HYBRIDS**

Abstract. Valuable for breeding wild allotetraploid potato species *S. stoloniferum* can be only used as a female in crosses with cultivated potatoes. However, male sterility of potato varieties is associated with W/γ cytoplasm of the wild species that limits their use in breeding.

The collection of 26 accessions of *S. stoloniferum* was studied to evaluate the cytoplasmic genetic diversity. It has been revealed that W/α, D/α, D/γ cytoplasm as well as rare type of cytoplasm that does not fit to existing nomenclature are present in genic pool of the species along with W/γ cytoplasm. It is believed that discovery of *S. stoloniferum* accessions with cytoplasm different from W/γ makes it possible to produce interspecific hybrids that can be used for breeding male fertile potato varieties.

Keywords: potato, *Solanum stoloniferum*, DNA-markers, cytoplasmic male sterility

For citation: Polyukhovich Yu. V., Luksha V. I., Voronkova E. V., Gukasian O. N., Yermishin A. P. Evaluation of cytoplasmic genetic diversity of wild allotetraploid potato species *Solanum stoloniferum* in connection with the problem of male sterility of interspecific hybrids. *Vesti Natsyonal'noi akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 33–38 (in Russian).

Введение. Дикий аллотетраплоидный вид картофеля *S. stoloniferum* является источником ряда ценных генов, которые представляют значительный интерес для селекции на устойчивость к широкому кругу заболеваний и вредителей, а также к неблагоприятным абиотическим факторам среды [1–4]. Однако этот вид сравнительно редко используется в селекции, так как практически не скрещивается с культурным картофелем *S. tuberosum*. Одним из факторов, которые затрудняют гибридизацию с *S. stoloniferum*, является односторонняя несовместимость, при которой гибридные семена удается получить при использовании в качестве материнской формы дикого вида, а обратные скрещивания оказываются неудачными [5, 6]. В случае успешной интрогрессии ценных генов аллотетраплоидного вида в селекционный материал получают сорта картофеля, для которых характерна мужская стерильность, связанная с цитоплазмой дикого вида W/γ [2, 7, 8]. Это существенно ограничивает их применение в селекции, так как позволяет использовать их

только в качестве материнских форм. Увеличение доли сортов картофеля с цитоплазматической мужской стерильностью вызывает беспокойство у селекционеров, так как может привести к значительному сужению выбора эффективных опылителей [9].

К. Adivilaga, С. Brown [10] предложили способ получения гибридов с участием *S. stoloniferum*, имеющих цитоплазму культурного картофеля. Способ основан на использовании в качестве опылителей в скрещиваниях с сортами культурного картофеля так называемых трипландроидов – триплоидных межвидовых гибридов, образующих фертильную нередуцированную пыльцу. В результате получают пентаплоидные гибриды, которые можно беккроссировать культурным картофелем, используя их в качестве материнских форм. Эффективность данного метода низкая, что связано с небольшой частотой образования $2n$ пыльцы у аллотетраплоидных видов. Поэтому сложно ожидать появления трипландроидов в потомстве определенных образцов дикого вида, представляющих интерес для селекции.

Предложенное нами решение этой проблемы основано на использовании в качестве материнских форм в скрещиваниях с *S. stoloniferum* оригинальных диплоидных SvSv-линий. Последние представляют собой диплоидные линии *S. tuberosum*, у которых S-ген презиготной самонесовместимости культурного картофеля (*St*) замещен на ген Sv от самосовместимого дикого диплоидного вида картофеля *S. verrucosum*. Благодаря этому они не образуют пестичных S-РНКаз, останавливающих рост пыльцевых трубок, и имеют те же возможности для использования в качестве посредников для преодоления презиготной несовместимости, что и *S. verrucosum* [11]. SvSv-линии имеют высокую функциональную фертильность пыльцы (ФФП) и цитоплазму типа D/γ. С их помощью были получены триплоидные гибриды с *S. stoloniferum*. В результате митотического удвоения хромосом у этих гибридов получены гексаплоидные линии, образующие пыльцу с высокой функциональной фертильностью, которые скрещиваются с сортами культурного картофеля. К недостаткам метода следует отнести невысокий выход межвидовых гибридов из-за низкой всхожести гибридных семян (1–2 %) [12].

Цель настоящего исследования – изучить разнообразие генетических типов цитоплазм коллекции образцов дикого аллотетраплоидного вида картофеля *S. Stoloniferum*. Предполагается, что при обнаружении в генетическом пуле этого вида образцов с отличной от W/γ цитоплазмой могут быть получены межвидовые гибриды, на основе которых возможно выведение мужски фертильных сортов картофеля.

Материалы и методы исследования. В качестве материала исследования использовали 26 образцов дикого аллотетраплоидного вида картофеля *S. stoloniferum*, семена которого получены из United States Potato Genebank NRSP 6). В качестве положительных контролей диких и культурных видов (доноров цитоплазм определенного типа) использовали *S. demissum* линий 68-9, 31-41, 31-36 (получены в виде пробирочных растений из НИЦ НАН Беларуси по картофелеводству и плодоовощеводству) и сорта *S. tuberosum* Лазурит, Adora, Блакит, Невский (тип D), *S. phureja* линии- гаплопродюсеры Ivp35, Ivp48 [13] (получены в виде пробирочных растений из NRSP 6), линия 63-2 (получена в виде пробирочных растений из НИЦ НАН Беларуси по картофелеводству и плодоовощеводству) (тип P), сорта *S. tuberosum* Прамень, Аксамит, Liu (тип T).

Оценку ФФП определяли путем подсчета частоты прорастания пыльцевых зерен за 2 ч при 25 °С на искусственной питательной среде по методике, предложенной в работе [14]. ДНК выделяли из листьев с использованием наборов DNA purification Kit производства фирмы Thermo Scientific (ЕС) в соответствии с рекомендациями производителя и некоторыми модификациями, позволяющими увеличить выход и качество тотальной ДНК картофеля. Амплификацию ДНК осуществляли на автоматическом программируемом термоциклере GenAmp System 2700 фирмы PE Applied Biosystems (США). Тип цитоплазмы у образцов *S. stoloniferum* определяли по методике, приведенной в работе [15]. Олигонуклеотидные последовательности для идентификации соответствующих маркеров хлоропластов и митохондрий синтезированы в ОДО «Праймтех» (г. Минск, Беларусь).

Результаты и их обсуждение. Как видно из таблицы, растения большинства изученных образцов *S. stoloniferum* в условиях Беларуси (растения выращивались при естественном освещении в летний период 2013 г. в теплице) были способны формировать пыльцу с высокой функциональной фертильностью. Оценка ФФП 24 образцов выявила два стерильных образца и три с пони-

Типы цитоплазмы образцов дикого аллотетраплоидного вида картофеля *S. stoloniferum*
Type of cytoplasm wild allotetraploid potato species *S. stoloniferum*

Образец <i>S. stoloniferum</i>	ФФП, %	Маркер и его позиция					Тип цитоплазмы
		T	D	A	Sac	ALM	
PI 160224	0	1	0	2	2	α	W/ α
PI 160226	10	1	0	2	2	α	W/ α
PI 160372	25	1	0	2	2	α	W/ α
PI 201855	–	1	0	2	2	α	W/ α
PI 205510	10	1	0	2	2	α	W/ α
PI 230477	7	1	0	2	2	α	W/ α
PI 230490	20	1	0	2	2	α	W/ α
PI 230557	15	1	0	2	2	α	W/ α
PI 239411	50	1	0	2	2	α	W/ α
PI 243458	7	1	0	2	2	α	W/ α
PI 275252	90	1	0	2	2	α	W/ α
PI 310964	30	1	0	2	2	α	W/ α
PI 473534	50	1	0	2	2	α	W/ α
PI 186544	50	1	0	2	2	γ	W/ γ
PI 205522	50	1	0	2	2	γ	W/ γ
PI 310980	20	1	0	2	2	γ	W/ γ
PI 653763	20	1	0	2	2	γ	W/ γ
PI 201849	50	1	1	2	2	α	D/ α
PI 498287	50	1	1	2	2	α	D/ α
PI 586948	0	1	1	2	2	α	D/ α
PI 595472	20	1	1	2	2	α	D/ α
PI 160225	–	1	1	2	2	γ	D/ γ
PI 195164	70	1	1	2	2	γ	D/ γ
PI 195167	7	1	1	2	2	γ	D/ γ
PI 161152	20	1, 3	0	2	2	α	W(T)/ α
PI 558462	–	1, 3	0	2	2	α	W(T)/ α
Контроли типов цитоплазмы:							
<i>S. demissum</i> (D)		1	1	2	2	γ	D/ γ
<i>S. tuberosum</i> (D)		1	1	2	2	γ	D/ γ
<i>S. tuberosum</i> (T)		3	0	2	2	β	T/ β

женной ФФП (5–7 %), у остальных ФФП составляла более 10 %. Наш опыт показывает, что ФФП более 10 % обеспечивает, как правило, положительные результаты при внутривидовой и межвидовой гибридизации картофеля (при отсутствии генетически детерминированных пре- и постзиготных барьеров скрещиваемости).

Выявлено 5 типов цитоплазмы у изученных образцов. У 13 (50 %) из них обнаружена цитоплазма W/ α , у 4 (15,4 %) – W/ γ , у 7 (26,9 %) – D-тип цитоплазмы (4 D/ α и 3 D/ γ). Еще два образца имели тип цитоплазмы, который не укладывается в имеющуюся классификацию: в отличие от типа W/ α у них при амплификации с маркером T детектировалась дополнительная полоса в позиции 3, характерная для цитоплазмы T-типа (*S. tuberosum*). Зависимость уровня ФФП от типа цитоплазмы не прослеживалась (см. таблицу).

T. Hosaka, R. Sanetomo [15] предложили номенклатуру генетических типов цитоплазм картофеля, основанную на результатах ПЦР-анализа с применением 5 маркеров хлоропластной и 1 маркера митохондриальной ДНК изучаемых образцов. С помощью этой методики проведено изучение больших коллекций сортов картофеля [16]. Выделено 6 основных типов цитоплазм картофеля: T/ β , характерный для *S. tuberosum*, а также A, M, P, D и W/ γ , интрогрессированные от примитивных культурных и диких видов картофеля. Показано наличие значительной доли сортов, имеющих цитоплазму D-типа, унаследованную от дикого гексаплоидного вида *S. demissum*, с которой связывают пониженную ФФП, а также цитоплазму типа W/ γ , унаследованную от аллотетраплоидного дикого вида *S. stoloniferum*, которая коррелирует с мужской стерильностью.

Сорта картофеля с цитоплазмой типа W/γ, как правило, мужски стерильны. Однако представленные в нашей коллекции 4 образца *S. stoloniferum* с этой цитоплазмой отличались сравнительно высоким уровнем ФФП. Очевидно, фертильность межвидовых гибридов на этой цитоплазме зависит от доли генома дикого вида: чем она выше, тем выше фертильность. Его замещение на геном культурного картофеля, по-видимому, приводит к мужской стерильности (генно-цитоплазматическая мужская стерильность является результатом взаимодействия ядерных генов культурного картофеля и цитоплазматических генов дикого вида). Поэтому образцы *S. stoloniferum* с цитоплазмой W/γ нежелательно использовать в селекции. Это же, по-видимому, относится и к образцам с цитоплазмой W/α. По нашим данным, происходящие от *S. stoloniferum* мужски стерильные сорта картофеля Assia, Heidrun и Pirola имели цитоплазму типа W/α.

В качестве альтернативы представляют интерес образцы *S. stoloniferum* с цитоплазмой D-типа. Хотя считается, что сорта картофеля с этой цитоплазмой мужски стерильны из-за пониженной ФФП [17], имеется достаточно много исключений. Так, по нашим данным, высокофертильные сорта картофеля Манифест и Чародей имеют цитоплазму D/γ. Такая же цитоплазма у фертильных SvSv-линий, происходящих от сорта Nortena. Полученные нами [18] диплоидные гибриды на основе линии 37-2 дикого аллотетраплоидного вида картофеля *S. fendleri*, родственного *S. stoloniferum* (из коллекции НПЦ НАН Беларуси по картофелеводству и плодоовощеводству), и их беккросное потомство обладали высокой мужской фертильностью. Для них также характерна цитоплазма D-типа (D/α). Используя в качестве материнских форм эту линию *S. fendleri* или выявленные образцы *S. stoloniferum* с цитоплазмой D-типа в скрещиваниях с образцами этого дикого вида, представляющими интерес для селекции, можно получить гибриды, с помощью которых можно осуществлять интрогрессию в селекционный материал ценного генофонда *S. stoloniferum*, получая мужски фертильные межвидовые гибриды.

По-видимому, для аналогичного решения проблемы мужской стерильности межвидовых гибридов можно использовать также образцы *S. stoloniferum* PI 161152 и PI 558462 с цитоплазмой, имеющей признаки T-типа, характерного для *S. tuberosum*. По нашим данным, высокую ФФП имели сорта картофеля с цитоплазмой T/β: Бриз, Свитанок Киевский, Arnika, Katahdin, Lemhi Russet, Lyra, Quarta, Taifun и др. Цитоплазма указанных образцов *S. stoloniferum* несколько отличается по набору маркеров от цитоплазмы T/β. Поэтому вопрос об их пригодности для получения мужски фертильных межвидовых гибридов требует дополнительного изучения.

Заключение. Таким образом, в изученной коллекции образцов дикого аллотетраплоидного вида картофеля *S. stoloniferum* представлено 5 типов цитоплазмы. Выявлены образцы с цитоплазмой D-типа (D/α и D/γ), для которых описаны случаи получения мужски фертильных межвидовых гибридов. Очевидно, использование в селекции этих образцов или гибридов на их основе (при получении которых они использованы в качестве материнских форм) позволит получать межвидовые гибриды с *S. tuberosum*, обладающие мужской фертильностью.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (грант БРФФИ-РФФИ Б16Р-103).

Acknowledgements. The work was supported by the Belarusian Republican Foundation for Basic Research (grant BRFFR-RFBR B16R-103).

Список использованных источников

1. Ortiz, R. Potato breeding via ploidy manipulation / R. Ortiz // Plant Breeding Rev. – 1998. – Vol. 16. – P. 15–86.
2. Росс, Х. Селекция картофеля. Проблемы и перспективы : пер. с англ. / Х. Росс ; пер. с англ. В. А. Лебедева ; ред. И. М. Яшина. – М. : Агропромиздат, 1989. – 183 с.
3. Swiezynski, K. M. Resistance to the potato leafroll virus (PLRV) in diploid potatoes / K. M. Swiezynski, M. A. Dziewonska, K. Ostrowska // Plant Breeding. – 1989. – Vol. 103, N 3. – P. 221–227.
4. Conservation, evaluation and use in breeding of potato genetic diversity at the N. I. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR) / S. D. Kiru [et al.] // Potato production and innovative technologies / ed. : A. S. Haverkort, B. V. Anisimov. – Wageningen, 2007. – P. 353–363.
5. Jackson, S. A. Crossability between cultivated and wild tuber- and non-tuber-bearing *Solanums* / S. A. Jackson, R. E. Jr. Hanneman // Euphytica. – 1999. – Vol. 109, N 1. – P. 51–67.
6. Hayes, R. J. Unilateral and bilateral hybridization barriers in inter-series crosses of 4x 2EBN *Solanum stoloniferum*, *S. pinnatisectum*, *S. cardiophyllum* and 2x 2EBN *S. tuberosum* haploids and haploid-species hybrids / R. J. Hayes, I. I. Dinu, C. A. Thill // Sexual Plant Reproduction. – 2005. – Vol. 17, N 6. – P. 303–311.

7. Molecular markers for cytoplasm in potato: male sterility and contribution of different plastid-mitochondrial configurations to starch production / A. Lössl [et al.] // *Euphytica*. – 2000. – Vol. 116, N 3. – P. 221–230.
8. Song, Y.-S. Development of STS markers for selection of extreme resistance (Ry sto) to PVY and maternal pedigree analysis of extremely resistant cultivars / Y.-S. Song, A. Schwarzfischer // *Amer. J. of Potato Research*. – 2008. – Vol. 85, N 2. – P. 159–170.
9. An extreme cytoplasmic bottleneck in the modern European cultivated potato (*Solanum tuberosum*) is not reflected in decreased levels of nuclear diversity / J. Provan [et al.] // *Proc. of the Royal Society. Ser. B: Biological Sciences*. – 1999. – Vol. 266, N 1419. – P. 633–639.
10. Adiwilaga, K. D. Use of 2n pollen-producing triploid hybrids to introduce tetraploid Mexican wild species germ plasm to cultivated tetraploid potato gene pool / K. D. Adiwilaga, C. R. Brown // *Theoretical and Appl. Genetics*. – 1991. – Vol. 81, N 5. – P. 645–652.
11. Создание линий-посредников для преодоления межвидовой несовместимости у картофеля / Ю. В. Полюхович [и др.] // *Вес. Нац. Акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук*. – 2010. – № 2. – С. 51–58.
12. Использование *Solanum verrucosum* и Sv-линий для преодоления односторонней несовместимости при вовлечении в селекцию дикого аллотетраплоидного вида картофеля *S. stoloniferum* / А. В. Левый [и др.] // *Проблемы систематики и селекции картофеля: тез. докл. Междунар. науч. конф., посвящ. 125-летию со дня рожд. С. М. Букасова (Санкт-Петербург, 3–5 авг. 2016 г.) / Федер. Исслед. центр Всерос. ин-та генет. ресурсов растений им. Н. И. Вавилова, Вавил. о-во генетиков и селекционеров*. – СПб., 2016. – С. 69–70.
13. Hermesen, J. G. Th. Selection from *Solanum tuberosum* group *Phureja* of genotypes combining high frequency haploid formation with homozygosity for embryo-spot / J. G. Th. Hermesen, J. Verdenius // *Euphytica*. – 1973. – Vol. 22, N 2. – P. 244–259.
14. Pallais, N. Research on the physiology of potato sexual seed production / N. Pallais, N. Fong, D. Berrios // *Innovative methods for propagating potatoes : report of the 28 planning conf., 1984, Lima / Intern. Potato Center*. – Lima, 1984. – P. 149–168.
15. Hosaka, K. Development of a rapid identification method for potato cytoplasm and its use for evaluating Japanese collections / K. Hosaka, R. Sanetomo // *Theoretical and Appl. Genetics*. – 2012. – Vol. 125, N 6. – P. 1237–1251.
16. Sanetomo, R. Cytoplasmic genome types of European potatoes and their effects on complex agronomic traits / R. Sanetomo, C. Gebhardt // *BMC Plant Biol*. – 2015. – Vol. 15, N 1. – P. 162.
17. Dionne, L. A. Cytoplasmic sterility in derivatives of *Solanum demissum* / L. A. Dionne // *Amer. Potato J.* – 1961. – Vol. 38, N 4. – P. 117–120.
18. Ермишин, А. П. Картофель / А. П. Ермишин, Е. В. Воронкова, В. А. Козлов // *Генетические основы селекции растений : в 4 т. / Нац. акад. наук Беларусі, Ин-т генетики и цитологии*. – Минск, 2008–2014. – Т. 2 : *Частная генетика растений / ред. : А. В. Кильчевский, Л. В. Хотылева*. – 2010. – С. 156–234.

References

1. Ortiz R. Potato breeding via ploidy manipulation. *Plant Breeding Reviews*, 1998, vol. 16, pp. 15–86. DOI: 10.1002/9780470650110.ch2
2. Ross H. Potato Breeding. Problems and Perspectives. Berlin, Hamburg, Parey, 1986. 132 p. (Russ. ed.: Ross H. *Selektsiya kartofelya. Problemy i perspektivy*. Moscow, Agropromizdat Publ., 1989. 183 p.).
3. Swiezynski K. M., Dziewonska M. A., Ostrowska K. Resistance to the potato leafroll virus (PLRV) in diploid potatoes. *Plant Breeding*, 1989, vol. 103, no. 3, pp. 221–227. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1989.tb00375.x
4. Kiru S. D., Gavrilenko T. A., Kostina L. I., Rogozina E. V. Conservation, evaluation and use in breeding of potato genetic diversity at the N. I. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR). *Potato production and innovative technologie*. Wageningen, 2007, pp. 353–363.
5. Jackson S. A., Hanneman R. E. Jr. Crossability between cultivated and wild tuber- and non-tuber-bearing *Solanums*. *Euphytica*, 1999, vol. 109, no. 1, pp. 51–67. DOI: 10.1023/A:1003710817938
6. Hayes R. J., Dinu I. I., Thill C. A. Unilateral and bilateral hybridization barriers in inter-series crosses of 4x 2EBN *Solanum stoloniferum*, *S. pinnatisectum*, *S. cardiophyllum* and 2x 2EBN *S. tuberosum* haploids and haploid-species hybrids. *Sexual Plant Reproduction*, 2005, vol. 17, no. 6, pp. 303–311. DOI 10.1007/s00497-005-0244-1
7. Lössl A., Götz M., Braun A., Wenzel G. Molecular markers for cytoplasm in potato: male sterility and contribution of different plastid-mitochondrial configurations to starch production. *Euphytica*, 2000, vol. 116, no. 3, pp. 221–230. DOI: 10.1023/A:1004039320227
8. Song Y.-S., Schwarzfischer A. Development of STS markers for selection of extreme resistance (Rysto) to PVY and maternal pedigree analysis of extremely resistant cultivars. *American Journal of Potato Research*, 2008, vol. 85, no. 2, pp. 159–170. DOI: 10.1007/s12230-008-9012-8
9. Provan J., Powell W., Dewar H., Bryan G., Machray G. C., Waugh R. An extreme cytoplasmic bottleneck in the modern European cultivated potato (*Solanum tuberosum*) is not reflected in decreased levels of nuclear diversity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 1999, vol. 266, no. 1419, pp. 633–639. DOI: 10.1098/rspb.1999.0683
10. Adiwilaga K. D., Brown C. R. Use of 2n pollen-producing triploid hybrids to introduce tetraploid Mexican wild species germ plasm to cultivated tetraploid potato gene pool. *Theoretical and Applied Genetics*, 1991, vol. 81, no. 5, pp. 645–652. DOI: 10.1007/bf00226732

11. Polyukhovich Yu. V., Makhan'ko O. V., Savchuk A. V., Voronkova E. V., Yermishin A. P. Development of bridge lines for overcoming interspecific incompatibility in potatoes. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2010, no. 2, pp. 51–58 (in Russian).

12. Levyj A. V., Polyuhovich Yu. V., Voronkova E. V., Gukasyan O. N., Ermishin A. P. Use of *Solanum verrucosum* and Sv-lines for overcoming unilateral incompatibility during the involvement into breeding of the wild allotetraploid potato species *S. stoloniferum*. *Problemy sistematiki i selekcii kartofelya: tezis dokladov Mezhdunarodnoi konferentsii, posvyashchennoi 125-letiyu so dnya rozhdeniya S. M. Bukasova* [Problems of systematics and potato breeding. Abstracts of the International conference dedicated to the 125th anniversary of S. M. Bukasov]. Saint Petersburg, 2016, pp. 69–70 (in Russian).

13. Hermesen J. G. Th., Verdenius J. Selection from *Solanum tuberosum* group *Phureja* of genotypes combining high frequency haploid formation with homozygosity for embryo-spot. *Euphytica*, 1973, vol. 22, no. 2, pp. 244–259. DOI: 10.1007/BF00022632

14. Pallais N., Fong N., Berrios D. Research on the physiology of potato sexual seed production. *Innovative methods for propagating potatoes: report of the 28. planning conference (1984, Lima)*. Lima, 1984, pp. 149–168.

15. Hosaka K., Sanetomo R. Development of a rapid identification method for potato cytoplasm and its use for evaluating Japanese collections. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, vol. 125, no. 6, pp. 1237–1251. DOI: 10.1007/s00122-012-1909-4

16. Sanetomo R., Gebhardt C. Cytoplasmic genome types of European potatoes and their effects on complex agronomic traits. *BMC Plant Biology*, 2015, vol. 15, no. 1, p. 162. DOI: 10.1186/s12870-015-0545-y

17. Dionne L. A. Cytoplasmic sterility in derivatives of *Solanum demissum*. *American Potato Journal*, 1961, vol. 38, no. 4, pp. 117–120. DOI: 10.1007/bf02870217

18. Ermishin A. P., Voronkova E. V., Kozlov V. A. Potatoes. *The Genetic basis of plant breeding. Vol. 2. Private plant genetics*. Minsk, 2010, pp. 156–234 (in Russian).

Информация об авторах

Полюхович Юлия Владимировна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: yuliy1612@yandex.ru.

Лукша Виктория Ивановна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: V.Luksha@igc.by.

Воронкова Елена Васильевна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: E.Voronkova@igc.by.

Гукасян Ольга Николаевна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Ермишин Александр Петрович – д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: ermishin@igc.by.

Information about the authors

Yulija V. Polyukhovich – Ph. D. (Biol.), Senior researcher. Institute of Genetic and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: yuliy1612@yandex.ru.

Victoria I. Luksha – Ph. D. (Biol.), Senior researcher. Institute of Genetic and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: V.Luksha@igc.by.

Elena V. Voronkova – Ph. D. (Biol.), Leading researcher. Institute of Genetic and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: E.Voronkova@igc.by.

Olga N. Gukasian – Researcher. Institute of Genetic and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Alexander P. Yermishin – D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Laboratory. Institute of Genetic and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: ermishin@igc.by.

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 634.737:581.5:581.522.4(476)

Поступила в редакцию 27.04.17

Received 27.04.17

**Ж. А. Рупасова¹, И. М. Гаранович¹, Т. В. Шпитальная¹, Т. И. Василевская¹,
Н. Б. Криницкая¹, Т. В. Фролова², А. В. Архаров¹**

¹Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

²Институт плодородия, пос. Самохваловичи, Республика Беларусь

ФЕНОЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС ПЛОДОВ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА АКТИНИДИЕВЫЕ (ACTINIDIACEAE) В УСЛОВИЯХ БЕЛАРУСИ

Аннотация. Приведены результаты сравнительного исследования содержания основных групп биофлавоноидов и дубильных веществ в плодах дикорастущей формы и 5 сортов *Actinidia arguta* (Киевская крупноплодная, Киевская гибридная, Ласунка, Пурпурная садовая и Сентябрьская), а также в плодах дикорастущей формы и 8 сортов *Actinidia kolomikta* (Превосходная, Ароматная, Достойная, Однодомная, Сентябрьская, ВИР-1, Вафельная и Ботаническая). Показано, что отличительной особенностью биофлавоноидного комплекса плодов обоих видов являлось отсутствие в его составе собственно антоцианов при доминировании у *Actinidia arguta* лейкоантоцианов, у актинидии коломикта – лейкоантоцианов и флавонолов. Селекционное улучшение обоих видов актинидии способствовало ингибированию в плодах биосинтеза биофлавоноидов, особенно у *Actinidia arguta*, у которой минимальные потери данных соединений установлены у сортов Киевская крупноплодная, Киевская гибридная и Ласунка. У *Actinidia kolomikta* наиболее высоким содержанием в плодах витаминов Р, превосходящим таковое у природной формы, характеризовались три сорта – Достойная, Однодомная и Вафельная.

Ключевые слова: актинидия аргута, актинидия коломикта, сорта, плоды, лейкоантоцианы, катехины, флавонолы, биофлавоноиды, дубильные вещества

Для цитирования: Фенольный комплекс плодов интродуцированных видов семейства Актинидиевые (Actinidiaceae) в условиях Беларуси / Ж. А. Рупасова [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 39–45.

**Zh. A. Rupasova, I. M. Garanovich, T. V. Shpitalnaya, T. I. Vasilevskaya,
N. B. Krinitskaya, T. V. Frolova, A. V. Arkharov**

¹Central Botanical Garden of the NAS of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

²Institute for Fruit Growing, Samochevalovichi, Republic of Belarus

PHENOL COMPLEX OF FRUITS OF INTRODUCED SPECIES OF THE ACTINIDIACEAE FAMILY IN CONDITIONS OF BELARUS

Abstract. The article presents results of a comparative study of the content of main groups of bioflavonoids and tannins in fruits of the wild form and 5 sorts of *Actinidia arguta* – Kievskaya krupnoplodnaya, Kievskaya hybridnaya, Lasunka, Purpurnaya sadovaya and Sentyabrskaya, as well as the wild form and 8 sorts of *Actinidia kolomikta* – Prevoskhodnaya, Aromatnaya, Dostoylnaya, Odnodomnaya, Sentyabrskaya, VIR-1, Vafelnaya and Botanicheskaya. It has been shown that a characteristic feature of the bioflavonoid complex of fruits of both the species was absence of true anthocyanins in its composition with leucoanthocyanins dominating in *Actinidia arguta* and leucoanthocyanins and flavonols in *Actinidia kolomikta*. Selection improvements of both the species of *Actinidia* led to inhibition of bioflavonoid biosynthesis in fruits, especially fruits of *Actinidia arguta*. Minimal losses of the given compounds have been shown by sorts Kievskaya krupnoplodnaya, Kievskaya hybridnaya and Lasunka. Three sorts of *Actinidia kolomikta* – Dostoylnaya, Odnodomnaya and Vafelnaya – were characterized by the highest content of P-vitamins in fruits which exceeds the figures for the natural form.

Keywords: *Actinidia arguta*, *Actinidia kolomikta*, sorts, fruits, leucoanthocyanins, catechines, flavonols, bioflavonoids, tannins

For citation: Rupasova Zh. A., Garanovich I. M., Shpitalnaya T. V., Vasilevskaya T. I., Krinitskaya N. B., Frolova T. V., Arkharov A. V. Phenol complex of fruits of introduced species of the Actinidiaceae family in conditions of Belarus. *Vesti Natsyonal'noi akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 39–45 (in Russian).

Введение. В связи с многогранностью позитивного действия на человеческий организм растительных полифенолов и возможностью их использования в пищевых и медицинских целях [1] в последние десятилетия приоритетное значение придается исследованиям, связанным с количественной и качественной оценкой биофлавоноидного комплекса плодов и его антиоксидантной активности. Особое место в ряду интродуцентов, являющихся перспективными источниками витаминов Р,

занимают наиболее распространенные в практике любительского садоводства популярные виды сем. Actinidiaceae – актинидия аргу́та (*Actinidia arguta* Planch. ex Mig) и актинидия коломи́кта (*Actinidia kolomikta* Maxim.). По нашим предварительным оценкам, сырьевые части этих растений в условиях Беларуси характеризуются значительным накоплением широкого спектра физиологически ценных соединений, в том числе биофлавоноидов, что делает их весьма привлекательными для комплексного практического использования, особенно в связи с последствиями аварии на Чернобыльской АС.

Вместе с тем в научной литературе практически отсутствует информация о содержании в плодах актинидий витаминов Р, что, на наш взгляд, является серьезным пробелом в исследовании полезных свойств этих интродуцентов. При этом значительный научный интерес представляет анализ состава биофлавоноидного комплекса их плодов с целью выявления межвидовых различий и выведения сортов с повышенным содержанием этих физиологически ценных соединений.

Цель работы – выявить сорта *Actinidia arguta* и *Actinidia kolomikta* с наиболее высоким содержанием в плодах биофлавоноидов.

Объекты и методы исследований. Исследования выполнены в 2015–2016 гг. на основе базовых коллекций представителей сем. Actinidiaceae Центрального ботанического сада НАН Беларуси и РУП «Институт плодородства» (Минская обл.), находящихся на территории центральной агроклиматической зоны Беларуси в районе распространения легких песчаных дерново-подзолистых почв. Погодные условия в годы наблюдений характеризовались повышенным температурным фоном и относительно благоприятным режимом выпадения атмосферных осадков в течение вегетационного периода.

В качестве объектов исследований были выбраны плоды дикорастущей формы и 5 сортов *Actinidia arguta* – Киевская крупноплодная, Киевская гибридная, Ласунка, Пурпурная садовая и Сентябрьская, а также плоды дикорастущей формы и 8 сортов *Actinidia kolomikta* – Превосходная, Ароматная, Достойная, Однодомная, Сентябрьская, ВИР-1, Вафельная и Ботаническая. Сравнительную оценку состава биофлавоноидного комплекса плодов данных объектов осуществляли путем определения в высушенных при температуре 60 °С пробах растительного материала суммарного содержания антоциановых пигментов – по методу Т. Swain, W. E. Hillis [2] (с построением градуировочной кривой по кристаллическому цианидину, полученному из плодов аронии черноплодной и очищенному по методике Ю. Г. Скориковой и Э. А. Шафтан [3]); собственно антоцианов и суммы катехинов (с использованием ванилинового реактива) – фотоэлектроколориметрическим методом [4, 5]; суммы флавонолов (в пересчете на рутин) – спектрофотометрическим методом [5]; дубильных веществ – титрометрическим методом Левенталя [6]. Все аналитические определения выполнены в 3-кратной биологической повторности. Данные статистически обработаны с использованием программы Excel.

Результаты и их обсуждение. При проведении биохимического скрининга новых сортов *Actinidia arguta* и *Actinidia kolomikta* в качестве эталонов сравнения были приняты распространенные в Беларуси природные формы данных видов.

Впервые проведенное исследование биофлавоноидного комплекса плодов новых интродуцированных сортов актинидии аргу́та выявило довольно высокое содержание в них полифенолов, хотя и уступающее примерно вдвое таковому в плодах наиболее обогащенных ими видов – клюквы крупноплодной и голубики высокорослой, но вполне сопоставимое с таковым в плодах рябины обыкновенной и калины обыкновенной [7]. Диапазон варьирования в таксономическом ряду общего количества этих чрезвычайно ценных биологически активных соединений в плодах актинидии в двухлетнем цикле наблюдений составлял 3863,3–4856,8 мг% сухой массы (табл. 1) при максимальном его значении у природной формы и минимальном у сорта *Сентябрьская* и характеризовался расхождением крайних позиций в 1,3 раза, что свидетельствовало о наличии генотипических различий в их накоплении. Особенностью Р-витаминного комплекса плодов данного вида, как и ранее изученного нами *Chaenomeles maulei* [7], явилось отсутствие в его составе группы собственно антоцианов при доминировании лейкоантоцианов, общая доля которых при содержании 2366,0–2825,3 мг% достигала 54–61 % от общего количества полифенолов.

Вместе с тем доля флавонолов в составе биофлавоноидного комплекса плодов актинидии аргута, составлявшая 21–24 % при содержании 864,6–1017,4 мг%, у большинства таксонов оказалась несколько выше, чем у катехинов, на долю которых приходилось 15–25 % при содержании 593,7–1100,7 мг%.

Однако, несмотря на генотипические различия в содержании основных групп биофлавоноидов в плодах исследуемых таксонов актинидии аргута, наблюдалось заметное сходство в составе их Р-витаминного комплекса, определяемое подобием соотношения в нем отдельных компонентов. При этом содержание дубильных веществ в сухой массе плодов было сопоставимо с таковым у клюквы крупноплодной и голубики высокорослой [7] и изменялось в таксономическом ряду от 1,39 до 3,10 % (табл. 1).

Таблица 1. Содержание фенольных соединений в сухой массе плодов интродуцированных таксонов *Actinidia arguta* и *Actinidia kolomikta* в двухлетнем цикле наблюдений

Table 1. The content of phenolic compounds in dry mass of fruits of introduced taxa and *Actinidia kolomikta*, *Actinidia arguta* in two years cycle observations

Таксон	Биофлавоноиды, мг%								Дубильные вещества, %	
	Лейкоантоцианы		Катехины		Флавонолы		Сумма			
	X ± st	t	X ± st	t	X ± st	t	X ± st	t	X ± st	t
<i>Actinidia arguta</i>										
Природная форма (st)	2825,3 ± 45,9		1014,0 ± 3,5		1017,4 ± 8,8		4856,8 ± 45,6		1,92 ± 0,05	
Киевская крупноплодная	2418,0 ± 60,0	-5,4*	1100,7 ± 31,2	2,8*	951,9 ± 2,7	-7,1*	4470,6 ± 31,7	-6,9*	3,10 ± 0,13	8,4*
Киевская гибридная	2600,0 ± 30,0	-4,1*	862,3 ± 11,5	-12,7*	960,7 ± 13,7	-3,5*	4423,0 ± 22,0	-8,6*	2,62 ± 0,10	6,4*
Ласунка	2652,0 ± 30,0	-3,2*	858,0 ± 15,0	-10,1*	908,3 ± 30,6	-3,4*	4418,3 ± 42,9	-7,0*	2,16 ± 0,01	5,0*
Пурпурная садовая	2366,0 ± 30,0	-8,4*	593,7 ± 11,5	-35,1*	938,8 ± 27,0	-2,8*	3898,5 ± 34,5	-16,7*	2,54 ± 0,03	11,2*
Сентябрьская	2366,0 ± 30,0	-8,4*	632,7 ± 17,3	-21,6*	864,6 ± 13,1	-9,7*	3863,3 ± 47,8	-15,0*	1,39 ± 0,03	-8,8*
<i>Actinidia kolomikta</i>										
Природная форма (st)	910,0 ± 30,0		541,7 ± 11,5		1454,1 ± 7,6		2905,8 ± 30,4		3,51 ± 0,01	
Превосходная	937,4 ± 15,1	0,8	478,1 ± 5,2	-5,0*	951,9 ± 19,0	-24,5*	2367,5 ± 16,7	-15,5*	2,87 ± 0,02	-24,8*
Ароматная	1022,7 ± 20,4	3,1*	494,0 ± 3,5	-4,0*	1231,4 ± 7,6	-20,8*	2748,1 ± 17,2	-4,5*	2,10 ± 0,01	-86,3*
Достойная	1300,0 ± 15,0	11,6*	567,7 ± 11,5	1,6	1248,9 ± 19,0	-10,0*	3116,5 ± 7,4	6,7*	2,08 ± 0,01	-68,4*
Однодомная	1274,0 ± 30,0	8,6*	663,0 ± 7,5	8,9*	1423,5 ± 11,6	-2,2	3360,5 ± 22,9	11,9*	2,54 ± 0,03	-34,2*
Сентябрьская	1378,0 ± 15,0	13,9*	602,3 ± 15,6	3,1*	1017,4 ± 19,0	-21,3*	2997,8 ± 45,8	1,7	2,60 ± 0,01	-55,7*
ВИР-1	1118,0 ± 30,0	4,9*	563,3 ± 8,7	1,5	1272,9 ± 19,4	-8,7*	2954,2 ± 17,1	1,4	2,50 ± 0,05	-20,1*
Вафельная	1222,0 ± 30,0	7,3*	702,0 ± 15,0	8,5*	1471,6 ± 19,0	0,9	3395,6 ± 41,3	9,5*	3,49 ± 0,01	-1,7
Ботаническая	1092,0 ± 15,0	5,4*	624,0 ± 13,0	4,8*	869,0 ± 11,6	-42,4*	2585,0 ± 37,1	-6,7*	2,08 ± 0,01	-68,4*

Примечание. * – статистически значимые по *t*-критерию Стьюдента различия с природной формой при $p < 0,05$.

Исследуемые таксоны актинидии коломикта характеризовались сравнительно высоким, хотя и уступающим в несколько раз голубике высокорослой и клюкве крупноплодной, но вполне сопоставимым с таковым у рябины обыкновенной и кизила настоящего [7, 8], содержанием в плодах биофлавоноидов, изменявшимся в таксономическом ряду в диапазоне значений от 2367,5 мг% сухой массы у районированного сорта *Превосходная* до 3360,5–3395,6 мг% у сортов *Однодомная* и *Вафельная* (табл. 1). Расхождение крайних позиций в 1,4 раза (как и у актинидии аргута) свидетельствовало о существенных генотипических различиях в накоплении данных соединений. Заметим, однако, что плоды сортового материала актинидии аргута характеризовались все же более высоким, чем у сортов актинидии коломикта, общим содержанием биофлавоноидов, тогда как у природных форм данных видов наблюдалась противоположная картина.

Вместе с тем, как и у актинидии аргута, отличительной особенностью биофлавоноидного комплекса плодов актинидии коломикта являлось отсутствие в его составе собственно антоцианов. Но доминирующее положение в нем, в отличие от первого вида, принадлежало уже двум основным группам полифенолов – лейкоантоцианам и флавонолам, содержание которых варьировалось в таксономическом ряду в диапазонах 910,0–1378,0 и 869,0–1471,6 мг% сухой массы соответственно. Доля лейкоантоцианов в составе Р-витаминного комплекса плодов составляла 31–46 %, флавонолов – 34–50 %. При этом у большинства таксонов актинидии коломикта отмечено превышение доли флавонолов над таковой лейкоантоцианов на 4–19 %, наиболее значительное у природной формы, и лишь у сортов *Достойная*, *Ботаническая* и особенно *Сентябрьская* наблюдалась противоположная картина при относительных различиях в пределах 2–12 %. Нетрудно убедиться в наличии существенных межвидовых различий у актинидии аргута и актинидии коломикта в соотношении в плодах количества лейкоантоцианов и флавонолов. Если у первого вида оно варьировалось в сортовом ряду от 2,5 до 2,9, то у второго было близко к 1. Доля катехинов в составе биофлавоноидного комплекса плодов сортов актинидии коломикта была схожа с таковой актинидии аргута и не превышала 18–24 % при содержании в сухой массе 478,1–702,0 мг%. При этом содержание дубильных веществ было сопоставимо с таковым в плодах других мало-распространенных культур садоводства [7] и варьировалось в таксономическом ряду в диапазоне от 2,08 до 3,51 % сухого вещества (табл. 1).

Как следует из табл. 2, у тестируемых сортов обоих видов актинидии установлены весьма существенные различия с их природными формами в содержании в плодах фенольных соединений. Так, все сорта актинидии аргута уступали природной форме на 8–21 % в общем содержании в плодах биофлавоноидов, при этом наибольшие различия отмечены у сортов *Пурпурная садовая* и *Сентябрьская*. Наиболее контрастная картина подобных различий наблюдалась для катехинов, содержание которых в плодах сортового материала, особенно у упомянутых выше таксонов, оказалось ниже, чем у природной формы, на 15–42 %. Исключением из этого ряда явился лишь сорт *Киевская крупноплодная*, для которого было показано более активное накопление в плодах данных соединений (на 9 %). Отставание сортов актинидии аргута от природной формы в содержании в плодах лейкоантоцианов и флавонолов составляло 6–16 %. При этом все сорта данного вида, кроме сорта *Сентябрьская*, превосходили ее на 13–62 % в накоплении дубильных веществ.

Т а б л и ц а 2. Относительные различия в содержании в плодах фенольных соединений между интродуцированными сортами *Actinidia arguta* и *Actinidia kolomikta* и их природными формами, %

Table 2. Relative differences in the content of phenolic compounds in fruit between the introduced varieties of *Actinidia arguta* and *Actinidia kolomikta* and their natural form in years of research, %

Показатель	Лейкоантоцианы	Катехины	Флавонолы	Сумма биофлавоноидов	Дубильные вещества
<i>Actinidia arguta</i>					
<i>Киевская крупноплодная</i>	-14,4	+8,6	-6,4	-8,0	+61,5
<i>Киевская гибридная</i>	-8,0	-15,0	-5,6	-8,9	+36,5
<i>Ласунка</i>	-6,1	-15,4	-10,7	-9,0	+12,5
<i>Пурпурная садовая</i>	-16,3	-41,5	-7,7	-19,7	+32,3
<i>Сентябрьская</i>	-16,3	-37,6	-15,0	-20,5	-27,6
<i>Actinidia kolomikta</i>					
<i>Превосходная</i>	–	-11,7	-34,5	-18,5	-18,2
<i>Ароматная</i>	+12,4	-8,8	-15,3	-5,4	-40,2
<i>Достойная</i>	+42,9	–	-14,1	+7,3	-40,7
<i>Однодомная</i>	+40,0	+22,4	–	+15,6	-27,6
<i>Сентябрьская</i>	+51,4	+11,2	-30,0	–	-25,9
<i>ВИР-1</i>	+22,9	–	-12,5	–	-28,8
<i>Вафельная</i>	+34,3	+29,6	–	+16,9	–
<i>Ботаническая</i>	+20,0	+15,2	-40,2	-11,0	-40,7

П р и м е ч а н и е. Прочерк означает отсутствие статистически значимых по *t*-критерию Стьюдента различий с природной формой при $p < 0,05$.

Несколько иная картина подобных различий характеризовала актинидию коломикта, у которой плоды всех сортов, кроме сорта *Превосходная*, оказались на 12–51 % богаче лейкоантоцианами, чем плоды природной формы, при наибольших различиях у сорта *Сентябрьская*. Для половины тестируемых объектов было показано также на 11–30 % более высокое, чем у нее, содержание в плодах катехинов, обладающих химическим сродством с лейкоантоцианами [9]. При этом лишь у сортов *Превосходная* и *Ароматная* оно оказалось на 9–12 % ниже, чем у природной формы, на фоне сопоставимости с ней параметров их накопления у сортов *Достойная* и *ВИР-1*. В отличие от данных соединений, содержание флавонолов в плодах сортового материала в подавляющем большинстве случаев уступало таковому у природной формы на 13–40 %, особенно у сорта *Ботаническая*. Лишь у сортов *Однодомная* и *Вафельная* расхождений с ней по данному признаку выявлено не было (табл. 2). Неоднозначные тенденции в характере различий тестируемых сортов актинидии коломикта с природной формой в содержании в плодах основных групп биофлавоноидов проявились также в различиях по общему количеству витаминов Р. Оказалось, что лишь три сорта – *Достойная*, *Однодомная* и *Вафельная* характеризовались на 7–17 % более значительным, чем у природной формы, накоплением последних, тогда как в остальных случаях их суммарное содержание либо уступало таковому в плодах природной формы актинидии на 5–19 %, либо было сопоставимо с ним. Что касается дубильных веществ, то их содержание в плодах всех тестируемых сортов актинидии коломикта, кроме сорта *Вафельная*, оказалось ниже, чем у природной формы, на 18–41 %.

Как видим, селекционный процесс оказал неоднозначное влияние на биосинтез фенольных соединений в плодах обоих видов актинидии. При этом селекционное улучшение актинидии аргута сопровождалось ингибированием в них биосинтеза витаминов Р, что косвенно свидетельствовало о снижении уровня их антиоксидантной активности, наиболее выраженном у сортов *Пурпурная садовая* и *Сентябрьская*. У остальных тестируемых сортов данного вида – *Киевская крупноплодная*, *Киевская гибридная* и *Ласунка* – подобное снижение проявилось в меньшей или примерно равной степени. Что касается актинидии коломикта, то сортовой материал, в отличие от природной формы, характеризовался преимущественно более высоким содержанием в плодах лейкоантоцианов и катехинов, но обладал более низким содержанием флавонолов, что так же, как и у актинидии аргута, способствовало снижению в них общего количества биофлавоноидов. При этом лидирующее положение в таксономическом ряду по содержанию в плодах витаминов Р, превосходящему таковое у природной формы, принадлежало трем сортам данного вида – *Достойная*, *Однодомная* и *Вафельная*.

Заключение. Сравнительное исследование содержания основных групп биофлавоноидов и дубильных веществ в плодах дикорастущей формы и 5 сортов *Actinidia arguta* – *Киевская крупноплодная*, *Киевская гибридная*, *Ласунка*, *Пурпурная садовая* и *Сентябрьская*, а также в плодах дикорастущей формы и 8 сортов *Actinidia kolomikta* – *Превосходная*, *Ароматная*, *Достойная*, *Однодомная*, *Сентябрьская*, *ВИР-1*, *Вафельная* и *Ботаническая* показало, что суммарное количество витаминов Р в первом случае составляло 3863,3–4856,8 мг% сухой массы, во втором – 2367,5–3395,6 мг%. Отличительной особенностью биофлавоноидного комплекса плодов обоих видов являлось отсутствие в его составе собственно антоцианов. Плоды сортового материала актинидии аргута характеризовались более высоким, чем у актинидии коломикта, общим содержанием биофлавоноидов, в то время как у природных форм данных видов наблюдалась противоположная картина. Абсолютно доминирующее положение в составе Р-витаминного комплекса актинидии аргута принадлежало лейкоантоцианам, у актинидии коломикта – лейкоантоцианам и флавонолам. Селекционное улучшение обоих видов актинидии преимущественно способствовало ингибированию в плодах биосинтеза биофлавоноидов, особенно у актинидии аргута, у которой минимальные потери данных соединений установлены у сортов *Киевская крупноплодная*, *Киевская гибридная* и *Ласунка*. У актинидии коломикта наиболее высоким содержанием в плодах Р-витаминов, превосходящим таковое у природной формы, характеризовались три сорта – *Достойная*, *Однодомная* и *Вафельная*.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Howell, A. B. Update on health benefits of cranberry and blueberry / A. B. Howell // *Acta Hort.* – 2009. – Vol. 810. – P. 779–784.
2. Swain, T. The phenolic constituents of *Prunus Domenstica*. 1. The quantitative analysis of phenolic constituents / T. Swain, W. Hillis // *J. Sci. Food Agric.* – 1959. – Vol. 10, N 1. – P. 63–68.
3. Скорицова, Ю. Г. Методика определения антоцианов в плодах и ягодах / Ю. Г. Скорицова, Э. А. Шафтан // Тр. 3-го Всесоюз. семинара по биологически активным (лечебным) веществам плодов и ягод. – Свердловск, 1968. – С. 451–461.
4. Методика определения антоцианов в плодах аронии черноплодной / В. Ю. Андреева [и др.] // *Фармация.* – 2013. – № 3. – С. 19–21.
5. Методы биохимического исследования растений / под ред. А. И. Ермакова. – 3-е изд., перераб. и доп. – Ленинград: Агропромиздат, ЛО, 1987. – 430 с.
6. Определение содержания дубильных веществ в лекарственном растительном сырье // Государственная фармакопея Союза Советских Социалистических Республик / М-во здравоохранения СССР. – М., 1987. – Вып. 1 : Общие методы анализа. – С. 286–287.
7. Биохимический состав плодов малораспространенных культур садоводства в Беларуси / Ж. А. Рупасова [и др.]. – Минск : Беларус. навука, 2014. – 315 с.
8. Формирование биохимического состава плодов видов семейства Ericaceae (Вересковые) при интродукции в условиях Беларуси / Ж. А. Рупасова [и др.]; под ред. акад. В. И. Парфенова. – Минск : Беларус. навука, 2011. – 307 с.
9. Карабанов, И. А. Флавоноиды в мире растений / И. А. Карабанов. – Минск : Ураджай, 1981. – 80 с.

References

1. Howell A. B. Update on health benefits of cranberry and blueberry. *Acta Horticulturae*, 2009, vol. 810, pp. 779–784. DOI: 10.17660/ActaHortic.2009.810.104
2. Swain T., Hillis W. The phenolic constituents of *Prunus Domenstica*. 1. The quantitative analysis of phenolic. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1959, vol. 10, no. 1, pp. 63–68. DOI: 10.1002/jsfa.2740100110
3. Skorikova Iu. G., Shaftan E. A. Method for the determination of anthocyanins in fruits and berries. *Trudy 3-go Vsesoiuznogo seminaru po biologicheski aktivnym (lechebnym) veshchestvam plodov i iagod* [Proceedings of the 3rd All-Union seminar on biologically active (medicinal) substances of fruits and berries]. Sverdlovsk, 1968, pp. 451–461 (in Russian).
4. Andreeva V. Iu., Kalinkina G. I., Kolomiets N. E., Isaikina N. V. Method for the determination of anthocyanins in fruits of chokeberry fennel. *Farmatsiia* [Pharmacy], 2013, no. 3, pp. 19–21 (in Russian).
5. *Methods of biochemical research of plants*, in Ermakov A. I. (ed.), 3rd edition, revised and enlarged. Leningrad, Agropromizdat, LO Publ., 1987. 430 p. (in Russian).
6. Determination of the content of tannins in medicinal plant raw materials. *Gosudarstvennaya farmakopeya Soiuzu Sovetskikh Sotsialisticheskikh Respublik. Vyp. 1 : Obshchie metody analiza* [State Pharmacopoeia of the Union of Soviet Socialist Republics. Iss. 1: General methods of analysis]. Moscow, 1987, pp. 286–287 (in Russian).
7. Rupasova Zh. A., Garanovich I. M., Shpital'naya T. V., Vasilevskaya T. I., Pavlovskii N. B., Krinitskaya N. B. *Biochemical composition of fruit of horticultural crops in Belarus*. Minsk, Belaruskaia navuka Publ., 2014. 315 p. (in Russian).
8. Rupasova Zh. A., Garanovich I. M., T. V., Vasilevskaya T. I., Pavlovskii N. B., Krinitskaya N. B. *Formation of the biochemical composition of fruits of the Ericaceae family (Heathers) when introduced in Belarus*, in Parfenov V. I. (ed.). Minsk, Belaruskaia navuka Publ., 2011. 307 p. (in Russian).
9. Karabanov I. A. *Flavonoids in the plant world*. Minsk, Uradzhai Publ., 1981. 80 p. (in Russian).

Информация об авторах

Рупасова Жанна Александровна – член-корреспондент, д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: J.Rupasova@cbg.org.by.

Гаранович Игорь Михайлович – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: bel.dendr@gmail.com.

Шпитальная Тамара Васильевна – канд. биол. наук, заведующий лабораторией. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: t.shpitalnaya@cbg.org.by.

Information about the authors

Zhanna A. Rupasova – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Laboratory. Central Botanic Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Sarganov Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: J.Rupasova@cbg.org.by.

Igor M. Garanovich – Ph. D. (Biol.), Leading researcher. Central Botanic Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Sarganov Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: bel.dendr@gmail.com.

Tamara V. Shpitalnaya – Ph. D. (Biol.), Head of the Laboratory. Central Botanic Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Sarganov Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: t.shpitalnaya@cbg.org.by.

Vasilevskaya Tamara Ivanovna – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: T.Vasileuskaya@cbg.org.by.

Krinitckaya Natalia Boleslavovna – науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь).

Frolova Lyudmila Vladimirovna – канд. с/х наук, заведующий лабораторией. Институт плодоводства (ул. Ковалева, 2, 223013, агр. Самохваловичи, Республика Беларусь).

Arkharov Aleksandr Vladimirovich – вед. инженер. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: bel.dendr@gmail.com.

Tamara I. Vasilevskaya – Ph. D. (Biol.), Senior researcher. Central Botanic Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: T.Vasileuskaya@cbg.org.by.

Natalia B. Krinitckaya – Researcher. Central Botanic Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Ludmila V. Frolova – Ph. D. (Agricuilt.), Head of the Laboratory. Institute for Fruit Growing (2, Kovaleva Str., 223013, Samochvalovichi, Republic of Belarus).

Aleksander V. Arkharov – Management Engineer. Central Botanic Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: bel.dendr@gmail.com.

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 577.21:633.111.1

Поступила в редакцию 31.05.17
Received 31.05.17

Е. А. Фомина¹, С. В. Малышев¹, С. Н. Кулинкович², О. Ю. Урбанович¹

¹Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

²Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию, Жодино, Республика Беларусь

ИЗУЧЕНИЕ АЛЛЕЛЬНОГО СОСТАВА ГЕНОВ КОРОТКОСТЕБЕЛЬНОСТИ *RHT1*, *RHT2* И *RHT8* В КОЛЛЕКЦИИ СОРТОВ И ЛИНИЙ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) И ИХ ВЛИЯНИЯ НА АГРОНОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Аннотация. Исследован аллельный состав генов короткостебельности *Rht1*, *Rht2* и *Rht8* в 75 сортах и линиях озимой пшеницы, которые могут представлять интерес для селекционного процесса пшеницы в Беларуси. Подтверждено влияние аллельных форм данных генов на высоту растений, а также проведена оценка их влияния на массу тысячи зерен, длину главного колоса, число колосков в главном колосе, массу зерна главного колоса, массу зерна с растения, количество зерен в главном колосе, а также общую и продуктивную кустистость. Выявлены источники аллелей *Rht-B1b*, *Rht-D1b* и *Rht8c*, приводящих к снижению высоты растения, которые могут быть использованы в маркер-сопутствующей селекции пшеницы.

Ключевые слова: озимая пшеница, гены короткостебельности, агрономические признаки, маркер-сопутствующая селекция пшеницы

Для цитирования: Изучение аллельного состава генов короткостебельности *Rht1*, *Rht2* и *Rht8* в коллекции сортов и линий озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и их влияния на агрономические признаки / Е. А. Фомина [и др.] // Вес. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 46–52.

Е. А. Fomina¹, S. V. Malyshev¹, S. N. Kulinkovich², O. Yu. Urbanovich¹

¹Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

²Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus on Agriculture, Zhodino, Republic of Belarus

A STUDY OF THE ALLELIC COMPOSITION OF THE *RHT1*, *RHT2*, *RHT8* DWARFING GENES IN THE COLLECTION OF WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) VARIETIES AND LINES AND THEIR INFLUENCE ON AGRONOMIC TRAITS

Abstract. The allelic composition of the dwarfing genes *Rht1*, *Rht2* and *Rht8* was studied in 75 winter wheat varieties and lines which may be of interest for the selection process of wheat in Belarus. The effect of allelic forms of these genes on the plants height was confirmed, and their influence on thousand-kernel weight, spike length, number of spikelets per spike, grain mass per spike, grain mass per plant, number of grains per spike, and general and productive bushiness was assessed. The sources of the *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8c* alleles, which lead to a decrease in the plant height and can be used in the selection process of wheat, have been identified.

Keywords: winter wheat, dwarfing genes, agronomic traits, marker-assisted selection of wheat

For citation: Fomina E. A., Malyshev S. V., Kulinkovich S. N., Urbanovich O. Yu. A study of the allelic composition of the *Rht1*, *Rht2*, *Rht8* dwarfing genes in the collection of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties and lines and their influence on agronomic traits. *Vestsi Natsyunal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 46–52 (in Russian).

Введение. Использование генов короткостебельности для снижения роста растений с целью предотвращения полегания злаков, увеличения урожайности является важным направлением селекции высокоурожайных сортов мягкой пшеницы [1]. По данным Чеботарь с соавт. [2], современные полукарликовые сорта пшеницы интенсивного типа помимо повышенной устойчивости к полеганию и высокого генетического потенциала продуктивности имеют улучшенные морфобиологические, адаптивные характеристики и пластичность, а также улучшенную корнеобеспеченность надземной части растения, синхронизированное развитие основного и боковых стеблей, выровненный стеблестой. Описано более 21 гена короткостебельности [1, 3]. Гены, определяющие рост растений, можно разделить на две группы в зависимости от их реакции на действие экзогенной гибберелиновой кислоты (ГК). Нечувствительные к ГК гены короткостебельности располагаются на коротких плечах хромосом 4В и 4D, а гены, чувствительные к ГК, – на хромосомах 2А, 2DS, 7BS и 5А.

ГК является важным регулятором роста и развития растения, поскольку она оказывает влияние на обмен веществ в растительном организме. Под ее влиянием усиливается фотосинтез, повышается интенсивность дыхания, изменяется активность ферментов в сторону увеличения или снижения, а также ускоряется рост стеблей, листьев и плодов [2]. Один из генов короткостебельности *Rht8* локализован на коротком плече 2D-хромосомы. Обычно хромосомы второй группы сцепления содержат аллели, способствующие увеличению роста растений. Но из-за снижения дозы гена моносомии по 2D-хромосоме имеют меньший рост, чем их родительские формы [3]. При использовании микросателлитного маркера WMS261, сцепленного с геном *Rht8*, выявлено три вида аллеля. Сорт Capelle-Desprez нес аллель длиной 174 п. н., сорта Ciano 67 и Mara – длиной 164 и 192 п. н. соответственно. При анализе других сортов выявлены аллели размером более 200 п. н. Генетический анализ рекомбинантов по одной 2D-хромосоме между Capelle-Desprez и Ciano 67 показал увеличение роста растений на 3–4 см, которое коррелировало с аллелем WMS261 164 п. н. Среди рекомбинантов между Capelle-Desprez и Mara наблюдалось увеличение роста растений на 5–10 см за счет влияния аллеля WMS261 192 [1, 3]. Следует также отметить, что аллельный состав гена *Rht8* оказывает влияние не только на высоту растений, но и на их адаптационные свойства, такие как морозо- и зимостойкость, скороспелость [4].

Маркеры на основе ПЦР, выявляющие точечные мутации (CAPS-маркеры) были разработаны и для генов *Rht1* и *Rht2*. Эти гены располагаются на гомеологичных участках хромосом – 4В и 4D соответственно. Мутации замены пар оснований у аллелей *Rht-B1a* и *Rht-D1a* приводят к образованию аллелей *Rht-B1b* и *Rht-D1b*. В результате этих замен образуется TAG стоп кодон вскоре после начала трансляции, что приводит к потере способности растений реагировать на ГК и делает невозможным их возврат к прежнему росту. Из двух генов мутация *Rht-B1b* имеет меньший эффект, сокращая высоту растений в среднем на 8,4 см при наличии мутации в одном аллеле, в то время как мутация *Rht-D1b* имеет больший эффект, сокращая высоту растений в целом на 11,3 см [5]. Аллели *Rht-B1b* и *Rht-D1b* впервые детектированы в японском сорте Norin 10, и их использование в селекционных программах (в частности, успешно реализованных Н. Борлаугом) непосредственно связано с понятием «зеленая революция» [2, 6].

Цель данной работы – исследование аллельного разнообразия генов *Rht1*, *Rht2* и *Rht8* и выявление ассоциации между аллельным составом данных генов и агрономическими признаками в сортах и линиях пшеницы, используемых в белорусской селекции.

Материалы и методы исследования. Изучено аллельное разнообразие генов *Rht1*, *Rht2* и *Rht8* в коллекции из 75 сортов и линий озимой пшеницы, используемых в селекционном процессе РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию» (г. Жодино). Оценка агрономических признаков была проведена в лаборатории озимой пшеницы данного учреждения.

Выделение ДНК осуществляли из двух зерновок для каждого сорта по методу, предложенному Plaschke с соавт. [7].

Для анализа аллельного состава генов *Rht1* и *Rht2* использовали методику Ellis с соавт. [5] с изменениями.

Аmplификацию проводили по следующей схеме: 1 цикл продолжительностью 5 мин при 94 °С; 38 циклов по 30 с при 94 °С, 30 с при 60 °С, 1 мин при 72 °С; заключительное выдерживание – 10 мин при 72 °С.

Визуализацию фрагментов амплификации проводили после разделения методом электрофореза в 1,5 %-ном агарозном геле в трис-ацетатном буфере при помощи системы документирования гелей GelDoc 2000.

Для анализа аллельного состава гена *Rht8* использовали методику Kozzun с соавт. [1].

Аmplификацию проводили по следующей схеме: 1 цикл продолжительностью 5 мин при 94 °С; 45 циклов по 1 мин при 94 °С, 1 мин при 55 °С, 2 мин при 72 °С; заключительное выдерживание – 10 мин при 72 °С.

Визуализацию фрагментов амплификации проводили после их разделения с использованием метода вертикального электрофореза в 6 %-ном денатурирующем акриламидном геле в трис-боратном буфере при помощи секвенатора ALFexpress II.

Состав реакционной смеси для амплификации объемом 12,5 мкл был следующим: 1×буфер для *Taq* полимеразы «А» без $MgCl_2$; 1,5 мМ $MgCl_2$; 0,2 мМ НТФ; 0,25 нМ праймеры; 0,5 ЕА *Taq*-полимераза; 50 нг ДНК. Для анализа использовали праймеры и ПЦР-реактивы производства компании «Праймтех» (Беларусь).

Результаты и их обсуждение. Для исследования аллельного состава гена короткостебельности *Rht1* использовали праймеры BF, MR1 и WR1.

Праймер BF является геном-специфичным, в то время как праймеры MR1 и WR1 имеют отличия в одном основании, что приводит к образованию стоп-кодона TAG. Праймер WR1 является комплементарным к CAG кодону, что соответствует «диному» виду аллеля *Rht-B1a* (wild-type), а праймер MR1 – к появляющемуся в результате однонуклеотидной замены (C→T) стоп-кодону TAG (см. рисунок). Пара праймеров BF и WR1 образует ПЦР-продукт размером 237 п. н. при амплификации образцов, несущих «дикий» вид аллеля *Rht-B1a*, и не образует ПЦР-продукта при амплификации образцов, несущих «мутантный» вид аллеля *Rht-B1b*. Пара праймеров BF и MR1, в свою очередь, образует ПЦР-продукт размером 237 п. н. при амплификации образцов, несущих «мутантный» вид аллеля *Rht-B1b*, и не образует ПЦР-продукта при амплификации образцов, несущих «дикий» вид аллеля *Rht-B1a*.

В результате проведенного анализа «мутантный» вид аллеля *Rht-B1b*, приводящий к снижению высоты растения, выявлен у 19 (25,3 %) исследуемых сортов и линий.

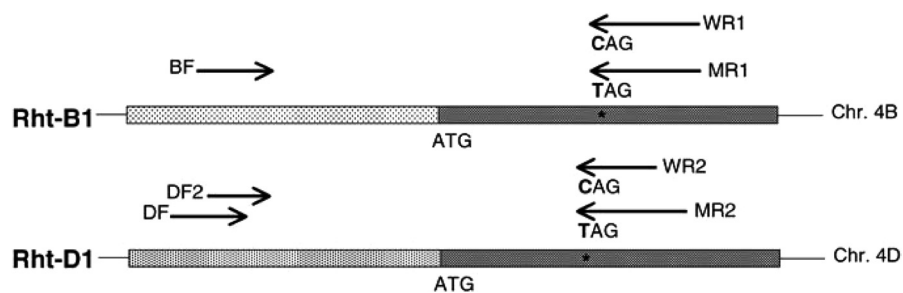
Для анализа гена короткостебельности *Rht2* использовали праймеры DF, DF2, MR2 и WR2.

Как и праймер BF, праймеры DF и DF2 являются геном-специфичными, в то время как праймеры MR2 и WR2 имеют отличия в одном основании, что приводит к образованию стоп-кодона TAG. Аналогично праймерам MR1 и WR1, праймер WR2 является комплементарным к CAG кодону, что соответствует «диному» виду аллеля *Rht-D1a* (wild-type), а праймер MR2 – к появляющемуся в результате однонуклеотидной замены (C→T) стоп-кодону TAG (см. рисунок). Как следствие, пара праймеров DF2 и WR2 образует ПЦР-продукт размером 264 п. н. при амплификации образцов, несущих «дикий» вид аллеля *Rht-D1a*, и не образует ПЦР-продукта при амплификации образцов, несущих «мутантный» вид аллеля *Rht-D1b*. Пара праймеров DF и MR2, в свою очередь, образует ПЦР-продукт размером 254 п. н. при амплификации образцов, несущих «мутантный» вид аллеля *Rht-D1b*, и не образует ПЦР-продукта при амплификации образцов, несущих «дикий» вид аллеля *Rht-D1a* [5].

Среди исследуемых сортов и линий у 21 (28,0 %) выявлен аллель *Rht-D1b*, приводящий к снижению высоты растения.

Для идентификации гена *Rht8* ДНК тех же сортов пшеницы проанализирована по микросателлитному локусу *Xgwm261*. Сорта и линии, содержащие в своем геноме данный ген, образуют ПЦР-продукт размером 192 п. н. Фрагменты другого размера говорят об отсутствии такого гена [5].

Для данного локуса было обнаружено 5 аллелей размером 165 (*Rht8a*), 174 (*Rht8b*), 192 (*Rht8c*), 194 и 197 п. н. Эти аллели соответствуют наиболее часто встречающимся в европейских сортах [8]. При этом фрагмент 165 п. н. (аллель *Rht8a*), характерный для сортов Центральной Европы, обнаружен в 7 (9,3 %) образцах. Этот аллель встречается у растений, высота которых несколько превышает нормальную (3–4 см). Фрагмент размером 174 п. н. (аллель *Rht8b*), характерный для Север-



Праймеры для выявления мутаций *Rht-B1b* и *Rht-D1b*
Primers for the detection of *Rht-B1b* and *Rht-D1b* mutations

ной и Восточной Европы, присутствовал в 8 (10,7 %) образцах. Этот аллель коррелирует с нормальной высотой. Фрагмент длиной 194 п. н. обнаружен в 1 (1,3 %) образце, а фрагмент 197 п. н., характерный для Приальпийского региона, – в 3 (4,0 %).

Фрагмент размером 192 п. н. (аллель *Rht8c*) обнаружен у 56 (74,7 %) сортов. Данный аллель связан с присутствием гена *Rht8* и наиболее характерен для Южной и Юго-Восточной Европы и, в частности, для юга Украины [4]. Следует отметить, что высокая частота встречаемости аллеля *Rht8c* в исследуемой коллекции не случайна, так как большая ее часть (43 сорта) представлена сортами украинской селекции, среди которых отмечено преобладание гена *Rht8*.

В целом, анализ аллельного состава генов короткостебельности *Rht1*, *Rht2* и *Rht8* позволил выявить перспективные образцы, несущие мутации *Rht-B1b* и *Rht-D1b*, приводящие к снижению высоты растения, а также аллель WMS261 192 (*Rht8c*), сцепленный с геном *Rht8* (табл. 1).

Таблица 1. Аллельный состав генов *Rht-B1*, *Rht-D1* и *Rht8* в коллекции сортов и линий озимой пшеницы

Table 1. Allelic composition of the *Rht-B1*, *Rht-D1* and *Rht8* genes in the collection of winter wheat varieties and lines

Вид аллеля			Название сорта/линии	К-во сортов/линий
Ген <i>Rht-B1</i>	Ген <i>Rht-D1</i>	Ген <i>Rht8</i>		
<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Rht8a</i>	Кармен, Miranda	2 (2,7 %)
<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Rht8b</i>	Юнона	1 (1,3 %)
<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Rht8c</i>	Бунчук, Годувальныця одесска, Донская полукарликовая, Донской сюрприз, Ермак, Истина одесская, Наусель, Одесская 200, Памяти Калиненко, Полевик, Почаивка, Приднесьняньска напивкарликова, Славна, Уникум, Яворина, Фауг	16 (21,3 %)
<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1b</i>	<i>Rht8a</i>	Со 207, Skagen	2 (2,7 %)
<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1b</i>	<i>Rht8b</i>	Акорд, Samurai	2 (2,7 %)
<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1b</i>	197	Cubus	1 (1,3 %)
<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1b</i>	<i>Rht8c</i>	Альбатрос одесский, Багира, Благодарна, Богданка, Борвий (образец 1), Борвий (образец 2), Доброчын, Заграва одесская (образец 1), Заграва одесская (образец 2), Калита, Роксолана, Турунчук, Ужинок, Хвест, Эпоха одесская, Emmit	16 (21,3 %)
<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Rht8a</i>	Acratos, Dromos, Perfect	3 (4,0 %)
<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Rht8b</i>	Проза, Элегия (образец 1), Элик, Balaton, Catalus	5 (6,7 %)
<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1a</i>	<i>Rht8c</i>	Ариадна, Аскет, Барвина, Видрада, Вильшана, Герта, Дон 95, Ершовская 11, Жемчужина Поволжья, Заможность, Короганка, Левобережная 1, Лорд, Новоершовская, Подолянка, Синтетик, Ростовчанка 3, Сагайдак, Утес, Хоревица (образец 1), Хоревица (образец 2), Элегия (образец 2), Ярославна, F.594	24 (32,0 %)
<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1a</i>	194	Миронивська сторична	1 (1,3 %)
<i>Rht-B1a</i>	<i>Rht-D1a</i>	197	Lupus, Saturnus	2 (2,7 %)

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены образцы, несущие мутации *Rht-B1b* и *Rht-D1b*, приводящие к снижению высоты растения, а также аллель WMS261 192 (*Rht8c*), сцепленный с геном *Rht8*.

Как видно из табл. 1, среди сортов и линий изучаемой коллекции 3 (4 %) несут в своем геноме аллель *Rht-B1b*, 5 (6,7 %) – аллель *Rht-D1b*, 24 (32,0 %) – аллель *Rht8c*, 16 (21,3 %) – одновременно аллели *Rht-B1b* и *Rht8c*, а также аллели *Rht-D1b* и *Rht8c*, вызывающие снижение высоты растения.

Нами проведена оценка корреляции между аллельным составом данных генов и высотой растений. Парное сравнение проводили между выборками растений, содержащих те или иные аллельные формы данных генов короткостебельности, способствующие снижению высоты растений, и выборкой растений, несущих только аллельные формы данных генов, не приводящие к снижению высоты растений. Результаты сравнительного анализа представлены в табл. 2.

Как видно из табл. 2, средняя высота растений, содержащих аллели *Rht-B1b*, *Rht-D1b* и *Rht8c*, во всех выборках оказалась значительно ниже, чем в выборке растений, не имеющих в своем гено- типе ни одного из данных аллелей ($p < 0,001$), что говорит о высокой достоверности полученных результатов. Наибольшее снижение высоты выявлено у растений, содержащих комбинацию

Т а б л и ц а 2. Влияние аллельного состава генов *Rht-B1*, *Rht-D1* и *Rht8* на высоту растения в коллекции сортов и линий озимой пшеницыTable 2. Influence of the allelic composition of the *Rht-B1*, *Rht-D1* and *Rht8* genes on the plant height in the collection of winter wheat varieties and lines

Показатель	Средняя высота растения, см	F	p
Аллели, приводящие к снижению высоты растения:			
<i>Rht-B1b</i>	73,2	38,62	0,00000103
<i>Rht-D1b</i>	74,9	29,32	0,00000721
<i>Rht8c</i>	76,6	25,54	0,00000376
<i>Rht-B1b</i> + <i>Rht8c</i>	71,8	47,71	0,00000031
<i>Rht-D1b</i> + <i>Rht8c</i>	73,4	31,07	0,00000850
Аллели, не приводящие к снижению высоты растения	91,5	–	–

аллелей *Rht-B1b*+ *Rht8c* (средняя высота растения составила 71,8 см). Этот показатель значительно ниже, чем в выборках растений, у которых данные аллели содержались по отдельности: среди сортов и линий только с аллелем *Rht-B1b* средняя высота растения была равна 73,2 см, среди сортов и линий только с аллелем *Rht8c* – 76,6 см, что делает привлекательным использование образцов, содержащих комбинацию аллелей *Rht-B1b* + *Rht8c*, в селекционном процессе. Следует также отметить, что средняя высота растений с аллельными формами генов *Rht1*, *Rht2* и *Rht8*, приводящими к снижению высоты растения, оказалась ниже средней высоты растений в коллекции (79,1 см).

При изучении близкородственных линий, созданных М. D. Gale в Институте селекции растений (Кембридж) и содержащих аллели *Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht-B1b* и *Rht-B1c*, *Rht-B1b* + *Rht-D1b* и *Rht-D1b* + *Rht-B1c*, Li с соавт. [9] было показано, что аллели *Rht-B1b* и *Rht-D1b* оказывают отрицательное влияние на массу тысячи зерен (МТЗ), незначительно увеличивают число колосков в главном колосе (КГК), а также оказывают положительный эффект на массу зерна главного колоса (МЗГК), количество зерен в главном колосе (ЗГК) и длину главного колоса (ДГК). При изучении данных показателей, а также общей и продуктивной кустистости (ОК и ПК) и массы зерна с растения (МЗР) в сортах и линиях, содержащих мутации *Rht-B1b* и *Rht-D1b*, приводящие к снижению высоты растения, а также аллель WMS261 192 (*Rht8c*), сцепленный с геном *Rht8* (табл. 3), нами выявлено, что наибольшим числом КГК в среднем обладали сорта и линии, не несущие в своих геномах аллель *Rht-B1b* (табл. 3). Сорта и линии, не несущие в своих геномах гены короткостебельности, обладали наибольшим количеством ЗГК и ДГК. Что касается данных по МТЗ и МЗГК, то они также были выше в сортах и линиях, не несущих в своих геномах гены короткостебель-

Т а б л и ц а 3. Влияние аллелей, приводящих к снижению высоты растений, на ОК, ПК, МЗГК, МТЗ, КГК, ЗГК, ДГК и МЗР в коллекции сортов и линий озимой пшеницы

Table 3. Effect of alleles, leading to a decrease in plant height on general bushiness, productive bushiness, grain mass per spike, thousand-kernel weight, number of spikelets per spike, number of grains per spike, spike length and grain mass per plant in the collection of winter wheat varieties and lines

Показатель	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-B1b</i> + <i>Rht8c</i>	<i>Rht-D1b</i>	<i>Rht-D1b</i> + <i>Rht8c</i>	<i>Rht8c</i>	Аллели, не приводящие к снижению высоты растения	F	p
Средняя МТЗ, г	49,3	51,3	53,3	48,6	52,9	51,6	2,11	0,07436
Среднее КГК, шт.	17,1	17,4	18,7	17,1	17,5	19,4	3,08	0,01432
Средняя МЗГК, г	2,2	2,3	2,3	2,2	2,2	2,6	1,42	0,22631
Среднее ЗГК, шт.	44,6	44,3	42,7	45,5	41,4	51,2	2,55	0,03569
Средняя ДГК, см	8,8	9,0	9,4	8,8	8,8	10,1	4,04	0,00283
Средняя МЗР, г	5,3	5,1	5,4	5,2	4,8	5,4	0,36	0,87102
Средняя ОК, шт.	4,3	4,1	4,4	3,9	3,9	4,2	1,94	0,09923
Средняя ПК, шт	3,1	3,0	3,0	2,9	2,8	2,6	1,01	0,41963

Пр и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 4: МТЗ – масса тысячи зерен, КГК – число колосков в главном колосе, МЗГК – масса зерна главного колоса, ЗГК – количество зерен в главном колосе, ДГК – длина главного колоса, МЗР – масса зерна с растения, ОК – общая кустистость, ПК – продуктивная кустистость.

Таблица 4. Влияние аллельного состава гена *Rht8* на высоту растений, ОК, ПК, МЗГК, МТЗ, КГК, ЗГК, ДГК и МЗР в коллекции сортов и линий озимой пшеницыTable 4. Effect of the allelic composition of the *Rht8* gene on general bushiness, productive bushiness, grain mass per spike, thousand-kernel weight, number of spikelets per spike, number of grains per spike, spike length and grain mass per plant in the collection of winter wheat varieties and lines

Показатель	<i>Rht8a</i>	<i>Rht8b</i>	<i>Rht8c</i>	F	<i>p</i>
Средняя высота растений, см	86,3	88,2	76,6	7,73	0,00094
Средняя ОК, шт.	4,4	4,3	3,9	5,17	0,00810
Средняя ПК, шт	2,9	2,8	2,9	0,13	0,88087
Средняя МЗГК, г	2,4	2,7	2,2	2,79	0,06817
Средняя МТЗ, г	52,0	52,3	51,2	0,22	0,80467
Среднее КГК, шт.	18,5	19,4	17,4	5,34	0,00702
Среднее ЗГК, шт.	45,5	50,9	43,4	3,07	0,05283
Средняя ДГК, см	9,7	9,8	8,8	5,57	0,00575
Средняя МЗР, г	5,3	5,6	5,0	0,60	0,55163

ности, хотя эти результаты нельзя считать достоверными ($p > 0,05$), как и данные, касающиеся МЗР, а также ОК и ПК, где показатели в выборках сортов, несущих аллели *Rht-B1b* и *Rht-D1b*, были выше, чем в выборках растений, не несущих данные аллели. По данным Li с соавт. [9], аллели *Rht-B1b* и *Rht-D1b* оказывают неодинаковое влияние на агрономические признаки в зависимости от условий произрастания. Вероятно, полученные данные можно объяснить условиями возделывания исследуемых сортов и линий в РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию» (г. Жодино).

По данным Файт и др. [4], аллельный состав гена *Rht8* помимо высоты растения может оказывать влияние на такие агрономические признаки, как ОК, ПК и МЗГК. Помимо указанных признаков нами также оценено влияние аллельного состава данного гена на число КГК, количество ЗГК, ДГК и МЗР. Результаты оценки корреляции между аллельным составом гена *Rht8* и упомянутыми признаками приведена в табл. 4.

Заключение. В результате проведенного исследования нами подтверждено, что аллельный состав гена *Rht8* действительно оказывает влияние на высоту растения ($p < 0,001$). Так, сорта, несущие *Rht8c* аллель, оказались в среднем на 9,7 см ниже, чем растения, несущие аллель *Rht8a*, и на 11,6 см ниже, чем растения, несущие аллель *Rht8b*. ОК оказалась выше в сортах и линиях, несущих аллели *Rht8a* и *Rht8b* ($p < 0,01$). Наибольшие значения МЗГК, числа КГК, количества ЗГК, а также ДГК в среднем были у сортов и линий, несущих аллель *Rht8b*. По показателю ПК не выявлено существенных различий. МЗР и МТЗ также оказалась выше у сортов и линий, несущих аллель *Rht8b*, однако эти данные нельзя считать достоверными ($p > 0,05$). По данным Файт и др., при исследовании влияния аллельного состава гена *Rht8* на некоторые агрономические признаки в сортах и линиях озимой мягкой пшеницы в условиях юга степи Украины наименее устойчивой к комплексу негативных факторов перезимовки и низким температурам при искусственном промораживании оказались растения с аллелем *Rht8c*, наиболее устойчивыми – с аллелем *Rht8a*. По показателю урожайности различия наблюдались в основном за счет увеличения количества продуктивных стеблей на единицу площади. Так, наименее продуктивными оказались растения с аллелем *Rht8c*, наиболее устойчивыми – с аллелем *Rht8a*, а сорта и линии с аллелем *Rht8b* занимали промежуточное положение [4]. Это свидетельствует о более высокой приспособленности растений с аллелем *Rht8a* к произрастанию в холодном климате. Следовательно, полученные данные можно объяснить тем, что умеренный климат, характерный для Беларуси, наиболее благоприятен для возделывания сортов и линий, несущих в своих геномах аллель *Rht8b*.

Очень перспективным, на наш взгляд, является изучение влияния аллельного состава гена *Rht8* на устойчивость к негативным факторам перезимовки и низким температурам, а также скороспелость, поскольку, по данным Файт [4], сорта и линии с аллелем *Rht8c* оказались более скороспелыми, а с аллелем *Rht8a* – позднеспелыми. Сорта и линии с аллелем *Rht8b* созревали раньше, чем сорта и линии с аллелем *Rht8a*, но позже, чем с аллелем *Rht8c*.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Pt. I. Molecular mapping of *Rht8* on short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / V. Korzun [et al.] // *Theoretical and Appl. Genetics*. – 1998. – Vol. 96, N 8. – P. 1104–1109.
2. Чеботарь, С. В. Анализ генов короткостебельности в генотипах сортов мягкой пшеницы Украины / С. В. Чеботарь, А. Бернер, Ю. М. Сиволап // *Цитология и генетика*. – 2006. – Т. 40, № 4. – С. 12–23.
3. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Pt. II. The distribution and adaptive significance of allelic variants at the *Rht8* locus of wheat as revealed by microsatellite screening / A. J. Worland [et al.] // *Theoretical and Appl. Genetics*. – 1998. – Vol. 96, N 8. – P. 1110–1120.
4. Эффекты аллелей гена *Rht8* по агрономическим признакам у озимой мягкой пшеницы в условиях степи юга Украины / В. И. Файт [и др.] // *Цитология и генетика*. – 2007. – Т. 41, № 2. – С. 30–36.
5. «Perfect» markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat / M. Ellis [et al.] // *Theoretical and Appl. Genetics*. – 2002. – Vol. 105, N 6–7. – P. 1038–1042.
6. Hedden, P. The genes of the Green Revolution / P. Hedden // *Trends in Genetics*. – 2003. – Vol. 19, N 1. – P. 5–9.
7. Plaschke, M. W. G. J. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers / M. W. G. J. Plaschke, M. S. Röder // *Theoretical and Appl. Genetics*. – 1995. – Vol. 91, N 6–7. – P. 1001–1007.
8. Ahmad, M. Distribution of microsatellite alleles linked to *Rht8* dwarfing gene in wheat / M. Ahmad, M. E. Sorrells // *Euphytica*. – 2002. – Vol. 123, N 2. – P. 235–240.
9. Effects of different *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht-B1c* dwarfing genes on agronomic characteristics in wheat / X.-P. Li [et al.] // *Cereal Research Communications*. – 2006. – Vol. 34, N 2–3. – P. 919–924.

References

1. Korzun V., Röder M. S., Ganal M. W., Worland A. J., Law C. N. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Pt. I. Molecular mapping of *Rht8* on short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, vol. 96, no. 8, pp. 1104–1109. DOI: 10.1007/s001220050845
2. Chebotar' S. V., Berner A., Sivolap Y. M. Analysis of the dwarfing genes in the genotypes of bread wheat cultivars of Ukraine. *Cytology and Genetics*, 2006, vol. 40, no. 4, pp. 12–23 (in Russian).
3. Worland A. J., Korzun V., Röder M. S., Ganal M. W., Law C. N. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Pt. II. The distribution and adaptive significance of allelic variants at the *Rht8* locus of wheat as revealed by microsatellite screening. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, vol. 96, no. 8, pp. 1110–1120. DOI: 10.1007/s001220050846
4. Fait V. I., Chebotar S. V., Mokuhan N. V., Pilipenko M. V. Effects of the alleles of the *Rht8* gene on the agricultural traits of bread winter wheat under conditions of the steppe region of the Southern Ukraine. *Cytology and Genetics*, 2007, vol. 41, no. 2, pp. 30–36 (in Russian).
5. Ellis M., Spielmeyer W., Gale K., Rebetzke G., Richards R. «Perfect» markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, vol. 105, no. 6–7, pp. 1038–1042. DOI: 10.1007/s00122-002-1048-4
6. Hedden P. The genes of the Green Revolution. *Trends in Genetics*, 2003, vol. 19, no. 1, pp. 5–9. DOI: 10.1016/s0168-9525(02)00009-4
7. Plaschke M. W. G. J., Röder M. S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, vol. 91, no. 6–7, pp. 1001–1007. DOI: 10.1007/bf00223912
8. Ahmad M., Sorrells M. E. Distribution of microsatellite alleles linked to *Rht8* dwarfing gene in wheat. *Euphytica*, 2002, vol. 123, no. 2, pp. 235–240. DOI: 10.1023/A:1014962016967
9. Li X.-P., Lan S.-Q., Liu Y.-P., Gale M., Worland T. Effects of different *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht-B1c* dwarfing genes on agronomic characteristics in wheat. *Cereal Research Communications*, 2006, vol. 34, no. 2–3, pp. 919–924. DOI: 10.1556/crc.34.2006.2-3.220

Информация об авторах

Фомина Елена Анатольевна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: E.Fomina@igc.by.

Мальшев Сергей Викторович – ст. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: S.Malyshev@igc.by.

Куликович Сергей Николаевич – канд. с.-х. наук, заведующий лабораторией. Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию (ул. Тимирязева, 1, 222160, г. Жодино, Минская область, Республика Беларусь). E-mail: wheat.npc@mail.ru.

Урбанович Оксана Юрьевна – д-р биол. наук, заведующий лабораторией. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: O.Urbanovich@igc.by.

Information about the authors

Elena A. Fomina – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: E.Fomina@igc.by.

Sergey V. Malyshev – Senior researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: S.Malyshev@igc.by.

Sergey N. Kulinkovich – Ph. D. (Agric.), Head of the Laboratory. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus on Agriculture (1, Timiryazeva Str., 222160, Zhodino, Minsk region, Republic of Belarus). E-mail: wheat.npc@mail.ru.

Oksana Y. Urbanovich – D. Sc. (Biol.), Head of the Laboratory. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: O.Urbanovich@igc.by.

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 575.222.73+576.316.353.7

Поступила в редакцию 19.10.2017
Received 19.10.2017

Н. И. Дубовец¹, Е. Б. Бондаревич¹, Л. А. Соловей¹, Е. А. Сычева¹, О. Г. Силкова²

¹Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

²Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН,
Новосибирск, Российская Федерация

ОСОБЕННОСТИ СТАБИЛИЗАЦИИ КАРИОТИПА В ПОТОМСТВЕ ОТ СКРЕЩИВАНИЯ ПШЕНИЧНО-РЖАНОЙ ЗАМЕЩЕННОЙ ЛИНИИ 1R(1A) С ДИПЛОИДНОЙ РОЖЬЮ

Аннотация. Представлены результаты сравнительного анализа процесса стабилизации кариотипов у амфигаплоидов от скрещивания диплоидной ржи с мягкой пшеницей (C29 × R) и пшенично-ржаной замещенной линией 1R(1A) (1R(1A) × R). Показано, что в потомстве от скрещивания C29 × R происходит быстрая стабилизация кариотипа на октоплоидном уровне, и уже в F₃ гибриды имеют геномную структуру AABBDDRR с небольшим уровнем анеуплоидии преимущественно по хромосомам ржи, что свойственно всем октоплоидным тритикале. В гибридном материале от скрещивания 1R(1A) × R наблюдается тенденция к элиминации из кариотипа хромосом R-генома: в F₃ не обнаружено хромосом 3R, 5R, 6R и 7R, в F₅ остались только пары 1R и 4R. При этом пара 1R заменила пару 1A, пара 4R у одних растений присутствует как дополнительная к полному комплексу хромосом пшеницы (AABBDD) в этой гомеологической группе, у других – отсутствует, а в потомстве отдельных растений F₄ отмечено формирование межгеномных замещений 4R(4A) и 4R(4B). В целом, преобладающей тенденцией стабилизации кариотипа в материале от скрещивания 1R(1A) × R является возврат к исходной пшенично-ржаной замещенной линии. Полученные данные свидетельствуют о существенном влиянии 1R(1A)-замещения на процесс стабилизации амфигаплоидов ABDR и о возможности получения в потомстве таких скрещиваний новых типов пшенично-ржаных гибридов.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L., отдаленная гибридизация, стабилизация кариотипа, пшенично-ржаные замещения хромосом и транслокации, C-бэндинг

Для цитирования: Особенности стабилизации кариотипа в потомстве от скрещивания пшенично-ржаной замещенной линии 1R(1A) с диплоидной рожью / Н. И. Дубовец [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 53–63.

N. I. Dubovets¹, Y. B. Bondarevich¹, L. A. Solovey¹, Y. A. Sycheva¹, O. G. Silkova²

¹Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

²Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, Russian Federation

PECULIARITIES OF KARYOTYPE STABILIZATION IN THE PROGENY FROM CROSSING OF THE WHEAT-RYE SUBSTITUTED LINE 1R(1A) WITH DIPLOID RYE

Abstract. The results of the comparative analysis of the process of karyotype stabilization in amphihaploids from crossing diploid rye with common wheat (C29 × R) and with wheat-rye substituted line 1R(1A) (1R(1A) × R) are presented. It was shown, that in the progeny from crossing C29 × R the karyotype is rapidly stabilized at the octoploid level, and hybrids have the genomic structure of AABBDDRR already in F₃. In hybrid material from 1R(1A) × R crossing there is a tendency of R-chromosome elimination from the karyotype: 3R, 5R, 6R and 7R chromosomes were not detected in F₃, only 1R and 4R pairs remained in F₅. In this case, the 1R pair replaced the 1A pair, 4R pair exist as an additional one to the complete wheat chromosome set (AABBDD) in this homeological group in some part of plants and as 4R(4A)- or 4R(4B)- substitution in another part of plants. In general, the predominant tendency of karyotype stabilization in the material from crossing 1R(1A) × R is to return to the original wheat-rye substituted line. The obtained data testify to the significant influence of 1R(1A)-substitution on the process of amphihaploid ABDR stabilization and on the possibility of obtaining new types of wheat-rye hybrids in such crosses.

Keywords: *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L., remote hybridization, karyotype stabilization, wheat-rye chromosome substitutions and translocations, C-banding

For citation: Dubovets N. I., Bondarevich Y. B., Solovey L. A., Sycheva Y. A., Silkova O. G. Peculiarities of karyotype stabilization in the progeny from crossing of the wheat-rye substituted line 1R(1A) with diploid rye. *Vesti Natsyonal'noi akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 53–63 (in Russian).

Введение. Интрогрессия чужеродного хроматина в геном мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. является наиболее эффективным способом обогащения генофонда этой культуры, причем для повышения адаптивных свойств в качестве донора ценных признаков чаще всего используется рожь *Secale cereale* L. В этом плане наибольший практический интерес для селекционного улучшения пшеницы представляет короткое плечо хромосомы 1R, несущее гены устойчивости к листовской (*Lr26*), линейной (*Sr31*) и желтой (*Yr9*) ржавчине, а также к мучнистой росе (*Pm8*) [1–3]. Впервые эти гены были интродуцированы в пшеницу в 1950-х годах благодаря использованию в скрещиваниях высокоустойчивых к вышеперечисленным болезням сортов пшеницы Аврора и Кавказ, которые, как выяснилось позже, являются носителями транслоцированной хромосомы 1RS.1BL [4]. Согласно данным ряда авторов, помимо устойчивости к болезням хромосома 1RS.1BL способствует увеличению урожайности и расширяет возможности адаптации к различным условиям внешней среды [5, 6]. Как следствие этого, данная транслокация нашла широкое применение в селекционных программах, и в 1990-е годы ее содержали уже более 300 сортов пшеницы [7]. Однако вскоре было отмечено, что гены *Yr9* и *Pm8* перестали обеспечивать защиту от соответствующих патогенов вследствие распространения вирулентных патотипов [8], что вызвало необходимость поиска новых источников устойчивости к болезням.

Несмотря на то что некоторые гены устойчивости *S. cereale* L. к биотическим стрессам утратили свою эффективность, рожь по-прежнему рассматривается в качестве ценного источника полезных генов для расширения генетической изменчивости пшеницы. Так, в работе An с соавт. [9] показано, что хромосомы ржи 4R и 6R несут гены устойчивости к мучнистой росе. Эти же хромосомы связаны с толерантностью к повышенным концентрациям алюминия [10], а хромосома 4R к тому же содержит ген устойчивости к злаковой тле [11]. В хромосоме 2R обнаружены два гена устойчивости к листовской ржавчине – *Lr25* и *Lr45* и один ген устойчивости к стеблевой ржавчине – *Sr59*, обеспечивающий резистентность ко многим расам возбудителя, включая Ug99 [12].

Представленный далеко не полный перечень перспективных для интрогрессии в геном пшеницы генов ржи со всей очевидностью свидетельствует об актуальности создания пшенично-ржаных гибридов с новыми типами межгеномных рекомбинаций, а также о необходимости исследования особенностей реорганизации их геномов на первых этапах интрогрессии чужеродного хроматина с целью повышения эффективности работ в этом направлении, чему и посвящена данная статья.

Материалы и методы исследования. Материалом для исследования послужили гибриды от скрещивания мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 (далее – С29) и полученной на ее основе пшенично-ржаной линии 1R(1A) с диплоидной рожью сорта Онохойская (далее – R). Донором хромосомы 1R, заместившей в кариотипе пшеницы гомеологичную ей хромосому 1A, является сорт ржи Вятка. Как исходная пшенично-ржаная линия, так и гибридный материал были созданы сотрудниками сектора цитогенетики злаков Института цитологии и генетики Сибирского отделения РАН (ИЦиГ СО РАН) и предоставлены нам для анализа в рамках выполняемого совместного проекта НАН Беларуси (БРФФИ) – СО РАН.

Исследование геномной структуры материала проводили с помощью метода С-бэндинга [13]. Цитологические препараты анализировали на микроскопе «Ампливал» (Карл Цейс, Йена) с объективом «Апохромат» при 100-кратном увеличении, апертура 1,32 МИ. Идентификацию индивидуальных хромосом А-, В-, D- и R-геномов осуществляли согласно обобщенной видовой идиограмме дифференциально окрашенных хромосом [14]. Для получения изображения в цифровом формате использовали систему анализа изображений. Обработку полученного изображения метафазной пластинки проводили с помощью графического редактора Photoshop (версия 5.0).

Результаты и их обсуждение. Характерной особенностью использованных в данной работе генотипов пшеницы и ржи является способность детерминировать в мейозе полученных на их основе амфигаплоидов АВDR деление, подобное митозу, что способствует образованию нередуцированных гамет и, как следствие, обеспечивает частичную фертильность гибридного материала [15]. При этом механизмы образования нередуцированных гамет могут быть разными, что было установлено в ходе изучения поведения хромосом в мейозе амфигаплоидов, в геномах которых различные хромосомы пшеницы были замещены соответствующими гомеологами ржи [16].

Использование данного оригинального материала позволило доказать влияние различных типов межгеномных замещений на характер поведения хромосом в мейозе. Так, было показано, что хромосомное замещение 2R(2D) определяет преимущественное прохождение редукционного типа деления хромосом в мейоците, а замещения 1Rv(1A), 5R(5D) и 6R(6A) обуславливают четыре типа поведения хромосом: редукционное деление, редукционное + эквационное деление, эквационное деление и формирование монополярного веретена в первом делении. Исходя из этого, логично предположить, что и процесс стабилизации кариотипов у таких гибридных форм будет иметь различный характер и направление: в сторону исходной мягкой пшеницы, либо в сторону интрогрессивных форм пшеницы с наличием хроматина ржи, либо в сторону октоплоидных тритикале. Возможно также, что наличие у амфигаплоида пары гомологов ржи может вызвать повышенную нестабильность в пшеничном компоненте кариотипа и создать предпосылки для формирования новых типов пшенично-ржаных рекомбинаций. В связи с этим особую актуальность приобретает изучение процесса формирования хромосомного состава данных гибридных форм на ранних этапах стабилизации их кариотипов. В данной статье представлены результаты сравнительного исследования гибридного потомства в пределах комбинаций скрещивания C29 × R и 1R(1A) × R.

Первый анализ хромосомного состава растений проведен нами в F₃ гибридов. В пределах комбинации скрещивания C29 × R анализировали потомство наиболее фертильного растения F₂, обозначенного как № 10-1, в пределах комбинации скрещивания 1R(1A) × R – потомство гибрида № 7-4. Результаты анализа представлены в табл. 1.

Как видно из данных табл. 1, в гибридном материале комбинации скрещивания C29 × R четко прослеживается тенденция к сохранению полных наборов хромосом мягкой пшеницы и ржи и формированию вследствие этого октоплоидных тритикале ($2n = 8x = 56$, геном AABBDDRR) с незначительным уровнем анеуплоидии, свойственной пшенично-ржаным гибридам этого уровня плоидности. Случаи нестабильности кариотипа отмечаются в следующих гомеологических группах: 3-й (у двух растений отсутствует пара хромосом 3R), 5-й (одно растение является трисомным по хромосоме 5R) и 7-й (трисомия по 7D у одного растения). Случай трисомии по хромосоме R-генома отмечен также в 6-й гомеологической группе.

В то же время в гибридном материале от скрещивания 1R(1A) × R отмечается тенденция к элиминации из кариотипа хромосом R-генома: пары хромосом ржи выявляются лишь в 1, 2 и 4-й гомеологических группах, причем если в 1-й группе они, как правило, замещают пару хромосом A-генома (как и у исходной замещенной линии пшеницы), то во 2-й и 4-й группах эти пары являются дополнительными к полному комплексу хромосом мягкой пшеницы, что предполагает цитологическую нестабильность гибрида и может привести к их элиминации в последующих поколениях гибридных растений.

Особого внимания заслуживает тот факт, что во 2-й гомеологической группе пару образуют не исходные хромосомы 2R, а телоцентрики по длинному плечу этой хромосомы (рис. 1). Присутствие их в кариотипах всех проанализированных растений свидетельствует о том, что они образовались уже в F₁ гибридов в результате *misdivision* центромер унивалентных хромосом во время мейотического деления клетки.

В исследованном материале отмечаются также случаи образования телоцентрических хромосом В- и D-геномов пшеницы: 1BL (рис. 1, a), 4DS (рис. 1, b), 1BS (рис. 1, c) 7BL (рис. 1, d), 7DS и 7DL. У одного растения выявлена хромосомная абберрация по типу делеции – у хромосомы 5R отсутствует дистальная часть длинного плеча.

Исходя из полученных данных, в последующих поколениях гибридных форм можно ожидать образования пшенично-ржаных транслокаций по типу центрических слияний (робертсоновские транслокации). В пользу этого говорит тот факт, что одна такая транслокация (4BL.7RL) обнаружена уже в F₃ гибридов (рис. 2).

Следующий анализ хромосомного состава выполнен на материале гибридов F₅. Произошедшее в ходе смены поколений повышение фертильности гибридных форм позволило существенно расширить выборку исследованных растений – было кариотипировано потомство 4 гибридов, полученных от скрещивания C29 × R и являющихся потомками гибрида F₂ № 10-1, и потомство 25 гибридов из комбинации 1R(1A) × R, из которых 5 являлись потомками гибрида F₂ № 7-3,

Таблица 1. Хромосомный состав гибридов F₃ от скрещивания с рожью мягкой пшеницы и линии с 1R(1A)-замещением хромосом
 Table 1. The chromosomal composition of F₃ hybrids from crossing with rye of soft wheat and a line with 1R(1A)-change of chromosomes

Номер растения F ₂	К-во хромосом	Гомеологичная группа										К-во растений
		C29 × R										
№ 10-1	54	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDDRRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	1
	55	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	1
	56	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	1
	54	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	1
	56	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	1
	1R(1A) × R											
№ 7-4	46	BDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	19
	46	ABDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	2	
	45	ABDDRR	AABDDRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
	47	BDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
	47	ABDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	5	
	47	BSDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
	45	BDDRR	AABDDRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	5	
	45	BDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	2	
	48	BDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
	44	BDDR	AABDDRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
	48	BDDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDDSDL	1	
	47	AABDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
	46	AABDDR	AABDDRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
	46	AABDDR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABLDD	1	
46	BBLDDR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1		
47	AABDDR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1		
46	ABDDR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1		
45	AABDDRR	AABDDRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	ABDD	AABDD	1	

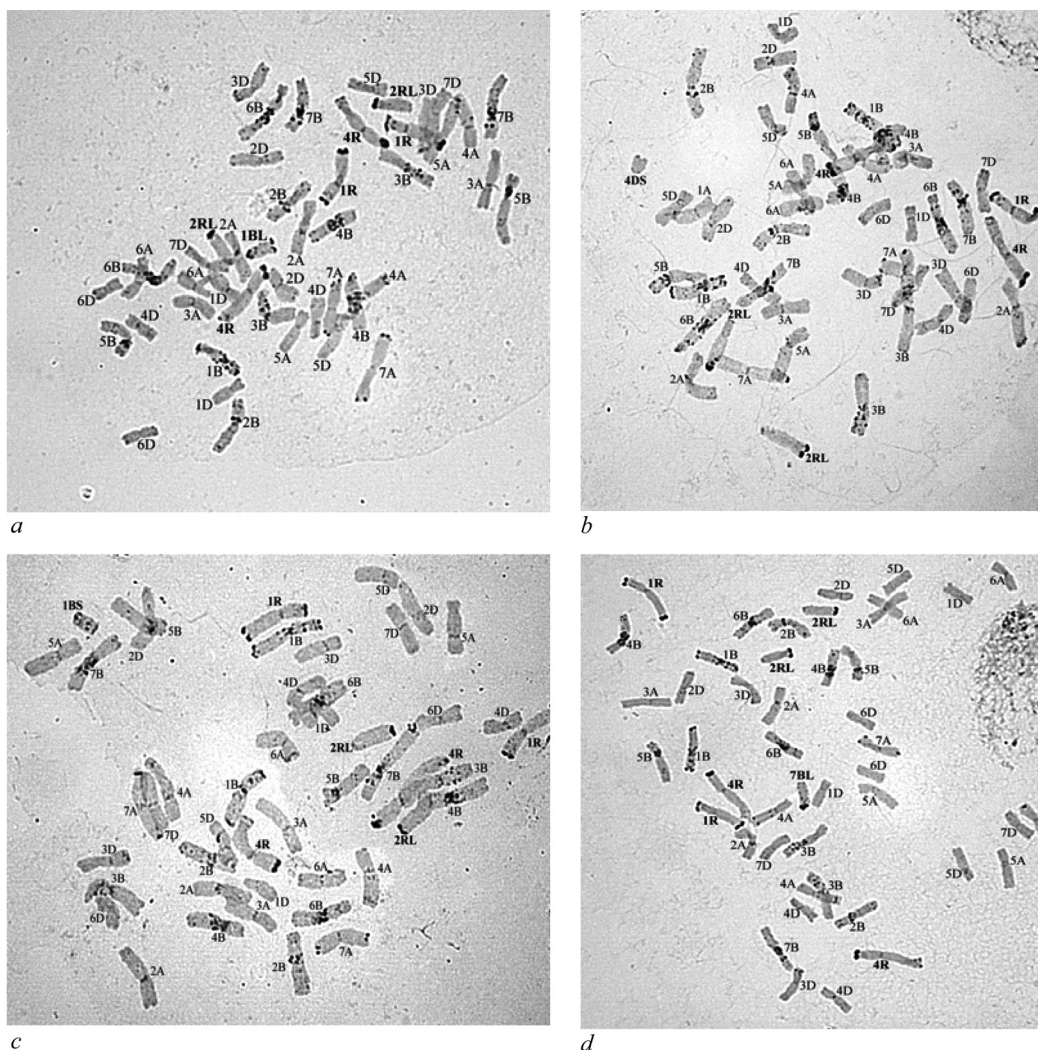


Рис. 1. Кариотипы растений F_3 от скрещивания $1R(1A) \times R$ с телоцентрическими хромосомами 2RL (a, b, c, d), 1BL (a), 4DS (b), 1BS (c) и 7BL (d). Обозначения телоцентрических хромосом и хромосом ржи выделены жирным шрифтом
 Fig. 1. Karyotypes of plants F_3 from crossing $1R(1A) \times R$ with telocentric chromosomes 2RL (a, b, c, d), 1BL (a), 4DS (b), 1BS (c) and 7BL (d)

5 – потомками гибрида F_2 № 7-4 и 15 – потомками гибрида F_2 № 7-5. Результаты анализа представлены в табл. 2.

Следует отметить, что данные хромосомного анализа гибридов F_3 позволяют не только мониторить процесс интрогрессии хроматина ржи в геном мягкой пшеницы, но на примере потомств растений № 10-1 и № 7-4 проследить динамику стабилизации кариотипа в ранних поколениях гибридных форм пшеницы.

В F_3 гибридов $C29 \times R$ отмечено сохранение октоплоидного уровня ploidy растений с незначительным уровнем анеуплоидии ($\pm 1-2$ хромосомы). Гомеологичные группы 1–4 и 7, за редким исключением, содержат свойственный октоплоидным тритикале набор хромосом AABBDDRR. Незначительная нестабильность состава обнаружена в 5-й группе: если в потомстве растения F_2 № 10-1 выявлен случай трисомного состояния хромосомы 5R, то в F_3 идентифицированы кариотипы с наличием телоцентриков 5RS и 5RL (рис. 3), образовавшихся, как можно предположить, в результате *misdivision* центромеры добавочной унивалентной хромосомы 5R.

Сопоставление результатов хромосомного анализа гибридов F_3 и F_5 в потомстве растения № 7-4 от скрещивания $1R(1A) \times R$ подтверждает выявленную ранее тенденцию к элиминации из кариотипов гибридных форм пшеницы хромосом R-генома. В этом плане особо следует отметить полную элиминацию телоцентрических хромосом 2RL, которые у гибридов F_3 выявлены в дисомном

		IR _v (1A) × R № 7-5									
51-9	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
	44	BBDDRRRS	AABBDD	AABBDD	ABDDRRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	43	BBDDRRRL	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
52-7	46	BBDDRRRLRL	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	45	BBDDRRRL	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
54-6	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
54-9	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	45	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
54-11	44	BBDDRRS.RL-del	AABBDD	AABBDD	AABBDDRLRL	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	42	BBDDR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRL	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRL	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
55-3	42	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
55-10	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	3
	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
55-15	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
56-5	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	42	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDRRL	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRRS	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
56-8	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
57-5	42	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
	42	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AA DRRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
57-8	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AA DRRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABLBLDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	3
58-3	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABLBLDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABLBLDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AA DRRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	3
58-5	42	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AA DRRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	3
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABLBLDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
	45	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABLBLDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
58-9	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABLBLDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABB D	1

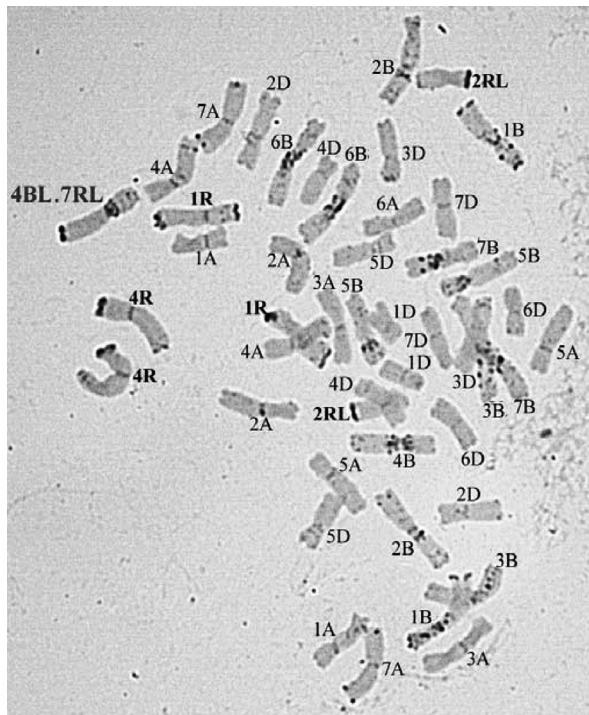


Рис. 2. Кариотип растения F₃ от скрещивания 1R(1A) × R с телоцентрической хромосомой 4BL.7RL
 Fig. 2. Karyotype of plant F₃ from crossing 1R(1A) × R with telocentric chromosome 4BL.7RL

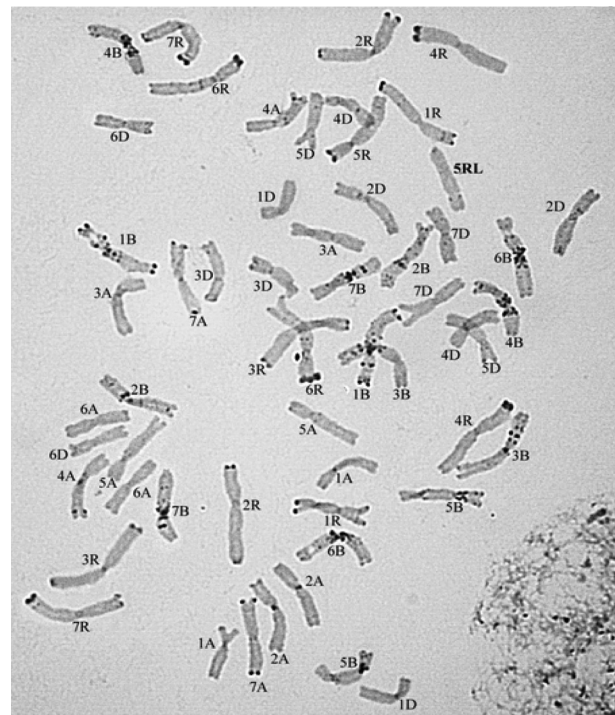


Рис. 3. Кариотип 56-хромосомного растения F₅ от скрещивания C29 × R с телоцентрической хромосомой 5RL
 Fig. 3. Karyotype of 56-chromosome plant F₅ from crossing C29 × R with telocentric chromosome 5RL

состоянии у каждого проанализированного растения. Таким образом, к четвертому поколению пары хромосом R-генома сохранились лишь в 1-й и 4-й гомеологичных группах (рис. 4).

При этом в 4-й группе у большинства растений отмечается моносомное состояние хромосомы 4D, что в случае ее элиминации из кариотипа в последующих поколениях гибридов приведет к формированию нового пшенично-ржаного замещения 4R(4D). Что касается хромосомных aberrаций, то в проанализированном материале F₄ (потомство № 7-4) обнаружено лишь одно растение с телоцентрической хромосомой 4BL.

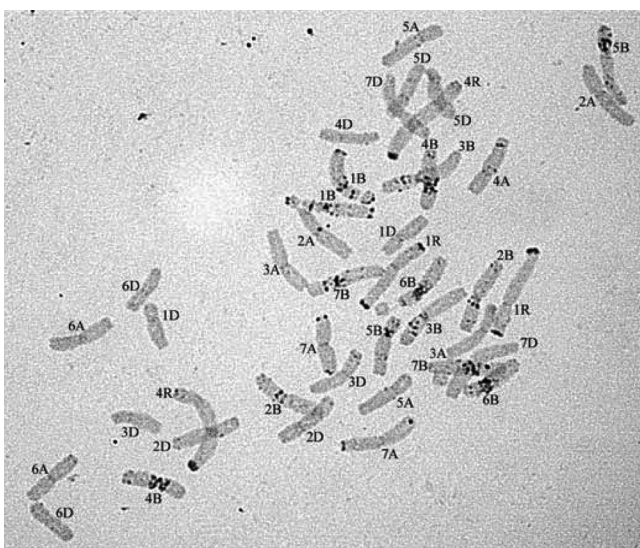


Рис. 4. Кариотип растения F₅ от скрещивания 1R(1A) × R с парами хромосом ржи 1R и 4R
 Fig. 4. Karyotype of plant F₅ from crossing 1R(1A) × R with a pairs of rye chromosomes 1R and 4R

Остальные гибриды F₅ (потомства растений F₂ № 7-3 и № 7-5) характеризовались сходной структурой кариотипа: хромосомы R-генома преимущественно в дисомном состоянии присутствовали лишь в 1-й и 4-й гомеологичных группах. При этом хромосома 1R замещала хромосому 1A, а пара 4R-хромосом была дополнительной к полному комплексу (AABBDD) хромосом мягкой пшеницы.

В потомстве растения № 54-11 намечился процесс элиминации из кариотипа 4R-хромосомы: из пяти исследованных растений пару нативных хромосом содержало лишь одно, одно растение было дисомным по телоцентрику 4RL, два – моносомными по этому же телоцентрику и одно в 4-й группе содержало только пары хромосом пшеницы – AABBDD.

Хромосома 4R отсутствовала также в потомстве всех растений № 46-13, 47-4 и 57-5.

Особо следует отметить случаи формирования в процессе стабилизации хромосомного состава 4-й группы новых типов межгеномных замещений. Так, в потомстве № 44-8 у одного растения вследствие моносомии по хромосомам 4A и 4B образовались моно-4R(4A)- и моно-4R(4B)-замещения хромосом. В потомстве № 51-9 идентифицировано моно-4R(4A)-замещение, а в потомстве № 52-7 – моно-4R(4B)-замещение. В потомстве № 49(12) в результате элиминации из кариотипа пары хромосом 4A сформировалось полноценное 4R(4A)-замещение хромосом, а в потомстве растения № 58-5 практически завершился процесс формирования межгеномного замещения 4R(4B): из 4 кариотипированных растений 3 имеют состав 4-й гомеологической группы AADDDR, а одно – AABDDR.

Из данных табл. 2 следует, что в гибридном материале от скрещивания $1R(1A) \times R$ к пятому поколению произошла полная стабилизация хромосомного состава 2, 3, 5, 6 и 7-й гомеологических групп в сторону мягкой пшеницы. Стабилизировалась также 1-я гомеологическая группа, в которой у подавляющего большинства растений хромосомный состав аналогичен таковому у исходной замещенной линии пшеницы, т. е. содержит межгеномное замещение $1R(1A)$. Лишь в потомстве растения № 7-3 отмечено два случая наличия в 1-й группе дополнительных телоцентриков 1RL, которые скорее всего будут подвержены элиминации в одном из следующих поколений, как это произошло с телоцентрическими хромосомами 2RL.

Самой нестабильной в гибридном материале остается 4-я гомеологическая группа, в которой помимо телоцентрических хромосом 4RL встречаются телоцентрики 4BL (в потомстве № 58-9 все растения характеризуются наличием 4BL в дисомном состоянии, у № 58-3 три растения содержат 4BL в дисомном состоянии, а одно – в моносомном наряду с нативной хромосомой 4B).

В целом к пятому поколению количество телоцентриков, образованных хромосомами пшеницы, существенно уменьшилось. Вопреки нашим ожиданиям, не выявлено также случаев образования новых пшенично-ржаных транслокаций. На основании полученных данных можно сделать вывод, что образование телоцентрических хромосом хотя и является главной предпосылкой формирования транслокаций по типу *centric break-fusion*, однако не во всякой генотипической среде эта предпосылка реализуется.

Заключение. Результаты проведенного исследования свидетельствуют о существенном влиянии межгеномного замещения $1R(1A)$ на процесс стабилизации амфигаплоида ABDR. Если в материале от скрещивания $C29 \times R$ уже в F_3 все растения имеют геномную структуру AABBDDR с небольшим уровнем анеуплоидии преимущественно по хромосомам R-генома, то у гибридов $1R(1A) \times R$ наблюдается постепенная элиминация из кариотипа хромосом ржи. В F_5 пары гомологов ржи отмечены только в 1-й и 4-й гомологических группах, причем пара 4R у одних растений присутствует как дополнительная к полному комплекту хромосом пшеницы (AABBD), у других – отсутствует, а в потомстве отдельных растений F_4 отмечено формирование межгеномных замещений 4R(4A) и 4R(4B). Кроме того, присутствие у амфигаплоида $1R(1A)$ -замещения вызывает нестабильность хромосом пшеницы в ранних поколениях гибридных форм, что выражается в образовании телоцентрических хромосом, которые, однако, к F_5 элиминируют из кариотипа. В целом, преобладающей тенденцией стабилизации кариотипа в материале от скрещивания $1R(1A) \times R$ является возврат к исходной пшенично-ржаной замещенной линии. Полученные данные свидетельствуют о возможности использования уже созданных пшенично-ржаных линий для получения новых типов пшенично-ржаных рекомбинаций.

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований № Б15СО-030 и бюджетного проекта Института цитологии и генетики Сибирского отделения РАН № 0324-2016-0001.

Acknowledgements. The study was supported by Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (BRFFR B15CO-030) and by the IC&G Budgetary Project no. 0324-2016-0001.

Список использованных источников

1. Mettin, D. Additional evidence on spontaneous 1B/1R wheat-rye substitutions and translocations / D. Mettin, W. D. Bluthner, R. Schlegel // Proceedings of the 4th International wheat genetics symposium, University of Missouri, Columbia, Missouri, USA, August 6–11, 1973 / Univ. of Missouri ; ed. : E. R. Sears, L. M. S. Sears. – Columbia, 1973. – P. 179–184.

2. Zeller, F. J. Cytologie und Krankheitsresistenz einer 1A/1R- und mehrerer 1B/1R Weizen-Roggen-Translokationsorten / F. J. Zeller, E. Fuchs // *Ztchr. für Pflanzenzüchtung*. – 1983. – Bd. 90, N 4. – S. 285–296.
3. Heun, M. Identification of wheat powdery mildew resistance genes by analysing host-pathogen interactions / M. Heun, G. Fischbeck // *Plant Breeding*. – 1987. – Vol. 98, N 2. – P. 124–129.
4. Schlegel, R. About the origin of 1RS.1BL wheat-rye chromosome translocations from Germany / R. Schlegel, V. Korzun // *Plant Breeding*. – 1997. – Vol. 116, N 6. – P. 537–540.
5. McKendry, A. L. Effect of 1RS.1BL on agronomic performance of soft red winter wheat / A. L. McKendry, D. N. Tague, K. E. Miskin // *Crop Science*. – 1996. – Vol. 36, N 8. – P. 844–847.
6. Lelley, T. Influence of 1BL.1RS wheat-rye chromosome translocation on genotype by environment interaction / T. Lelley, C. Eder, H. Grausgruber // *J. of Cereal Science*. – 2004. – Vol. 39, N 3. – P. 313–320.
7. Rabinovich, S. V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. / S. V. Rabinovich // *Euphytica*. – 1998. – Vol. 100, N 1–3. – P. 323–340.
8. Yang, Z. J. Expression of gene *Pm8* for resistance to powdery mildew in wheat from Sichuan / Z. J. Yang, Z. L. Ren // *J. of Sichuan Agr. Univ.* – 1997. – Vol. 15, N 4. – P. 452–456.
9. Molecular cytogenetic characterization of a new wheat-rye 4R chromosome translocation line resistant to powdery mildew / D. G. An [et al.] // *Chromosome Research*. – 2013. – Vol. 21, N 4. – P. 419–432.
10. *Secale cereale* inter-microsatellites (SCIMs): chromosomal location and genetic inheritance / M. V. Camacho [et al.] // *Genetica*. – 2005. – Vol. 123, N 3. – P. 303–311.
11. Attempts to transfer Russian wheat aphid resistance from a rye chromosome in Russian triticale to wheat / A. J. Lukaszewski [et al.] // *Crop Science*. – 2001. – Vol. 41, N 6. – P. 1743–1749.
12. Crespo-Herrera, L. A. A systematic review of rye (*Secale cereale* L.) as a source of resistance to pathogens and pests in wheat (*Triticum aestivum* L.) / L. A. Crespo-Herrera, L. Garckava-Gustavsson, I. Ahman // *Hereditas*. – 2017. – Vol. 154, N 14. – P. 1–9.
13. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* (Poaceae) / E. D. Badaeva [et al.] // *Plant Systematics and Evolution*. – 1994. – Vol. 192, N 1–2. – P. 117–145.
14. «Chromosomal passport» of *Triticum aestivum* L. em Thell. cv. Chinese Spring and standardization of chromosomal analysis of cereals / E. D. Badaeva [et al.] // *Cereal Research Communications*. – 1990. – Vol. 18, N 4. – P. 273–281.
15. Silkova, O. G. Patterns of meiosis in ABDR amphihaploids depend on the specific type of univalent chromosome division / O. G. Silkova, A. I. Shchapova, V. K. Shumny // *Euphytica*. – 2011. – Vol. 178, N 3. – P. 415–426.
16. Silkova, O. G. Sister chromatid separation and monopolar spindle organization in the first meiosis as two mechanisms of unreduced gametes formation in wheat-rye hybrids / O. G. Silkova, D. B. Loginova // *Plant Reproduction*. – 2016. – Vol. 29, N 1–2. – P. 199–213.

References

1. Mettin D., Bluthner W. D., Schlegel R. Additional evidence on spontaneous 1B/1R wheat-rye substitutions and translocations. *Proceedings of the 4th International wheat genetics symposium* (Columbia, Missouri, USA, August 6–11, 1973). Columbia, 1973, pp. 179–184.
2. Zeller F. J., Fuchs E. Cytologie und Krankheitsresistenz einer 1A/1R- und mehrerer 1B/1R Weizen-Roggen-Translokationsorten. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*, 1983, Bd. 90, no. 4, pp. 285–296.
3. Heun M., Fischbeck G. Identification of wheat powdery mildew resistance genes by analysing host-pathogen interactions. *Plant Breeding*, 1987, vol. 98, no. 2, pp. 124–129. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1987.tb01104.x
4. Schlege R., Korzun R. About the origin of 1RS.1BL wheat-rye chromosome translocations from Germany. *Plant Breeding*, 1997, vol. 116, no. 6, pp. 537–540. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1997.tb02186.x
5. McKendry A. L., Tague D. N., Miskin K. E. Effect of 1RS.1BL on agronomic performance of soft red winter wheat. *Crop Science*, 1996, vol. 36, no. 8, pp. 844–847. DOI: 10.2135/cropsci1996.0011183X003600040003x
6. Lelley T., Eder C., Grausgruber H. Influence of 1BL.1RS wheat-rye chromosome translocation on genotype by environment interaction. *Journal of Cereal Science*, 2004, vol. 39, no. 3, pp. 313–320. DOI: 10.1016/j.jcs.2003.11.003
7. Rabinovich S. V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. *Euphytica*, 1998, vol. 100, no. 1–3, pp. 323–340. DOI: 10.1023/A:1018361819215
8. Yang Z. J., Ren Z. L. Expression of gene *Pm8* for resistance to powdery mildew in wheat from Sichuan. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 1997, vol. 15, no. 4, pp. 452–456.
9. An D., Zheng Q., Zhou Y., Ma P., Lv Z., Li L., Li B., Luo Q., Xu H., Xu Y. Molecular cytogenetic characterization of a new wheat-rye 4R chromosome translocation line resistant to powdery mildew. *Chromosome Research*, 2013, vol. 21, no. 4, pp. 419–432. DOI: 10.1007/s10577-013-9366-8
10. Camacho M. V., Matos M., González C., Pérez-Flores V., Pernaut B., Pinto-Carnide O., Benito C. *Secale cereale* inter-microsatellites (SCIMs): chromosomal location and genetic inheritance. *Genetica*, 2005, vol. 123, no. 3, pp. 303–311. DOI: 10.1007/s10709-004-5553-z
11. Lukaszewski A. J., Porter D. R., Baker C. A., Rybka K., Lapinski B. Attempts to transfer Russian wheat aphid resistance from a rye chromosome in Russian triticale to wheat. *Crop Science*, 2001, vol. 41, no. 6, pp. 1743–1749. DOI: 10.2135/cropsci2001.1743
12. Crespo-Herrera L. A., Garckava-Gustavsson L., Ahman I. A systematic review of rye (*Secale cereale* L.) as a source of resistance to pathogens and pests in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Hereditas*, 2017, vol. 154, no. 14, pp. 1–9. DOI: 10.1186/s41065-017-0033-5

13. Badaeva E. D., Badaev N. S., Gill B. S., Filatenko A. A. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 1994, vol. 192, no. 1–2, pp. 117–145. DOI: 10.1007/BF00985912

14. Badaeva E. D., Sozinova L. F., Badaev N. S., Muravenko O. V., Zelenin A. V. «Chromosomal passport» of *Triticum aestivum* L. em Thell. cv. Chinese Spring and standartization of chromosomal analysis of cereals. *Cereal Research Communications*, 1990, vol. 18, no. 4, pp. 273–281.

15. Silkova O. G., Shchapova A. I., Shumny V. K. Patterns of meiosis in ABDR amphihaploids depend on the specific type of univalent chromosome division. *Euphytica*, 2011, vol. 178, no. 3, pp. 415–426. DOI: 10.1007/s10681-010-0325-6

16. Silkova O. G., Loginova D. B. Sister chromatid separation and monopolar spindle organization in the first meiosis as two mechanisms of unreduced gametes formation in wheat-rye hybrids. *Plant Reproduction*, 2016, vol. 29, no. 1–2, pp. 199–213. DOI: 10.1007/s00497-016-0279-5

Информация об авторах

Дубовец Надежда Ивановна – д-р биол. наук, доцент, гл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: N.I.Dubovets@igc.by.

Бондаревич Елена Борисовна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Соловей Лилия Алексеевна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Сычева Елена Анатольевна – канд. биол. наук, заместитель директора по научной работе. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Силкова Ольга Геннадьевна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН (пр. Акад. Лаврентьева, 10, 630090, г. Новосибирск, Российская Федерация).

Information about the authors

Nadezhda I. Dubovets – D. Sc. (Biol.), Assistant Professor, Chief researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: N.I.Dubovets@igc.by.

Elena B. Bondarevich – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Lilia A. Solovey – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Elena A. Sycheva – Ph. D. (Biol.), Deputy Director for Research. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Olga G. Silkova – Ph. D. (Biol.), Leading researcher. Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of Russian Academy of Sciences (10, Lavrentyev Ave., 630090, Novosibirsk, Russian Federation).

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 635.21:575.222.73:577.21:631.527.3:632.938.1

Поступила в редакцию 17.10.2017

Received 17.10.2017

Е. В. Воронкова, В. И. Лукша, А. В. Левый, О. Н. Гукасян, А. П. Ермишин

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ДНК-МАРКИРОВАНИЕ НОВОГО ГЕНА УСТОЙЧИВОСТИ К PVY, ИНТРОГРЕССИРОВАННОГО В ГЕНОМ КУЛЬТУРНОГО КАРТОФЕЛЯ ОТ ДИКОГО АЛЛОТЕТРАПЛОИДНОГО ВИДА *SOLANUM STOLONIFERUM*

Аннотация. Изучена расщепляющаяся по признаку экстремальной устойчивости к Y-вирусу картофеля популяция межвидовых гибридов, полученных с использованием дикого аллотетраплоидного вида *Solanum stoloniferum*. RAPD-ПЦР-анализ некоторых высокоустойчивых гибридов показал наличие специфического фрагмента OPA18₆₀₀, отсутствовавшего у неустойчивых к вирусу образцов, а изучение нуклеотидной последовательности этого фрагмента с помощью автоматического анализатора позволило выявить его полную идентичность с последовательностью гена пероксидазы пятого типа культурного картофеля и высокую схожесть (более 90 %) с генами медного шаперона разных видов рода *Solanum*. Полученные данные свидетельствуют о функциональной схожести изученной последовательности с генами ответа растительной клетки на стрессовое воздействие патогенов. Последовательность картирована на хромосоме V. Учитывая наличие расщепления в популяции по локусу OPA18₆₀₀ при моногенном наследовании признака устойчивости и его гомологии с генами, кодирующими пероксидазы, предполагается, что данная последовательность не является частью собственно R-гена устойчивости к PVY, а относится к локусу, близко расположенному к гену NBS-LRR-типа и cosegregantно с ним наследуемому. Это дает основание для создания на основе выявленной нуклеотидной последовательности сиквенс-специфического ПЦР-маркера для идентификации источников устойчивости к PVY среди гибридов, полученных на основе аллотетраплоидного вида *S. stoloniferum*.

Ключевые слова: картофель, *Solanum stoloniferum*, межвидовые гибриды, устойчивость к PVY, ДНК-маркирование

Для цитирования: ДНК-маркирование нового гена устойчивости к PVY, интрогрессированного в геном культурного картофеля от дикого аллотетраплоидного вида *Solanum stoloniferum* / Е. В. Воронкова [и др.] // Вестн. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 64–72.

E. V. Voronkova, V. I. Luksha, A. V. Levy, O. N. Gukasian, A. P. Yermishin

Institute of Genetic and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

DNA-MARKING OF THE NOVEL PVY RESISTANCE GENE INTROGRESSED INTO GENOME OF CULTIVATED POTATOES FROM WILD ALLOTETRAPLOID SPECIES *SOLANUM STOLONIFERUM*

Abstract. It has been revealed by means of RAPD-PCR analysis that some genotypes of segregating population of interspecific hybrids originated from wild allotetraploid potato species *Solanum stoloniferum* that had extreme resistance to potato virus Y (PVY) possessed specific fragment OPA18₆₀₀ which was absent in susceptible to PVY hybrids. The DNA sequence analysis of this fragment has shown its full identity to the nucleotide sequence of peroxidase V type gene of cultivated potatoes and high homology (more than 90 %) with genes of copper shaperon of different *Solanum* species. This indicates on functional similarity of studied sequence with genes of plant cell response on stresses caused by pathogen. The sequence is mapped to V chromosome. Taking into consideration the fact of segregation on OPA18₆₀₀ at monogenic inheritance of the character of PVY resistance and of its homology with peroxidase gene, it was supposed that this sequence is not a fragment of PVY resistance R-gene of NBS-LRR-type but is nearby located and cosegregated with such unknown R-gene. This founds the development of sequence-specific PCR-marker for identification of genotypes with PVY resistance among the interspecific hybrids originated from *S. stoloniferum*.

Keywords: potato, *Solanum stoloniferum*, interspecies hybrids, PVY resistance, DNA-marking

For citation: Voronkova E. V., Luksha V. I., Levy A. V., Gukasian O. N., Yermishin A. P. DNA-marking of the novel PVY resistance gene introgressed into genome of cultivated potatoes from wild allotetraploid species *Solanum stoloniferum*. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 64–72 (in Russian).

Введение. Среди возбудителей болезней картофеля особое место занимает Y-вирус картофеля (PVY). При поражении им растений возможна потеря от 10 до 80 % урожая, а при синергидном взаимодействии с другими вирусами – практически полная его потеря [1]. Для этого вируса характерна широкая распространенность в мире и генетическое разнообразие выделенных

изолятов [2]. Проблема его контроля осложняется возможностью распространения вирусной инфекции как посредством клубней при репродуцировании и размножении семенного картофеля, так и путем переноса сосущими насекомыми [1, 2].

Наиболее перспективным методом защиты картофеля от PVY является выращивание сортов, несущих эффективные гены устойчивости к этому патогену, и прежде всего генов экстремальной (крайней) устойчивости (ER – extremal resistance) [3–9]. Одним из наиболее ценных источников ER-генов является мексиканский аллотетраплоидный дикий вид картофеля *Solanum stoloniferum* Schlecht. & Bouchet [3–7]. Однако, несмотря на то что этот вид используют в селекции достаточно давно, из-за жестких репродуктивных барьеров лишь небольшое количество его генов удалось интрогрессировать культурному картофелю. Расширение генетического разнообразия *S. stoloniferum* в селекционном материале, в том числе интрогрессия новых генов устойчивости к PVY, будет способствовать созданию сортов картофеля с высокой устойчивостью к широкому спектру штаммов PVY, так как обеспечит возможность «пирамидирования» разных ER-генов в одном генотипе.

В ходе исследований, проведенных в лаборатории генетики картофеля ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси», обнаружен новый тип диплоидных гибридов, образующийся при скрещивании аллотетраплоидных диких видов и дигиплоидов культурного картофеля *S. tuberosum*, что дает возможность существенно расширить использование генофонда аллотетраплоидных видов в селекции. В частности, получены уникальные диплоидные межвидовые гибриды картофеля на основе *S. stoloniferum*, обладающие высокой устойчивостью к обычному и некротическому штаммам Y-вируса. Молекулярно-генетический анализ не выявил у них ПЦР-маркеров известных генов *Rysto* и *Ryf-sto* [6, 7] дикого вида, что предполагает интрогрессию в гибриды нового гена устойчивости к PVY. Генетический анализ расщепляющейся по устойчивости к PVY гибридной популяции показал доминантный моногенный характер наследования признака [10].

Цель исследования – разработка сиквенс-специфического ДНК-маркера, пригодного для детекции нового гена устойчивости к PVY в селекционном материале картофеля в рамках программ маркер-ассоциированной селекции.

В задачи настоящей работы входило выявление ПЦР-локусов межвидовых гибридов на основе *S. stoloniferum*, косегрегирующих с экстремальной устойчивостью к PVY, определение нуклеотидной последовательности одного из них и анализ ее схожести с известными последовательностями ДНК, представленными в международных базах данных. Предполагалось, что полученные данные позволят ответить на следующие вопросы: 1) является ли изучаемый фрагмент ДНК составной частью нового гена устойчивости к PVY или этот локус сцеплен с этим геном; 2) если второе, то играет ли этот локус активную роль в механизме устойчивости, или является нейтральным маркером, косегрегирующим с геном устойчивости.

Материалы и методы исследования. В качестве материала использовали ДНК 87 гибридов, отобранных в расщепляющейся по признаку ER к PVY популяции IGC 08/13.n., полученной при опылении устойчивого к PVY генотипа IGC 02/183.17 (BC1 (sto × tbr) × tbr) аналогичным по происхождению неустойчивым IGC 02/185.1. Отбор высокоустойчивых и чувствительных к вирусной инфекции гибридов осуществляли по результатам тестирования методом ELISA первого и второго клубневых поколений гибридов популяции IGC 08/13.n. после искусственного заражения обычным (PVY⁰) штаммом Y-вируса. К группе ER отнесли 10 гибридов с оптической плотностью при ELISA 0,0–0,009, к группе неустойчивых (S) – генотипы с оптической плотностью более 1,8 [10].

Полиморфизм ДНК-локусов, ассоциированных с устойчивостью к PVY, определяли с использованием набора из 19 RAPD-праймеров серий OPA, OPB, OPC, OPD и OPE (Operon Technologies, Alameda, California, США) и двух ISSR праймеров – UBC857 и UBC864 (University of British Columbia, Канада). Праймеры синтезированы в ОДО «Праймтех» (г. Минск, Беларусь).

Выделение и очистку ДНК без обработки РНК-азой проводили с использованием наборов DNA purification Kit производства фирмы Thermo Scientific (Европейский союз) в соответствии с рекомендациями производителя и рядом модификаций, разработанных нами специально для выделения ДНК из растительных тканей картофеля [11]. Концентрацию и степень очистки ДНК проверяли на спектрофотометре и путем нанесения на агарозный гель. Во втором случае для опре-

деления молекулярного веса ДНК образцов использовали маркер молекулярного веса M1000 (DIALAT Ltd, г. Москва, Россия).

Реакционная смесь для одной ПЦР-реакции при проведении RAPD-анализа в пересчете на 10 мкл содержала: 1 мкл 10 × буфера для BioTaq polymerase, DIALAT Ltd (г. Москва, Россия); 0,2 мкМ праймера; 4 мМ MgCl₂; 0,2 мМ каждого dNTP; 1 ед. BioTaq polymerase (DIALAT Ltd) и 20 нг ДНК исследуемого образца. Программа для ПЦР-реакции: денатурация – 5 мин при 94 °С; далее 35 циклов по 30 с при 94 °С, 30 с при 36 °С и 1 мин при 72 °С; финальная элонгация в течение 7 мин при 72 °С. Длину амплифицированных фрагментов ДНК определяли при горизонтальном электрофорезе в агарозном геле с добавлением бромистого этидия, используя стандартный маркер длин фрагментов ДНК 100 bp + 1,5 Kb + 3 Kb (M27) (DIALAT Ltd).

Уровень взаимосвязи признаков наличия RAPD-фрагментов определенного размера и устойчивости к патогену определяли на основании величины коэффициента корреляции по Спирмену (r_s).

Секвенированию подвергали ПЦР-фрагмент OPA18₆₀₀, наличие которого у образцов в высокой степени коррелировало с наличием ER. Соответствующие фрагменты выделяли из ДНК гибридов IGC 08/13.16, IGC 08/13.31, IGC 08/13.51 и IGC 08/13.79, отобранных, по данным ELISA, как обладающие экстремальной устойчивостью к вирусу. Выделение ПЦР-фрагмента OPA18₆₀₀ из геля и очистку осуществляли отдельно для каждого из генотипов с помощью набора Nucleo Spin ExtractII Nucleic Acid and Protein Purification Kit (Macherey Nagel, Германия). Секвенирование фрагментов осуществляли в ЦКП «Геном» (ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси») на автоматическом анализаторе Applied Biosystems 3500 с использованием реактивов из Applied Biosystems Inc. BigDye Terminator v3.1. Cycle Sequencing Kit.

Для получения точных данных о нуклеотидной последовательности ПЦР-локусов с помощью автоматического анализатора проводили трехкратное секвенирование одновременно четырех названных выше устойчивых к PVY гибридов с последующим суммарным анализом, позволяющим соединить фрагменты в единый контиг. Редактирование суммарной нуклеотидной последовательности и анализ результатов секвенирования осуществляли с помощью пакета программ Chromas Pro Version 1.5. Степень идентичности полученных последовательностей последовательностям, включенным в базы данных NCBI и EBI, определяли при помощи пакетов программ NCBI Standard Nucleotide BLAST по процедуре blastn и пакетов программ поисковой системы FASTA по процедуре Nucleotide Similarity Search, TFASTX ENA sequence EMBL-EBI.

Результаты и их обсуждение. Первым этапом создания сиквенс-специфических ПЦР-маркеров для идентификации генов является поиск полиморфизмов по каким-либо молекулярным локусам, наличие которых коррелирует с соответствующим фенотипическим признаком в определенной выборке генотипов [12, 13].

В нашей работе по маркированию признака экстремальной устойчивости к Y-вирусу в расщепляющейся популяции диплоидных межвидовых гибридов картофеля, созданных при участии *S. stoloniferum*, использованы 18 RAPD и 2 ISSR праймеры. Данные RAPD ПЦР-анализа представлены в табл. 1. Полиморфизм, который позволял бы выявлять все без исключения резистентные генотипы с помощью данного набора произвольных ПЦР-маркеров нами не обнаружен. Наиболее полиморфными оказались праймеры OPA3 и OPA18, с помощью которых выявлено наличие специфических RAPD-локусов размером 1800 и 600 п. н. соответственно у значительной части устойчивых генотипов и его отсутствие у всех неустойчивых. Результаты корреляционного анализа подтвердили наличие высокодостоверной (при $p < 0,01$) зависимости между присутствием у гибридов фрагментов OPA3₁₈₀₀ и OPA18₆₀₀ и высокой устойчивостью к PVY ($r_s = 0,765$ и $r_s = 0,731$ соответственно). Несмотря на то что частота встречаемости у ER гибридов локуса OPA3₁₈₀₀ была несколько выше, для дальнейшего анализа с целью создания на его основе сиквенс-специфического маркера нами выбран фрагмент OPA18₆₀₀, отличающийся не только наличием высокой корреляции с ER, но и оптимальным размером для осуществления качественного секвенирования на основе амплифицированного фрагмента без дополнительного клонирования фрагментов локуса в *Escherichia coli*.

Анализ секвенированного фрагмента OPA18₆₀₀ с помощью двух поисковых систем – американской BLAST и европейской FASTA, охватывающих основные электронные базы данных по известным нуклеотидным и аминокислотным последовательностям растений, позволил вы-

Таблица 1. Распределение RAPD ПЦР-маркеров, специфичных для высокоустойчивых и неустойчивых к PVY⁰ генотипов картофеля из BSA-популяции IGC 08/13.nTable 1. Distribution of RAPD PCR-markers specific for highly resistant and susceptible to PVY⁰ potato genotypes from the IGC 08/13.n BSA population

№ генотипа	Генотип	Показатель оптической плотности при ELISA	RAPD-праймер и размер специфического фрагмента				
			OPA18 (600 п. н.)	OPA18 (1870 п. н.)	OPA3 (1800 п. н.)	OPA4 (360 п. н.)	OPD20 (720 п. н.)
1R	IGC 08/13.1	0,0	0	0	0	0	+
2R	IGC 08/13.12	0,0	0	0	0	0	0
3R	IGC 08/13.16	0,0	+	0	0	0	0
4R	IGC 08/13.24	0,0	0	0	0	+	0
5R	IGC 08/13.29	0,0	+	0	+	0	0
6R	IGC 08/13.31	0,0	+	+	+	0	0
7R	IGC 08/13.51	0,004	+	0	+	0	+
8R	IGC 08/13.76	0,001	0	0	+	0	0
9R	IGC 08/13.78	0,006	0	0	+	0	+
10R	IGC 08/13.79	0,0	+	0	+	0	0
BR	Смесь ДНК иммунных генотипов		+	0	+	0	0
S1	IGC 08/13.5	>2,0	0	+	0	+	+
S2	IGC 08/13.8	>2,0	0	0	0	+	0
S3	IGC 08/13.9	>2,0	0	+	0	0	0
S4	IGC 08/13.18	>2,0	0	+	0	+	0
S5	IGC 08/13.21	>2,0	0	0	0	0	0
S6	IGC 08/13.22	>2,0	0	+	0	+	0
S7	IGC 08/13.33	>2,0	0	+	0	+	0
S8	IGC 08/13.37	> 2,0	0	+	0	+	+
S9	IGC 08/13.38	> 2,0	0	+	0	+	+
S10	IGC 08/13.44	>2,0	0	0	0	+	+
S11	IGC 08/13.46	>2,0	0	+	0	+	+
S12	IGC 08/13.48	>2,0	0	+	0	+	0
S13	IGC 08/13.49	>2,0	0	+	0	+	+
S14	IGC 08/13.52	>2,0	0	0	0	+	+
S15	IGC 08/13.55	>2,0	0	+	0	+	0
S16	IGC 08/13.56	>2,0	0	+	0	+	+
S17	IGC 08/13.69	>2,0	0	0	0	+	+
S18	IGC 08/13.71	>2,0	0	+	0	+	0
BS	Смесь ДНК неустойчивых генотипов		0	+	0	+	+

Примечание. Генотипы: 1R–10R – с ER, устойчивые к вирусу (resistant); S1–S18 – неустойчивые к вирусу (susceptible); BR и BS – смесь (bulk) ДНК соответственно всех устойчивых и всех неустойчивых генотипов, включенных в анализ.

явить высокий уровень гомологии его 3'-концевого фрагмента размером около 200 нуклеотидов (от 30 до 40 % секвенированной области) с представленными в базах данных транскрибируемыми последовательностями нуклеотидов, кодирующих аминокислотную последовательность медного шаперона (СШ или АТХ1-белок транспорта меди) нескольких видов растений рода *Solanum* и полную идентичность последовательности гена пероксидазы пятого типа *S. tuberosum* (табл. 2). Выявлено также высокое перекрытие сиквентов OPA18₆₀₀ (до 74 %) с различными представителями рода *Solanum*, для которых в настоящее время осуществлено полногеномное секвенирование (картофель *S. tuberosum* и два вида томатов – *S. lycopersicum* и *S. pennellii*). Во всех случаях обнаружена гомология OPA18₆₀₀ и нуклеотидных последовательностей, характерных для хромосомы V. При этом ожидаемо наибольшая степень гомологии оказалась с последовательностью *S. tuberosum* (для различных клонированных фрагментов до 94,3 % гомологии).

Хотя мы связываем наличие экстремальной устойчивости к вирусной инфекции у межвидовых гибридов с присутствием генетического материала, интрогрессированного им от *S. stoloniferum*, следует отметить, что они являются потомством от беккроссирования межвидовых гибридов

Таблица 2. Уровень гомологии нуклеотидной последовательности, ассоциированной с экстремальной устойчивостью к Y-вирусу картофеля, с нуклеотидными последовательностями представителей рода *Solanum*, представленными в электронных базах данных NCBI и EBI

Table 2. The homology level of the nucleotide sequence associated with extreme resistance to the potato virus Y, with nucleotide sequences of the genus *Solanum* members, represented in electronic databases NCBI and EBI

Название известной ДНК/кДНК последовательности и ее происхождение	№ прототипа по NCBI и EBI (код доступа)	Уровень идентичности, %	Уровень перекрытия последовательностей, %
<i>Solanum tuberosum</i> , белок транспорта меди ATX1-типа (LOC102580838), мРНК	XM006345830.1	93	41
<i>Solanum lycopersicum</i> , медный шаперон (CCH), мРНК	NM_001247418.1	91	36
<i>Solanum chacoense</i> , медный шаперон, мРНК, полная редакция	EU526019.1	92	30
<i>Solanum chacoense</i> , медный шаперон, мРНК, полная редакция	EM_PL:EU526019	92,4	27
<i>Solanum tuberosum</i> , пероксидаза типа 5 (LOC102594431), мРНК	XM_006345938.1	100	6
EST289948, смешанный элиситор томата ВТИ <i>Lycopersicon esculentum</i> кДНК, клон cLET40E21, последовательность мРНК	EM_EST:AW096768	91	33
YTT13 <i>Lycopersicon esculentum</i> , листья, инокулированные <i>Phytophthora infestans</i> ; <i>Solanum lycopersicum</i> кДНК, последовательность мРНК	EM_EST:GT866010	91,4	27
<i>Solanum pennellii</i> , хромосома 5, полный геном	HG975444.1	90	43
<i>Solanum lycopersicum</i> , хромосома 5, полный геном	HG975517.1	90	74
<i>Solanum tuberosum</i> , хромосома 5, клон RH086I12	EM_HTG:AC238150	94,3	46
<i>Solanum tuberosum</i> , хромосома 5, клон RH203M15	EM_HTG:AC238416	94,3	46
<i>Solanum pennellii</i> , хромосома 5, полный геном	EM_PL:HG975444	89,7	38
<i>Solanum lycopersicum</i> , хромосома 5, полный геном	EM_PL:HG975517	89,7	38

F1 $sto \times tbr$ дигиплоидами культурного картофеля (*tbr*), т. е. несут двойную дозу генома *S. tuberosum*. Известно, что нуклеотидная последовательность различных геномов рода *Solanum* достаточно консервативна, гомология между ними составляет 80 % и более [12]. Поэтому присутствие генетического материала аллотетраплоидного вида, в особенности его А-генома, родственного *S. tuberosum*, при фрагментном анализе сиквенсов может быть малозаметным. Очевидно, этим объясняется и высокая, до 90 %, гомология изучаемого фрагмента с нуклеотидными последовательностями хромосомы V двух видов томатов – *S. pennellii* и *S. lycopersicum*.

На хромосоме V картофеля картировано более 10 R-генов и QTL, связанных с устойчивостью к разным патогенам: вирусам, цистообразующим нематодам и фитофторозу, которые образуют несколько кластеров, так называемых «горячих точек резистентности» (RHS – resistance hot spot). В один из таких кластеров входят два картированных гена устойчивости к X-вирусу – *Rx2* и *Nb*, обеспечивающие устойчивость соответственно ER и HS типа, и ген *R1* устойчивости к фитофторозу от *S. demissum* [12, 13]. Также на хромосоме V расположены еще несколько генов устойчивости к PVX, выявленные у разных видов картофеля [3, 5, 12, 13]. На хромосоме V не описано картированных генов устойчивости к PVY. Однако наличие нескольких различных по происхождению генов устойчивости к X-вирусу, а также присутствие на этой хромосоме гена *R1* от *S. demissum* свидетельствует о возможности обнаружения в этой же группе сцепления новых неизвестных генов устойчивости к другим вирусам, в частности к PVY от *S. stoloniferum*.

На структурное сходство секвенированного фрагмента OPA18₆₀₀ с последовательностями генов устойчивости указывает гомология с такими известными последовательностями, как пероксидаза типа 5 (LOC102594431), клонированная у *Solanum tuberosum*, EST289948 – смешанный элиситор, клонированный у томата ВТИ *Lycopersicon esculentum* (современное название *S. lycopersicum*), и, очевидно, фрагмент кДНК, клонированный из листьев генотипа YTT13 *Lycopersicon esculentum*, инокулированных *Phytophthora infestans* (табл. 2). По-видимому, секвенированная нами последовательность имеет структуру, свойственную последовательностям, кодирующим элиситорные белки, роль которых в формировании NBS-LRR устойчивости хорошо известна [14]. В частнос-

ти, пероксидазы участвуют во включении механизма узнавания на ранних этапах взаимодействия организма-реципиента и патогена по принципу «ген-на-ген» и способствуют возникновению реакции гиперчувствительности и программируемой гибели пораженной клетки за счет оксидативного взрыва, сопровождающегося выбросом свободных радикалов кислорода [14]. Экспериментально показано возникновение такого оксидативного механизма в формировании защитных функций клетки в ответ на проникновение аминокислот капсидного белка или других генных продуктов вируса табачной мозаики (TMV), вируса мозаики цветной капусты (CaMV) и вирусов группы *Potexvirus* [14]. Известно, что этот механизм включается не только при атаке вирусной инфекции, но и при воздействии на растения специфических элиситорных факторов других патогенов, например бактерий, что объясняет высокую (порядка 91 %) схожесть сиквенса OPA18₆₀₀ со смешанным элиситором томата или последовательностью кДНК, выявленной в инокулированных возбудителем фитофтороза листьях томата.

Высоким оказался уровень идентичности исследуемого локуса с последовательностями медного шаперона (СШ) и белка транспорта меди АТХ1, который является аналогом СШ [15]. Как видно из представленных на рисунке данных сравнения последовательностей, отличие, как правило, связано с однонуклеотидными заменами. Причем более высокая частота замен характерна для последовательностей как СШ, так и хромосомы V различных видов томата и, очевидно, связана с видоспецифическими особенностями сиквенса. В то время как идентичность полученного нами сиквенса и нуклеотидной последовательности пероксидазы картофеля оказалась полной (табл. 2, рисунок), обе они имеют одно и то же отличие от других близких по строению нуклео-

277	CCGCGATCAATGTACTTGGCCATCTATGTCATAGAAAATAACACTAAAATTCCTCAAC	335	OPA18-600
	CCGCGATCAATGTACTTGGCCATCTATGTCATAGAAAATAACACTAAAATTCCTCAAC		<i>S. tuberosum</i> chromosome 5
77015140	CCGCGATCAATGTACTTGGCCATCTATGTCATAGAAAATAACACTAAAATTCCTCAAC	77015081	<i>S. pennellii</i> chromosome 5
64151066	CCGCGATCAATGTACTTGGCCATCTATGTCATAGAAAATAACACTAAAATTCCTCAAC	64151007	<i>S. lycopersicum</i> chromosome 5
519	CAATGTACTTGGCCATCTATGTCATAGAAAATAACACTAAAATTCCTCAAC	460	<i>S. tuberosum</i> copper transport protein ATX1-like
379	CATAGAAAATAACACTAAAATTCCTCAAC	320	<i>S. lycopersicum</i> copper chaperone
336	TTATTGCAATTCGATTTCAA-CTATTACATAGGGGAATTCCTTGATAAGCTCCACTATG	394	OPA18-600
	TTATTGCAATTCGATTTCAA-CTATTACATAGGGGAATTCCTTGATAAGCTCCACTATG		<i>S. tuberosum</i> chromosome 5
77015080	TTATTGCAATTCGATTTCAA-CTATTACATAGGGGAATTCCTTGATAAGCTCCACTATG	77015021	<i>S. pennellii</i> chromosome 5
64151006	TTATTGCAATTCGATTTCAA-CTATTACATAGGGGAATTCCTTGATAAGCTCCACTATG	64150947	<i>S. lycopersicum</i> chromosome 5,
459	TTATTGCAATTCGATTTCAA-CTATTACATAAGGGGAATTCCTTGATAAGCTCCACTATG	400	<i>S. tuberosum</i> copper transport protein ATX1-like
319	TTATTGCAATTCGATTTCAA-CTATTACATAGGGGAATTCCTTGATAAGCTCCACTATG	260	<i>S. lycopersicum</i> copper chaperone
419	TTATTGCAATTCGATTTCAA-CTATTACATAGGGGAATTCCTTGATAAGCTCCACTATG	360	<i>S. chacoense</i> copper chaperone
395	CTCAAGCCTTAACATACAATTCC--AGCCATTATACACGAA-TCAAGCTGGACTAGCCGCT	453	OPA18-600
	CTCAAGCCTTAACATACAATTCC--AGCCATTATACACGAA-TCAAGCTGGACTAGCCGCT		<i>S. tuberosum</i> chromosome 5
77015020	CTCAAGCCTTAACATACAATTCC--AGCCATTATACACGAA-TCAAGCTGGACTAGCCGCT	77014961	<i>S. pennellii</i> chromosome 5
64150946	CTCAAGCCTTAACATACAATTCC--AGCCATTATACACGAA-TCAAGCTGGACTAGCCGCT	64150888	<i>S. lycopersicum</i> chromosome 5
399	CTCAAGCCTTAACATACAATTCC--AGCCATTATACACGAA-TCAAGCTGGACTAGCCGCT	341	<i>S. tuberosum</i> copper transport protein ATX1-like
259	CTCAAGCCTTAACATACAATTCC--AGCCATTATACACGAA-TCAAGCTGGACTAGCCGCT	201	<i>S. lycopersicum</i> copper chaperone
359	CTCAAGCCTTAACATACAATTCC--AGCCATTATACACGAA-TCAAGCTGGACTAGCCGCT	301	<i>S. chacoense</i> copper chaperone
	GCT 142		<i>S. tuberosum</i> peroxidase 5-like
454	TCTGTTTGAGCCGATTGCGCTGCTTCCCAGAAAAGATGTGGCTTTCCAGTCTTCGAC	510	OPA18-600
	TCTGTTTGAGCCGATTGCGCTGCTTCCCAGAAAAGATGTGGCTTTCCAGTCTTCGAC		<i>S. tuberosum</i> chromosome 5
77014960	TCTGTTTGAGCCGATTGCGCTGCTTCCCAGAAAAGATGTGGCTTTCCAGTCTTCGAC	77014901	<i>S. pennellii</i> chromosome 5
64150887	TCTGTTTGAGCCGATTGCGCTGCTTCCCAGAAAAGATGTGGCTTTCCAGTCTTCGAC	64150828	<i>S. lycopersicum</i> chromosome 5,
340	TCTGTTTGAGCCGATTGCGCTGCTTCCCAGAAAAGATGTGGCTTTCCAGTCTTCGAC	281	<i>S. tuberosum</i> copper transport protein ATX1-like
200	TCTGTTTGAGCCGATTGCGCTGCTTCCCAGAAAAGATGTGGCTTTCCAGTCTTCGAC	141	<i>S. lycopersicum</i> copper chaperone
300	TCTGTTTGAGCCGATTGCGCTGCTTCCCAGAAAAGATGTGGCTTTCCAGTCTTCGAC	241	<i>S. chacoense</i> copper chaperone
143	TCTGTTTGAGCCGATTGCGCTGCTTCCCAGAAAAGATGTGGCTTTCCAGTCTTCGAC	81	<i>S. tuberosum</i> peroxidase 5-like
511	-----ACAGCGTCTGGTTGAACATTGCCCTTCACGGTCACT	547	OPA18-600
	GTCTTGAGAACAGCGTCTGGTTGAACATTGCCCTTCACGGTCACT		<i>S. tuberosum</i> chromosome 5
77014900	GTCTTGAGAACAGCGTCTGGTTGAACATTGCCCTTCACGGTCACT	77014855	<i>S. pennellii</i> chromosome 5
64150827	GTCTTGAGAACAGCGTCTGGTTGAACATTGCCCTTCACGGTCACT	64150783	<i>S. lycopersicum</i> chromosome 5
380	GTCTTGAGAACAGCGTCTGGTTGAACATTGCCCTTCACGGTCACT	244	<i>S. tuberosum</i> copper transport protein ATX1-like
140	GTCTTGAGAACAGCGTCTGGTTGAACATTGCCCTTCACGGTCACT	124	<i>S. lycopersicum</i> copper chaperone
142	G		<i>S. chacoense</i> copper chaperone
80	-----ACAGCGTCTGGTTGAACATTGCCCTTCACGGTCACT	44	<i>S. tuberosum</i> peroxidase 5-like

Соответствие нуклеотидной последовательности локуса OPA18-600 последовательностям, зарегистрированным в электронных базах данных: хромосомы V (chromosome 5) картофеля *S. tuberosum* и томатов *S. pennellii* и *S. lycopersicum*; медного шаперона (copper chaperone, copper transport protein ATX1-like) картофеля видов *S. tuberosum* и *S. chacoense* и томата *S. lycopersicum*; пероксидазы картофеля *S. tuberosum* пятого типа (peroxidase 5-like)

Concordance of the nucleotide sequence of the locus OPA18-600 to sequences recorded in electronic databases: chromosome V (chromosome 5) of potato *S. tuberosum* and tomatoes *S. pennellii* and *S. lycopersicum*; copper chaperone, copper transport protein ATX1-like of potato species of *S. tuberosum* and *S. chacoense* and tomato *S. lycopersicum*; peroxidase 5-like type of potato *S. tuberosum*

тидных последовательностей, выявленных при поиске в базах данных, а именно наличие делеции размером 12 нуклеотидов.

Высокий уровень сходства с последовательностями ССН и АТХ1 на первый взгляд кажется несколько неожиданным. Шапероны представляют собой группу белков, весьма различных по своей структуре, но при этом обладающих общим свойством – взаимодействовать с другими белками, изменяя их структуру. Основная функция ССН – обеспечение гомеостаза ионов меди в клетке, в частности удаление их избытка [15]. Однако известно об антиоксидантной роли многих белков типа шаперонов, например группы белков температурного шока, поддерживающих гомеостаз клетки при воздействии стрессовых факторов [14].

Показана также роль белков-шаперонов в активации киназно-РНК-азного комплекса в эндоплазматическом ретикулуме при стрессовом воздействии на клетки. Это объединяет их в протекторной функциональности с пероксидазами. Так, защитная функция медного шаперона при взаимодействии растения и патогена была экспериментально продемонстрирована на примере растений томата, зараженных бактерией *Botritis cinerea* [15], а также на примере *Saccharomyces cerevisiae* и *Arabidopsis thaliana*. При этом в обоих случаях она заключалась в защите клеток от активных атомов кислорода наряду с функцией транспорта ионов меди. Предполагается также, что функционально шаперон связан с сигнальной системой рецептора этилена, который, как известно, является одним из наиболее значимых элиситоров и при абиотическом стрессе, и при взаимодействии растение–патоген [14].

По-видимому, изученная нами нуклеотидная последовательность локуса OPA18₆₀₀, сходная по строению с известными последовательностями медного шаперона и особенно пероксидазы, соответствует им по выполняемой функции и связана с кодированием сигнального белка-протектора с окислительными свойствами. Такой белок может быть одновременно элиситором для запуска работы R-гена устойчивости к PVY типа NBS-LRR (в соответствии с гипотезой наличия медиаторов при взаимодействии «ген-на-ген» [14]) и выполнять роль протектора при высвобождении свободных радикалов кислорода, сопровождающих реакцию гиперчувствительности, что предотвращает гибель инфицированных клеток. Результаты исследованной нами расщепляющейся популяции IGC08/13.n при заражении Y-вирусом картофеля показали отсутствие выраженной реакции гиперчувствительности у устойчивых генотипов [10].

Таким образом, есть основания полагать, что изученная последовательность локуса OPA18₆₀₀ не является частью собственно R-гена устойчивости к PVY, о чем свидетельствует наличие расщепления среди устойчивых гибридов по этому локусу. Очевидно, она относится к гену, близко расположенному к гену устойчивости к PVY типа NBS-LRR, и, возможно, образует с ним единый кластер, в пользу чего свидетельствует моногенный характер расщепления по признаку устойчивости в гибридной популяции. Выявленный при секвенировании фрагмент ДНК может служить основой для создания на его основе сиквенса-специфического ПЦР-маркера для идентификации источников устойчивости к PVY среди гибридов, полученных на основе аллотетраплоидного вида *S. stoloniferum*.

Заключение. Изучение расщепляющейся по признаку экстремальной устойчивости к Y-вирусу картофеля популяции гибридов, являющихся вторым беккроссным поколением диплоидных гибридов между дигаплоидами культурного картофеля и аллотетраплоидным мексиканским видом картофеля *S. stoloniferum*, с помощью ПЦР-анализа с произвольными праймерами позволило выявить у некоторых высокоустойчивых гибридов наличие специфического фрагмента OPA18₆₀₀, отсутствующего у неустойчивых к вирусу образцов. Анализ нуклеотидной последовательности этого фрагмента с помощью автоматического анализатора показал его полную идентичность последовательности гена пероксидазы пятого типа культурного картофеля и высокую схожесть (более 90 %) с генами медного шаперона разных видов рода *Solanum*, что говорит в пользу функциональной схожести изученной последовательности с генами ответа растительной клетки на стрессовое воздействие патогенов. Высокая идентичность нуклеотидной последовательности локуса OPA18₆₀₀ последовательности нуклеотидов, характерной для хромосомы V разных видов *Solanum*, для которых ранее было осуществлено полногеномное секвенирование, позволяет предположить его принадлежность к данной группе сцепления и тем самым подтверждает наличие

у гибридов фактора устойчивости к PVY, отличного от картированных ранее генов устойчивости *Rysto* и *Ryf-sto*, расположенных на хромосоме XII. Несмотря на наблюдаемое нами расщепление по локусу OPA18₆₀₀ среди устойчивых гибридов, свидетельствующее, по-видимому, о том, что он не является частью собственно R-гена устойчивости к PVY, его гомология с пероксидазами и моногенный характер наследования признака устойчивости к PVY в гибридной популяции являются подтверждением того, что секвенированная последовательность относится к локусу, близко расположенному к гену NBS-LRR типа и косегрегантно с ним наследуемому. Это дает основание для создания на основе выявленной нуклеотидной последовательности сиквенс-специфического ПЦР-маркера для идентификации источников устойчивости к PVY среди гибридов, полученных на основе аллотетраплоидного вида *S. stoloniferum*.

Благодарности. Авторы статьи выражают благодарность кандидату биологических наук А. В. Савчук за помощь в проведении экспериментов, результаты которых легли в основу данной статьи.

Acknowledgements. The authors of the article express their gratitude to the Ph. D. (Biol.) A. V. Savchuk for the help in carrying out the experiments, the results of which formed the basis of this article.

Список использованных источников

1. Иванюк, В. Г. Защита картофеля от болезней, вредителей и сорняков / В. Г. Иванюк, С. А. Банадысев, Г. К. Журомский. – Минск : Белпринт, 2005. – 695 с.
2. Ohshima, K. Studies on the molecular evolution of potyviruses / K. Ohshima // J. of Gen. Plant Pathology. – 2013. – Vol. 79, N 6. – P. 448–452.
3. Solomon-Blackburn, R. M. Breeding virus resistant potatoes (*Solanum tuberosum*): a traditional and molecular approaches / R. M. Solomon-Blackburn, H. Barker // Heredity. – 2001. – Vol. 86, N 1. – P. 17–35.
4. Cockerham, G. Genetical studies on resistance to potato viruses X and Y / G. Cockerham // Heredity. – 1970. – Vol. 25, N 3. – P. 309–348.
5. Росс, Х. Селекция картофеля. Проблемы и перспективы / Х. Росс ; пер. с англ. В. А. Лебедева ; ред. И. М. Яшина. – М. : Агропромиздат, 1989. – 183 с.
6. *Ry-fsto* gene from *Solanum stoloniferum* for extreme resistant to Potato virus Y maps to potato chromosome XII and is diagnosed by PCR marker GP122₇₁₈ in PVY resistant potato cultivars / B. Flis [et al.] // Molecular Breeding. – 2005. – Vol. 15, N 1. – P. 95–101.
7. Song, Y.-S. Development of STS markers for selection of extreme resistance (*Rysto*) to PVY and maternal pedigree analysis of extremely resistant cultivars / Y.-S. Song, A. Schwarzfischer // Amer. J. of Potato Research. – 2008. – Vol. 85, N 2. – P. 159–170.
8. Szajko, K. *Ny-1* and *Ny-2* genes conferring hypersensitive response to potato virus Y (PVY) in cultivated potatoes: mapping and marker-assisted selection validation for PVY resistance in potato breeding / K. Szajko, D. Strelczyk-Zyta, W. Marczewski // Molecular Breeding. – 2014. – Vol. 34, N 1. – P. 267–271.
9. Блоцкая, Ж. В. Штаммовоспецифические особенности Y-вируса картофеля (PVY) / Ж. В. Блоцкая // Земледелие и защита растений. – 2014. – № 4. – С. 49–50.
10. Диплоидные гибриды между *Solanum tuberosum* и *S. stoloniferum* как источник устойчивости к фитофторозу и Y-вирусу картофеля / Е. В. Воронкова [и др.] // Иммуногенетическая защита сельскохозяйственных культур от болезней: теория и практика : материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 125-летию со дня рождения Н. И. Вавилова, Большие Вяземы Моск. обл., 17–21 июля 2012 г. / Рос. акад. с.-х. наук, Всерос. науч.-исслед. ин-т фитопатологии. – Большие Вяземы, 2012. – С. 325–334.
11. Оценка исходного материала картофеля для селекции на устойчивость к болезням и вредителям с помощью специфических ПЦР-маркеров: метод. рекомендации / А. П. Ермишин [и др.] ; под ред. А. П. Ермишина. – Минск : Право и экономика, 2010. – 60 с.
12. Gebhardt, C. Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome / C. Gebhardt, J. P. T. Valkonen // Annu. Rev. Phytopathology. – 2001. – Vol. 39, N 1. – P. 79–102.
13. Genetics of resistance to pest and disease / I. Simko [et al.] // Potato biology and biotechnology: advances and perspectives / ed. : D. Vreugdenhil [et al.]. – Amsterdam, 2007. – P. 117–155.
14. Ronde, D. Dominant resistance against plant viruses / D. Ronde, P. Butterbach, R. Kormelink // Frontiers in Plant Science. – 2014. – Vol. 5. – P. 1–17.
15. Company, P. Identification of a copper chaperone from tomato fruits infected with *Botrytis cinerea* by differential display / P. Company, C. González-Bosch // Biochemical and Biophysical Research Communications. – 2003. – Vol. 304, N 4. – P. 825–830.

References

1. Ivaniuk V. G., Banadysev S. A., Juromsky G. K. *Potato protection against diseases, pests and weeds*. Minsk, Belprint Publ., 2005. 695 p. (in Russian).
2. Ohshima K. Studies on the molecular evolution of potyviruses. *Journal of General Plant Pathology*, 2013, vol. 79, no. 6, pp. 448–452. DOI: 10.1007/s10327-013-0488-9

3. Solomon-Blackburn R. M., Barker H. Breeding virus resistant potatoes (*Solanum tuberosum*): a traditional and molecular approaches. *Heredity*, 2001, vol. 86, no. 1, pp. 17–35. DOI: 10.1046/j.1365-2540.2001.00799.x
4. Cockerham G. Genetical studies on resistance to potato viruses X and Y. *Heredity*, 1970, vol. 25, no. 3, pp. 309–348. DOI: 10.1038/hdy.1970.35
5. Ross H. Potato Breeding. Problems and Perspectives. Berlin, Hamburg, Parey, 1986. 132 p. (Russ. ed.: Ross H. *Seleksiya kartofelya. Problemy i perspektivy*. Moscow, Agropromizdat Publ., 1989. 183 p.)
6. Flis B., Hennig J., Strzelczyk-Żyta D., Gebhardt C., Marczewski W. *Ry-fsto* gene from *Solanum stoloniferum* for extreme resistant to Potato virus Y maps to potato chromosome XII and is diagnosed by PCR marker GP122₇₁₈ in PVY resistant potato cultivars. *Molecular Breeding*, 2005, vol. 15, no. 1, pp. 95–101. DOI: 10.1007/s11032-004-2736-3
7. Song Y.-S., Schwarzfischer A. Development of STS markers for selection of extreme resistance (Rysto) to PVY and maternal pedigree analysis of extremely resistant cultivars. *American Journal of Potato Research*, 2008, vol. 85, no. 2, pp. 159–170. DOI: 10.1007/s12230-008-9012-8
8. Szajko K., Strzelczyk-Żyta D., Marczewski W. *Ny-1* and *Ny-2* genes conferring hypersensitive response to potato virus Y (PVY) in cultivated potatoes: mapping and marker-assisted selection validation for PVY resistance in potato breeding. *Molecular Breeding*, 2014, vol. 34, no. 1, pp. 267–271. DOI: 10.1007/s11032-014-0024-4
9. Blotskaja J. V. Strain specific characteristics of potato Y-virus. *Zemledelie i zashchita rastenii = Agriculture and Plant Protection*, 2014, no. 4, pp. 49–50. (in Russian).
10. Voronkova E. V., Chashinsky A. V., Pavliuchuk N. V., Kozlov V. A., Savchuk A. V., Poliukhovich Y. V., Gukasian O. N., Yermishin A. P. Diploid hybrids between *Solanum tuberosum* and *Solanum stoloniferum* as a source of late blight and PVY resistance. *Immunogeneticheskaya zashchita sel'skokhozyaistvennykh kul'tur ot boleznei: teoriya i praktika: materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi 125-letiyu so dnya rozhdeniya N. I. Vavilova, Bol'shie Vyazemy Moskovskoi oblasti, 17–21 iyulya 2012 g.* [Proceedings of the International Scientific and Practical Conference «Immunogenetic Control of Plant Diseases Agriculture: the Theory and Practice» (July 17–21, 2012)]. *Bol'shie Vyazemy*, 2012, pp. 325–334 (in Russian).
11. Yermishin A. P., Voronkova E. V., Savchuk A. V., Luksha V. I., Poliukhovich Y. V., Makhan'ko O. V., Lisovskaja V. M. *Assessment of the initial potato material for breeding for resistance to diseases and pests using specific PCR markers: methodological recommendations*. Minsk, Pravo i ekonomika Publ., 2010. 60 p. (in Russian).
12. Gebhardt C., Valkonen J. P. T. Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome. *Annual Review of Phytopathology*, 2001, vol. 39, no. 1, pp. 79–102. DOI: 10.1146/annurev.phyto.39.1.79
13. Simko I., Jansky S., Stephenson S., Spooner D. Genetics of resistance to pest and disease. *Potato Biology and Biotechnology: Advances and Perspectives*. Amsterdam, 2007, pp. 117–155. DOI: 10.1016/B978-044451018-1/50049-X
14. Ronde D., Butterbach P., Kormelink R. Dominant resistance against plant viruses. *Frontiers in Plant Science*, 2014, vol. 5, pp. 1–17. DOI: 10.3389/fpls.2014.00307
15. Company P., González-Bosch C. Identification of a copper chaperone from tomato fruits infected with *Botrytis cinerea* by differential display. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2003, vol. 304, no. 4, pp. 825–830. DOI: 10.1016/s0006-291x(03)00680-6

Информация об авторах

Воронкова Елена Васильевна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: E.Voronkova@igc.by.

Лукша Виктория Ивановна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: V.Luksha@igc.by.

Левый Александр Васильевич – аспирант. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: A30413@mail.ru.

Гукасян Ольга Николаевна – науч. сотр. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Ермишин Александр Петрович – д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: Ermishin@igc.by.

Information about the authors

Elena V. Voronkova – Ph. D. (Biol.), Leading researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: E.Voronkova@igc.by.

Victoria I. Luksha – Ph. D. (Biol.), Senior researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: V.Luksha@igc.by.

Alexander V. Levy – Postgraduate student. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: A30413@mail.ru.

Olga N. Gukasian – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Alexander P. Yermishin – D. Sc. (Biol.), Professor. Head of the Laboratory. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: Ermishin@igc.by.

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 581.552(476)

Паступіў у рэдакцыю 12.07.2017
Received 12.07.2017

І. М. Сцепановіч

*Інстытут эксперыментальнай батанікі імя В. Ф. Купрэвіча НАН Беларусі,
Мінск, Рэспубліка Беларусь*

**ГЕАБАТАНІЧНАЯ ХАРАКТАРЫСТЫКА СУПОЛЬНІЦТВАЎ,
ЯКІЯ ФАРМУЮЦА *FILIPENDULA ULMARIA* (L.) MAXIM.
І *FILIPENDULA DENUDATA* (J. ET C. PRESL) FRITSCH, У БЕЛАРУСІ**

Анотацыя. Рассматриваются сообщества *Filipenduletum ulmariae* Shvergunova et al. 1984 и *Filipenduletum denudatae* ass. nova, сформированные фитоценотически замещаемыми видами *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. и *F. denudata* (J. et C. Presl) Fritsch, в Беларуси. Оба синтаксона документированы синоптической таблицей (с выделением блока экологических и других показателей сообществ) и характеризуются определенными флористическим составом, диагностическими видами, синморфологией, хорологией и условиями среды обитания. Индекс флористического сходства ассоциаций *Filipenduletum ulmariae* и *Filipenduletum denudatae* соответственно равен 0,66 и 0,75. Аргументом для синтаксономического разграничения сообществ являются наличие своих групп дифференциальных видов (в первой ассоциации преобладают ацидофилы, в другой – нитрофилы), различие в продуктивности (урожай надземной фитомассы травостоя сообщества *Filipenduletum denudatae* вдвое и более превышает показатели *Filipenduletum ulmariae*) и экологическом режиме экотопа (сообщество *Filipenduletum denudatae* более синантропно), хорологические особенности.

Ключевые слова: синтаксономия, *Filipenduletum ulmariae*, *Filipenduletum denudatae*, фитоценотически замещаемые виды, экологическая замещаемость растительных сообществ, Беларусь

Для цитирования: Сцепановіч, І. М. Геабатанічная характарыстыка супольніцтваў, якія фармуюцца *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. і *Filipendula Denudata* (J. et C. Presl) Fritsch, у Беларусі / І. М. Сцепановіч // Вес. нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 73–82.

I. M. Stepanovich

*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus*

**GEOBOTANICAL CHARACTERISTICS OF THE COMMUNITIES FORMED
BY *FILIPENDULA ULMARIA* (L.) MAXIM. AND *FILIPENDULA DENUDATA* (J. ET C. PRESL) FRITSCH
IN BELARUS**

Abstract. It have been considered *Filipenduletum ulmariae* (Shvergunova et al. 1984) and *Filipenduletum denudatae* ass. nova communities formed by phytocenotically replaceable species of *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. and *F. denudata* (J. et C. Presl) Fritsch in Belarus. Both syntaxons are documented by a synoptic table (with the release of a block of ecological and other indicators of communities) and are characterized by certain floral composition, diagnostic species, synmorphology, horology and habitat conditions. The floral similarity index of associations *Filipenduletum ulmariae* and *Filipenduletum denudatae* equals to 0.66 and 0.75 respectively. The argument for the syntaxonomical distinction of communities is the presence of own groups of differential species (acidophils prevail in the first association, nitrophils – in the second one), differences in productivity (the yield of aboveground biomass of herbage of *Filipenduletum denudatae* community is twice or more higher than *Filipenduletum ulmariae*) and ecological regime of ecotope (*Filipenduletum denudatae* community is more synanthropic), horological features.

Keywords: syntaxonomy, *Filipenduletum ulmariae*, *Filipenduletum denudatae*, phytocenotically replaceable species, ecological replaceability of plant communities, Belarus

For citation: Stepanovich I. M. Geobotanical characteristics of the communities formed by *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. and *Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch in Belarus. *Vesti Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 73–82 (in Belarusian).

Уводзіны. У прыродзе нярэдка сустракаюцца такія з'явы, як замяшчальнасць відаў у фітацэнозах і экалагічная замяшчальнасць раслінных супольніцтваў. Яны вельмі слаба вывучаны. Пяняцце пра фітацэнатычную замяшчальнасць відаў уведзена напрыканцы 1960-х гадоў Б. М. Міркіным [1]. Фітацэнатычна замяшчальнымі з'яўляюцца віды раслін, якія належаць да розных

жышчэвых формаў. Асабліва шмат іх сярод траў. Яны дамінуюць у амаль ідэнтычных умовах асяроддзя, аказваюць падобнае асяроддзеўтваральнае ўздзеянне і ў выніку гэтага маюць аднолькавы набор спадарожных відаў. З улікам экалагічнай індывідуальнасці раслін «замышчальнасць мае месца толькі ў абсягу перакрывання фітацэнатычных оптымумаў» [2]. Замышчальнасць найчасцей назіраецца сярод роднасных (якія належаць да аднаго роду) відаў, напрыклад: *Carex acuta* L. і *C. vesicaria* L., *Carex elata* All. subsp. *elata* і *C. elata* All. subsp. *omskiana* (Meinsh.) Jalas, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. і *F. denudata* (J. et C. Presl) Fritsch, *Juncus effusus* L. і *J. conglomeratus* L., *Melilotus albus* Medik. і *M. officinalis* (L.) Pall., *Sphagnum angustifolium* (Russ. ex Russ.) C. Jens. і *S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm., *Typha angustifolia* L. і *T. latifolia* L. і г. д. Большасць з іх дамінанты-эдыфікатары, валодаюць моцнымі цэнозаўтваральнымі здольнасцямі і фармуюць самастойныя, але экалагічна блізкія фітацэнозы.

Мэта даследавання – вывучэнне і дэтальнае апісанне роднасных відаў найбольш распаўсюджаных у Беларусі вятроўнікаў – лямалістага (*Filipendula ulmaria*) і агаляльнага (*F. denudata*), якія фармуюць адпаведна супольніцтвы *Filipenduletum ulmariae* Shvergunova et al. 1984 і *Filipenduletum denudatae* ass. nova (апошняя асацыяцыя апісана ўпершыню).

Матэрыялы і метады даследавання. Шматгадовыя (1981–2016 гг.) маршрутна-дэтальныя і стацыянарныя (маніторынгавыя) экалага-геабатанічныя даследаванні гіграмезафільных супольніцтваў з дамінаваннем *Filipendula ulmaria* і *F. denudata* праведзены на ўсёй тэрыторыі краіны. Выканана больш за 100 палявых геабатанічных апісанняў класічнымі метадамі [3], у тым ліку з выкарыстаннем комплекснага падыходу і метаду экалага-фітацэнатычнага прафілявання [4, 5]. Назвы сасудзістых раслін дадзены па С. К. Чарапанаву [6], імхоў – па М. С. Ігнатаву і інш. [7]. Паслядоўная таблічная апрацоўка геабатанічных апісанняў і вылучэнне сінтаксонаў выкананы на падставе методыкі Й. Браўн-Бланке [8, 9] з дапамогай кампутарных праграмаў Microsoft Excel і JUICE [10] і з улікам патрабаванняў Міжнароднага кодэкса фітасацыялагічнай наменклатуры [11]. Праверка карэктнасці групування апісанняў у сінтаксон выканана шляхам дыскрымінантнага аналізу [12, 13] з выкарыстаннем праграмы CAP на мове праграмавання FORTRAN [14]. Фларыстычнае падабенства супольніцтваў вызначана па формуле С. В. Пушкарова [15].

У лік лабараторных даследаванняў уключаны грануламетрычны і аграхімічныя аналізы глебы, выкананыя паводле методик, агульнапрынятых у сістэме глебава-аграхімічных даследаванняў [16, 17].

Вынікі і іх абмеркаванне. Маецца толькі адна згадка пра існаванне супольніцтва з дамінаваннем *Filipendula denudata* ва Украіне [18]. На першы погляд экалага-фларыстычны аналіз супольніцтваў, утвораных фітацэнатычна замышчальнымі відамі *Filipendula ulmaria* і *F. denudata*, сведчыць пра адсутнасць якіх-небудзь істотных адрозненняў як у фларыстычным складзе, так і ў экалагічных паказчыках. Аднак нашы шматгадовыя маршрутна-дэтальныя і стацыянарныя даследаванні ўсё ж паказваюць пэўныя адрозненні ў экалагічным рэжыме месцапражыванняў, тэрытарыяльным размеркаванні, вонкавым абліччы і прадукцыйнасці супольніцтваў. У табліцы дадзена поўная характарыстыка асацыяцыі *Filipenduletum ulmariae* і *Filipenduletum denudatae* з вылучэннем блокаў экалагічных і іншых паказчыкаў і відавога складу супольніцтваў.

Асацыяцыя *Filipenduletum ulmariae* Shvergunova et al. 1984 (Incl. *Filipendulo ulmariae-Geranium palustre* Koch 1926, *Valeriano officinalis-Filipenduletum ulmariae* (Passchier et Westhoff 1942) Sissingh in Westhoff et al. 1946, *Achilleo ptarmicae-Filipenduletum ulmariae* Passarge 1971). Прыведзена 83 апісанні. Прадукцыйнасць надземнай фітамасы травастану ў сярэднім складае 37,0 ц/га. Дзірваніна развітая, магутная. Агульная колькасць відаў сярэдневысокая – 47 і вагаецца ад 38 да 61. Праекцыйная пакрыўнасць траў – 85–100 %, дрэў і хмызнякоў – 0–35 %, пакрыўнасць імхоў моцна вагаецца – ад 3 да 85 %. Характэрны від – дамінант-эдыфікатар *Filipendula ulmaria*. Дыферэнцыйныя віды – у асноўным ацыдафільныя гіграмезафіты: *Equisetum palustre*, *Galium uliginosum*, *Crepis paludosa*, *Lysimachia nummularia*, *Potentilla erecta*, *Epilobium hirsutum*, *Viola epipsila* (гл. табліцу).

Экалагічны дыягназ: супольніцтвы асацыяцыі звычайна фармуюцца ў плоскіх лагчынах сцёку і прытэрасных паніжэннях, мелкіх западзінах і ў падножжах поплаўных грыў, на нізкіх плоскіх поплавах (узровень ніжэй за сярэдні); заляганне грунтовай вады ў межань ад 0,2 да 0,8 м;

Працяг табліцы

Паказчык	Filipenduletum ulmariae											Клас пастаянства	Filipenduletum denudatae											Клас пастаянства					
	3	3	2	3	3	2	2-3	3	2-3	3	2		2	1	V	6.12	7.13	7.14	7.14	6.16	7.15	7.15	3		3	3	3	3	4
Супрэн антрапагеннага ўздзеяння	+	4	-	1	1	2	+	3	2	1	2	1	V	-	4	+	1	3	2	2	7	-	-	1	IV				
Месяц і год апісання	6.87	7.86	6.87	7.85	6.93	6.85	6.86	7.86	6.87	6.86	2-3	2	V	+	2	1	+	-	-	1	1	+	4	2	IV				
<i>Schedonopus pratensis</i>	5	1	3	10	6	-	1	8	5	2	5	2	V	+	2	1	+	-	-	1	7	+	4	2	IV				
<i>Ranunculus acris</i>	8	2	-	3	3	1	-	3	3	1	3	1	IV	-	1	+	+	+	+	6	-	-	+	+	III				
<i>Rumex acetosa</i>	3	2	3	2	-	+	+	5	-	+	-	+	IV	-	-	+	+	+	+	8	-	-	+	+	III				
<i>Centauraea jacea</i>	1	+	+	1	1	-	+	2	-	2	-	2	IV	+	1	1	+	-	-	-	3	-	-	-	III				
<i>Cardamine pratensis</i>	2	2	2	+	-	1	+	2	-	-	+	-	IV	-	1	-	+	1	+	-	-	+	-	-	III				
<i>Thalictrum lucidum</i>	2	4	3	-	-	-	2	5	8	-	8	-	III	+	-	-	+	5	5	-	5	-	-	1	III				
<i>Lathyrus pratensis</i>	20	2	-	6	8	-	-	-	5	-	5	-	III	-	7	-	1	5	-	14	-	-	-	1	III				
<i>Festuca rubra</i>	3	-	+	-	2	1	-	+	-	-	-	-	III	-	2	-	-	1	+	6	-	-	-	1	III				
<i>Veronica chamaedrys</i>	10	-	3	-	5	-	-	-	3	1	3	1	III	-	-	+	-	-	-	1	2	-	-	-	II				
<i>Poa pratensis</i>	5	-	3	2	-	-	2	+	3	-	3	-	III	-	3	-	-	2	-	5	-	+	-	-	II				
<i>Vicia cracca</i>	1	2	-	+	+	-	-	3	-	+	-	+	III	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	1				
<i>Trifolium repens</i>	2	1	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	II	-	3	-	-	5	-	4	-	+	-	-	II				
<i>Phleum pratense</i>	-	1	3	-	+	-	-	-	3	-	-	-	II	-	1	-	-	-	-	15	-	-	+	-	II				
<i>Achillea millefolium</i>	-	+	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	I	-	2	-	-	4	-	15	-	-	-	-	II				
<i>Stellaria graminea</i>	-	-	-	-	3	-	1	4	+	-	+	-	II	-	1	-	-	1	-	2	-	-	+	-	II				
<i>Carex hirta</i>	-	-	-	1	4	-	-	-	+	-	+	-	II	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	II				
<i>Taraxacum officinale</i>	1	-	-	-	-	-	+	-	3	-	-	-	II	-	-	-	-	2	-	-	-	-	+	-	II				
<i>Alchemilla acutiloba</i>	+	3	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	II	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I				
<i>Briza media</i>	1	-	-	1	-	-	-	+	-	-	-	-	II	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I				
<i>Leontodon autumnalis</i>	2	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	II	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	3	I				
<i>Geranium pratense</i>	-	-	-	2	-	-	+	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	+	I				
<i>Agrostis gigantea</i>	-	1	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	I				
<i>Leucanthemum vulgare</i>	-	3	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I				
<i>Prunella vulgaris</i>	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	I				
<i>Cerastium holosteooides</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
<i>Campanula patula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	I				
<i>Knautia arvensis</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	I				
<i>Geum rivale</i>	8	3	5	15	1	5	-	4	10	3	3	3	V	-	3	1	5	25	2	1	30	1	4	4	V				

Характэрныя віды класа *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937Характэрныя віды парадка *Molinetalia (coeruleae)* Koch 1926

<i>Deschampsia cespitosa</i>	25	30	20	2	5	10	-	5	10	2	2	V	-	5	3	2	2	6	-	10	1	-	2	IV
<i>Calliergonella cuspidata</i>	1	10	3	5	6	2	2	3	5	+	2	V	2	3	1	2	2	-	-	5	+	-	1	IV
<i>Potentilla anserina</i>	5	15	4	5	3	+	7	8	1	2	2	V	-	4	+	3	3	-	-	-	+	+	1	III
<i>Coronaria flos-cuculi</i>	10	2	1	2	+	3	-	3	5	2	2	V	-	+	3	+	+	+	+	1	1	-	-	III
<i>Ranunculus repens</i>	3	2	-	1	5	2	+	5	2	1	1	V	-	3	+	+	-	-	-	-	6	2	+	III
<i>Climacium dendroides</i>	2	11	-	45	4	3	-	2	-	-	-	III	+	2	2	1	10	-	-	-	-	-	-	III
<i>Poa trivialis</i>	2	3	3	-	1	15	-	-	-	5	5	III	-	1	-	+	3	3	-	2	2	-	-	III
<i>Plagiomnium seligeri</i>	2	5	2	-	-	+	+	+	2	-	-	III	3	+	-	-	-	-	-	-	10	-	-	II
<i>Drepanocladus aduncus</i>	10	-	5	-	-	10	3	-	1	-	-	III	-	-	-	2	-	+	+	-	+	-	1	II
<i>Myosotis palustris</i>	4	2	-	-	+	-	3	-	-	3	1	III	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	II
<i>Poa palustris</i>	2	-	1	-	-	+	2	-	3	1	1	III	-	-	-	-	2	-	-	-	4	5	-	II
<i>Equisetum pratense</i>	-	-	1	-	+	-	+	-	-	-	-	II	-	2	-	-	3	-	-	8	-	-	-	II
<i>Carex panicea</i>	-	12	-	-	1	-	-	10	+	-	-	II	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	I
<i>Juncus effusus</i>	1	-	-	-	7	-	-	1	-	3	3	II	-	-	1	3	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Mentha arvensis</i>	-	1	-	+	-	-	-	-	-	1	1	II	-	-	+	-	-	-	-	-	-	1	-	I
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	-	+	-	-	-	-	-	1	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	I
<i>Carex leporina</i>	-	-	-	-	20	-	-	+	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	+	I
<i>Alopecurus pratensis</i>	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	I	-	-	-	-	2	-	-	5	-	-	-	I
<i>Juncus articulatus</i>	-	5	-	-	+	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Характэрныя віды звязу <i>Filipendulion ulmariae</i> (Br.-Bl. 1947) Lohm. Ap. Oberd. et al. 1967 em. Valatova-Tulačkova 1978																								
<i>Lysimachia vulgaris</i>	3	3	1	2	2	1	+	6	2	15	5	V	30	5	10	5	1	1	+	9	2	1	5	V
<i>Carex cespitosa</i>	3	-	2	-	1	5	-	5	-	+	3	III	-	-	3	1	5	5	-	-	-	-	-	II
<i>Bistorta major</i>	-	-	4	-	3	+	+	-	-	-	-	II	-	-	-	25	10	-	-	-	-	5	-	II
<i>Cirsium palustre</i>	-	2	+	3	-	-	-	7	-	+	+	III	-	-	-	5	-	-	-	+	-	-	-	I
<i>Angelica sylvestris</i>	3	-	-	1	-	7	-	-	3	2	2	III	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	2	I
<i>Geranium palustre</i>	1	-	-	3	-	5	-	-	2	-	-	II	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Viola palustris</i>	3	2	-	4	-	+	-	-	-	1	3	III	3	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	I
<i>Valeriana officinalis</i>	-	-	-	3	-	1	-	-	-	-	-	I	+	-	-	-	+	-	-	1	-	+	1	III
<i>Veronica longifolia</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	I	1	1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	II
<i>Carex flava</i>	-	6	-	-	-	-	-	5	-	-	-	I	1	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	I
Характэрны від асацыяцыі <i>Filipenduletum ulmariae</i>																								
<i>Filipendula ulmaria</i>	60	50	80	45	55	70	85	80	60	75	35	V	-	35	15	20	20	20	10	-	-	-	-	IV
Дыферэнцыйныя віды асацыяцыі <i>Filipenduletum ulmariae</i>																								
<i>Equisetum palustre</i>	-	17	3	7	+	-	5	10	-	4	+	IV	+	-	-	3	-	2	-	-	-	5	-	II
<i>Galium uliginosum</i>	4	3	4	9	+	-	-	2	+	-	1	IV	1	3	+	-	-	-	-	-	+	-	-	II
<i>Crepis paludosa</i>	-	1	-	10	+	4	-	-	+	-	-	III	-	+	-	-	-	+	-	-	1	-	-	II
<i>Lysimachia nummularia</i>	-	1	-	-	1	2	5	-	-	-	-	II	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	I
<i>Potentilla erecta</i>	+	3	2	-	-	+	-	3	-	1	-	III	-	-	-	5	-	-	-	1	-	-	-	I

Заканчэнне табліцы

Паказчык	<i>Filipenduletum ulmariae</i>						<i>Filipenduletum denudatae</i>										Клас пастаянства						
<i>Epilobium hirsutum</i>	-	-	2	-	+	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	I	
<i>Viola eripsila</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I

Характэрны від асацыяцыі *Filipenduletum denudatae*

Паказчык	<i>Filipenduletum denudatae</i>										Клас пастаянства							
<i>Filipendula denudata</i>	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	I	50	50	80	70	83	65	V

Дыферэнцыйныя віды асацыяцыі *Filipenduletum denudatae*

Паказчык	Іншыя віды																				Клас пастаянства			
<i>Salix cinerea</i>	1	5	+	5	-	-	-	-	2	2	III	20	-	+	4	1	3	10	2	10	IV			
<i>Salix myrsinifolia</i>	2	7	-	10	-	-	-	1	-	-	II	-	-	-	-	-	10	15	-	-	5	II		
<i>Salix pentandra</i>	1	2	-	3	-	-	-	+	-	+	III	5	-	+	-	-	-	-	-	-	+	II		
<i>Galium palustre</i>	-	-	-	2	1	-	5	-	3	7	III	+	-	-	-	-	-	-	1	+	-	II		
<i>Equisetum fluviatile</i>	-	-	-	4	1	3	2	-	3	3	III	-	10	-	-	-	2	-	-	3	-	II		
<i>Polygonum amphibium</i>	-	-	+	1	-	-	3	+	1	-	III	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-	I		
<i>Caltha palustris</i>	-	-	2	+	-	-	-	5	3	3	II	-	-	-	-	-	-	10	2	-	-	I		
<i>Scirpus sylvaticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	5	20	2	II	-	-	-	-	-	9	10	10	20	-	II		
<i>Salix fragilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	5	-	5	I	5	-	-	-	-	1	5	5	-	-	II		
<i>Alnus glutinosa</i>	-	-	-	-	-	-	15	-	3	-	I	-	-	-	-	6	10	15	-	-	-	II		
<i>Carex nigra</i>	2	5	-	-	1	-	-	5	-	-	II	-	3	-	1	-	-	-	-	-	-	I		
<i>Parnassia palustris</i>	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	I	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	I		
<i>Phalaroides arundinacea</i>	-	-	-	-	+	-	-	1	-	-	I	3	2	-	-	-	15	-	-	-	-	II		
<i>Carex acuta</i>	2	-	1	-	-	-	1	-	4	9	III	1	-	-	-	-	6	-	-	-	-	I		
<i>Anthriscus sylvestris</i>	1	-	3	-	-	10	-	-	2	2	II	-	-	-	-	5	25	-	-	-	15	II		
<i>Alnus incana</i>	1	-	10	-	-	-	-	-	2	6	II	-	-	-	-	-	-	-	15	-	-	I		
<i>Scutellaria galericulata</i>	-	-	6	-	+	-	-	-	-	4	II	1	-	-	-	-	-	-	5	-	-	I		
<i>Stellaria palustris</i>	-	-	-	-	+	-	-	3	-	2	II	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I		
<i>Lycopus europaeus</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	2	2	I	+	-	1	-	-	-	-	4	-	-	II		
<i>Epilobium palustre</i>	-	1	-	+	-	-	-	-	-	2	II	1	-	-	-	-	-	-	+	-	-	I		
<i>Plantagoium ellipticum</i>	-	4	-	5	-	-	+	-	-	-	II	-	-	-	5	-	-	-	+	-	-	I		

магутнасць гумуснага гарызонту залежыць ад ступені атарфаванасці верхняга слою глебы і вагаецца ад 22 да 110 см; глебы пераважна дзірванова- і алювіяльна-тарфяніста(тарфяна)-глеевыя, радзей дзірванова-ілавата-глеевыя і дзірванова-глеевыя, часцей тарфяныя, а таксама супясчаныя атарфаваныя і сугліністыя, слабакіслыя (рН 4,83–6,62), насычаныя асновамі даволі высокая (72,4–97,2 %), колькасць рухомах злучэнняў калію і фосфару істотная, але моцна вагаецца: K_2O – 4,00–26,1 мг, P_2O_5 – 1,53–35,9 мг/100 г глебы (гл. табліцу). У прыродным экалагічным шэрагу расліннасці супольніцтва асацыяцыі вышэй звычайна змяняюцца збедненымі мезафільнымі фітаэнозамі свайго класа, ніжэй – свайго або класа *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* Nordh. 1936 em. Вг.-ВІ. et Тх. 1943, радзей класа *Phragmito-Magnocaricetea* Klika (1942) 1944 і інш. [20].

Распаўсюджанне: даволі часта па ўсёй тэрыторыі Беларусі, з тэндэнцыяй да пашырэння на стараасушаных землях. Месцы размяшчэння апісанняў: 1 (878): 17.06.1987, Віцебская вобласць, Полацкі раён, в. Лагаўцы, 0,7 км на ПдУ; 2 (825): 06.07.1986, Мінская вобласць, Вілейскі раён, в. Лыцавічы, 1,4 км на ПнЗ; 3 (898): 21.06.1987, Віцебская вобласць, Полацкі раён, в. Лагаўцы, 0,3 км на У; 4 (582): 4.07.1985, Мінская вобласць, Маладзечанскі раён, в. Плябань, 0,7 км на З; 5 (1438): 16.06.1993, Гомельская вобласць, Лоеўскі раён, в. Бывалькі, 1,0 км на ПнЗ; 6 (529): 20.06.1985, Віцебская вобласць, Пастаўскі раён, в. Вярдацішкі, 1,0 км на У; 7 (786): 18.06.1986, Віцебская вобласць, Гарадоцкі раён, в. Хамёнкі, 1,0 км на Пн; 8 (959): 20.07.1986, Мінская вобласць, Вілейскі раён, в. Селішча, 0,1 км на ПнУ; 9 (846): 11.06.1987, Віцебская вобласць, Полацкі раён, в. Гаране, 0,6 км на ПнУ; 10 (769): 17.06.1986, Віцебская вобласць, Гарадоцкі раён, в. Загуззе, 1,0 км на Пн (заўвага: тут і далей у дужках пасля парадкавых нумароў дадзены нумары палявых геабатанічных апісанняў).

Асацыяцыя Filipenduletum denudatae ass. nova. Прыведзена 19 апісанняў. Прадукцыйнасць надземнай фітамасы травастану ўдвая і больш перавышае паказчыкі папярэдняй асацыяцыі і складае у сярэднім 86,7 ц/га. Дзірваніна магутная, але часта разбураная. Агульная колькасць відаў істотна меншая – у сярэднім 37, ваганні нязначныя – ад 31 да 43. Праекцыйная пакрыўнасць траў – 90–100 %, дрэў і хмызнякоў – 0–45 %, пакрыўнасць імхоў з-за напластоўвання ападу нязначная – ад 0,1 да 30 %. Характэрны від – дамінант-эдыфікатар *Filipendula denudata*. Дыферэнцыйныя віды – галоўным чынам рудэральныя мезафіты і гіграмезафіты: *Urtica dioica*, *Cirsium arvense*, *Galium rivale*, *Galeopsis tetrahit*, *Cirsium rivulare*, *Angelica archangelica*, *Angelica sylvestris* (гл. табліцу), што абумоўлена адсутнасцю сенакашэння і выпасу жывёлы і, як вынік, пашырэнне буйнатраўя, у тым ліку быльнягу.

Экалагічны дыягназ: супольніцтва асацыяцыі звычайна фармуюцца на нізкіх плоскіх поплавах (узровень ніжэй за сярэдні) пераважна малых і вярхоўяў сярэдніх рэк і ў прытэрасных паніжэннях, а таксама ў плоскіх лагчынах сцёку і падножжах западзін; заляганне грунтовай вады ў межань ад 0,1 да 0,7 м; магутнасць гумуснага гарызонту вагаецца ад 20 да 50 см (у залежнасці ад атарфаванасці верхняга слою глебы); глебы алювіяльна- і дзірванова-тарфяніста(тарфяна)-глеевыя, дзірванова-папяліста-глеевыя, алювіяльна-дзірвановыя і дзірванова-глеевыя, па грануламетрычным складзе – пераважна супясчаныя атарфаваныя, радзей звязнапясчаныя, супясчаныя, сугліністыя і тарфяныя, па рэакцыі асяроддзя – слабакіслыя (рН 4,96–6,82); наяўнасць рухомах злучэнняў калію і фосфару вагаецца адпаведна: K_2O – ад 7,15 да 21,4 мг, P_2O_5 – ад 4,26 да 17,4 мг/100 г глебы (гл. табліцу). У прыродным экалагічным шэрагу расліннасці супольніцтва вышэй звычайна змяняюцца гіграмезафільнымі супольніцтвамі свайго класа, ніжэй – супольніцтвамі класаў *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*, *Phragmito-Magnocaricetea* і *Franguletea* Doing 1962.

Распаўсюджанне: у асноўным у паўночна-заходняй, цэнтральнай і паўночна-ўсходняй частках Беларусі, дзе пераважаюць малыя рэкі з парушаным гідралагічным рэжымам. Месцы размяшчэння апісанняў: 11 (6126): 25.07.2012, Гродзенская вобласць, Навагрудскі раён, в. Купіск, 1,8 на У; 12 (5767): 14.07.2013, Мінская вобласць, Маладзечанскі раён, в. Краснае, 2,2 км на ПнЗ; 13 (6177): 5.07.2014, Мінская вобласць, Дзяржынскі раён, в. Клачкі, 0,6 км на З; 14 (6179): 5.07.2014, Мінская вобласць, Дзяржынскі раён, в. Клачкі, 0,5 км на З; 15 (6400): 22.06.2016, Брэсцкая вобласць, Баранавіцкі раён, в. Алесевічы, 2,0 км на У; 16 (6237): 14.07.2015, Мінск, 7,4 км на ПдУ; 17 (6275): 23.07.2015, Мінская вобласць, Пухавіцкі раён, в. Навасёлкі, 1,8 км на У; 18 (5866): 18.05.2012, Віцебская вобласць, Віцебскі раён, в. Суйкава, 0,8 км на З; 19 (5489): 19.05.2011, Мінская вобласць,

Дзяржынскі раён, в. Плашава, 1,1 км на ПдЗ; 20 (5856): 18.05.2012, Віцебская вобласць, Віцебскі раён, в. Шэрсні, 1,2 км на Пд.

Заклучэнне. Такім чынам, вынікі экалага-фларыстычнага аналізу супольніцтваў, якія фармуюцца *Filipendula ulmaria* і *F. denudata*, паказалі высокую ступень іх падабенства. Агульных відаў у супольніцтвах 98. Індэкс фларыстычнага падабенства асацыяцый *Filipenduletum ulmariae* і *Filipenduletum denudatae* роўны 0,66 і 0,75 адпаведна. Аднак казаць пра ідэнтычнасць дадзеных фітацэнэтычных утварэнняў нельга. Аргументам для размежавання супольніцтваў з'яўляюцца наяўнасць сваіх груп дыферэнцыйных відаў (у першай асацыяцыі пераважаюць ацыдафілы, у другой – нітрафілы), адрозненні ў прадукцыйнасці (ураджай надземнай фітамасы травястану супольніцтва *Filipenduletum denudatae* ўдвая і больш перавышае паказчыкі *Filipenduletum ulmariae*) і экалагічным рэжыме экатопу (супольніцтва *Filipenduletum denudatae* больш сінантропнае), харалагічныя асаблівасці.

Спіс выкарыстаных крыніц

1. Миркин, Б. М. Специфика доминантов и экологическая классификация фитоценозов / Б. М. Миркин // Уч. зап. Перм. пед. ин-та. – 1968. – Т. 64. – С. 27–30.
2. Василевич, В. И. Фитоценотическая замещаемость видов / В. И. Василевич // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы : материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Санкт-Петербург, 20–24 сент. 2011 г.) : в 2 т. / Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова РАН, Рус. ботан. о-во ; редкол. : В. Т. Ярмишко (отв. ред.) [и др.]. – СПб., 2011. – Т. 1. – С. 40–43.
3. Дылис, Н. Программа и методика биогеоценологических исследований / Н. Дылис. – М. : Наука, 1974. – 403 с.
4. Степанович, И. М. Классификация растительности Беларуси: традиции, методы, современное состояние / И. М. Степанович // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы : материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Санкт-Петербург, 20–24 сент. 2011 г.) : в 2 т. / Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова РАН, Рус. ботан. о-во ; редкол. : В. Т. Ярмишко (отв. ред.) [и др.]. – СПб., 2011. – Т. 1. – С. 261–265.
5. Сцепановіч, І. М. Навукова-метадычныя асновы маніторынгу лугавой і лугава-балотнай расліннасці Беларусі / І. М. Сцепановіч, А. Ф. Сцепановіч. – Мінск : Беларус. навука, 2013. – 289 с.
6. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств / С. К. Черепанов. – СПб. : Мир и семья, 1995. – 990 с.
7. Игнатов, М. С. Список мхов Восточной Европы и Северной Азии / М. С. Игнатов, О. М. Афолина, Е. А. Игнатова // Арктоа. – 2006. – Т. 15. – С. 1–130.
8. Braun-Blanquet, J. Pflanzensociologie. Grundzüge der Vegetationskunde / J. Braun-Blanquet. – Wien ; New York : Springer-Verl., 1964. – 865 S.
9. Ellenberg, H. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde : in 4 Bd. / H. Ellenberg. – Stuttgart : Verl. Eugen Ulmer, 1956–1963. – Bd. 4, Teil 1 : Einführung in die Phytologie von H. Walter, 1956. – 136 S.
10. Tichý, L. JUICE, program for management, analysis and classification of ecological data : Manuals [Electronic resource] / L. Tichý & J. Holt. – 2006. – Mode of access: http://www.sci.muni.cz/botany/juice/jc06_man.htm. – Date of access: 10.12.2017.
11. Weber, H. E. International code of phytosociological nomenclature / H. E. Weber, J. Moravec, J.-P. Theurillat // J. of Vegetation Science. – 2000. – Vol. 11, N 5. – P. 739–768.
12. Теория статистики : учеб. для экон. спец. вузов / Р. А. Шмойлова [и др.] ; под ред. Р. А. Шмойловой. – 2-е изд., доп. и перераб. – М. : Финансы и статистика, 1998. – 575 с.
13. Hammer, Ø. PAST : Paleontological statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // Palaeontologia Electronica. – 2001. – Vol. 4, N 1. – P. 1–9.
14. Anderson, M. J. CAP : a FORTRAN computer program for canonical analysis of principal coordinates / M. J. Anderson. – New Zealand : Dep. of Statistics, Univ. of Auckland, 2004. – 14 p.
15. Пушкарев, С. В. Простейшая формула сходства сообществ / С. В. Пушкарев // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы : материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Санкт-Петербург, 20–24 сент. 2011 г.) : в 2 т. / Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова РАН, Рус. ботан. о-во ; редкол. : В. Т. Ярмишко (отв. ред.) [и др.]. – СПб., 2011. – Т. 1. – С. 207–209.
16. Агрохимические методы исследования почв / З. Г. Ильковская [и др.] ; отв. ред. А. В. Соколов. – 5-е изд., доп. и перераб. – М. : Наука, 1975. – 656 с.
17. Блинцов, И. К. Практикум по почвоведению / И. К. Блинцов, К. Л. Забелло. – 3-е изд. – Минск : Выш. шк., 1979. – 207 с.
18. Дубина, Д. В. Карта рослинності заповідного масиву «Долина нарцисів» (Закарпатська обл.) / Д. В. Дубина, П. М. Устименко // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т. 64, № 4. – С. 553–564.
19. Степанович, И. М. О сообществах *Corynephorum canescentis* и *Koelerietum glaucae* в бассейне реки Вилии (БССР) / И. М. Степанович // Ботан. журн. 1988. – Т. 73, № 7. – С. 998–1011.
20. Сцепановіч, І. М. Экалага-фларыстычны дыягназ сінтаксонаў прыроднай травяністай расліннасці Беларусі / І. М. Сцепановіч. – Мінск : Камтат, 2000. – 140 с.

References

1. Mirkin B. M. Specificity of dominants and ecological classification of phytocenoses. *Uchenye zapiski Permskogo pedagogicheskogo Instituta* [Scientific notes of the Perm Pedagogical Institute], 1968, vol. 64, pp. 27–30 (in Russian).
2. Vasilevich V. I. Phytocenotic substitution of species. *Otechestvennaya geobotanika: osnovnye vechi i perspektivy. Materialy Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem (Sankt-Peterburg, 20–24 sentiabria 2011 g.). T. 1* [Domestic geobotany: the main milestones and prospects: materials All-Russian sci. conf. with intern. participation (St. Petersburg, September 20–24, 2011). Vol. 1]. St. Petersburg, 2011, pp. 40–43 (in Russian).
3. Dylis N. *Program and methodology of biogeocenological research*. Moscow, Nauka Publ., 1974. 403 p. (in Russian).
4. Stepanovich I. M. Classification of vegetation in Belarus: traditions, methods, state of the art. *Otechestvennaya geobotanika: osnovnye vechi i perspektivy. Materialy Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem (Sankt-Peterburg, 20–24 sentiabria 2011 g.). T. 1* [Domestic geobotany: the main milestones and prospects: materials All-Russian sci. conf. with intern. participation (St. Petersburg, September 20–24, 2011). Vol. 1]. St. Petersburg, 2011, pp. 261–265 (in Russian).
5. Stepanovich I. M., Stepanovich E. F. *Scientific and methodological basis of monitoring of meadow and meadow-mire vegetation of Belarus*. Minsk, Belaruskaja navuka Publ., 2013. 289 p. (in Belarusian).
6. Cherepanov S. K. *Vascular plants of Russia and neighboring countries*. St. Petersburg, Mir i sem'ya Publ., 1995. 990 p. (in Russian).
7. Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., with contributions on regional floras from: Abolina A. A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L.V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Marsimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. Check-List of Mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*, 2006, vol. 15, pp. 1–130 (in Russian).
8. Braun-Blanquet J. *Pflanzensociologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Wien, New York, Springer-Verlag, 1964. 865 p. (in German).
9. Ellenberg H. *Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde*. Bd. 4, Teil 1: Einführung in die Phytologie von H. Walter. Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer, 1956. 136 p. (in German).
10. Tichý L., Holt J. *JUICE, program for management, analysis and classification of ecological data*. Available at: http://www.sci.muni.cz/botany/juice/jc06_man.htm (accessed 25.01.2015).
11. Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P. International code of phytosociological nomenclature. *Journal of Vegetation Science*, 2000, vol. 11, no. 5, pp. 739–768. DOI: 10.2307/3236580
12. Shmoilova R. A. (ed.). *Theory of Statistics*. 2nd ed. Moscow, Finansy i statistika Publ., 1998. 576 p. (in Russian).
13. Hammer III., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1, pp. 1–9.
14. Anderson M. J. *CAP: a FORTRAN computer program for canonical analysis of principal coordinates*. New Zealand, Department of Statistics, University of Auckland, 2004. 14 p.
15. Pushkarev S. V. The simplest formula for the similarity of communities. *Otechestvennaya geobotanika: osnovnye vechi i perspektivy. Materialy Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem (Sankt-Peterburg, 20–24 sentiabria 2011 g.). T. 1* [Domestic geobotany: the main milestones and prospects: materials All-Russian sci. conf. with intern. participation (St. Petersburg, September 20–24, 2011). Vol. 1]. St. Petersburg, 2011, pp. 207–209 (in Russian).
16. Sokolov A. V. (ed.). *Agrochemical methods of soil investigation*. 5th ed. Moscow, Nauka Publ., 1975. 656 p. (in Russian).
17. Blintsov I. K., Zabello K. L. *Workshop on soil science*. Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1979. 207 p. (in Russian).
18. Dubyna D. V., Ustimenko P. M. The vegetation map of the protected area “Valley of daffodils” Zakarpattia region. *Ukrainskii botanicheskii zhurnal = Ukrainian Botanical Journal*, 2007, vol. 64, no. 4, pp. 553–564 (in Ukrainian).
19. Stepanovich I. M. About communities *Corynephorretum canescentis* and *Koelerietum glaucae* in the basin of the river Viliya (BSSR). *Botanicheskii zhurnal* [Botanical Journal], 1988, vol. 73, no. 7, pp. 998–1011 (in Russian).
20. Stepanovich I. M. *The ecological-floristical diagnosis of syntaxons of natural grass vegetation of Belarus*. Minsk, Kamtat Publ., 2000. 140 p. (in Belarusian).

Информация об авторе

Степанович Иосиф Михайлович – д-р биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: jazep@biobel.bas-net.by.

Information about the author

Iosiph M. Stepanovich – D. Sc. (Biol.), Leading researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: jazep@biobel.bas-net.by; jazep.st@hotmail.com.

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 597:574.91(476)

Поступила в редакцию 19.07.2017
Received 19.07.2017

В. К. Ризевский, Е. В. Винцек

Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь

ОЦЕНКА ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ ИНВАЗИВНОСТИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РЫБ БЕЛАРУСИ С ПОМОЩЬЮ ПРОТОКОЛА FISK

Аннотация. С помощью протокола FISK (Fish Invasiveness Screening Kit) проведено распределение чужеродных видов рыб Беларуси в зависимости от их потенциальной инвазивности. Так, если суммарный балл составлял 12 и выше, вид относили к группе с высокой степенью риска инвазивности, при суммарном балле в пределах от 1 до 12 – к группе со средней степенью риска, при его значении менее 1 – к группе с низкой степенью риска.

Установлено, что из 18 чужеродных видов рыб, обнаруженных в естественных водоемах Беларуси, у 9 из них высок риск негативных воздействий на водные экосистемы страны. Показано, что виды-интродуценты, вселенные в естественные водоемы непосредственно человеком, имеют более высокий инвазивный потенциал, чем виды-аутовселенцы, проникшие самостоятельно по гидрологической сети с территории Украины. Отмечено, что в группу видов рыб с высокой степенью риска инвазивности на территории Беларуси в настоящее время следует относить натурализовавшихся ротана-головешку, карася серебряного, сазана и сомика американского. Обосновано также отнесение к группе высокого риска таких видов, как толстолобик белый, толстолобик пестрый, амур белый и бычок-песочник, ранее не включенных исследователями в данную группу.

Ключевые слова: FISK, оценка риска, чужеродные виды рыб, Беларусь

Для цитирования: Ризевский, В. К. Оценка потенциальной инвазивности чужеродных видов рыб Беларуси с помощью протокола FISK / В. К. Ризевский, Е. В. Винцек // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 83–91.

V. K. Rizevsky, E. V. Vintsek

*Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus*

ASSESSMENT OF POTENTIAL INVASIVENESS FOR ALIEN FISH SPECIES OF BELARUS USING FISK

Abstract. Risk assessment for alien fish of Belarus was determined using FISK (Fish Invasiveness Screening Kit). According to the outcomes, species were classified under particular risk categories. Receiver operating characteristic (ROC) analysis identified threshold value of 12 to distinguish between invasive and non-invasive fish species, lower than those obtained in many other regions around the world.

It was found that 9 from 18 alien species inhabits in the natural water bodies has a high risk on the aquatic ecosystems of Belarus. It is shown that non-native species intentionally introduced by man in the natural water bodies, has higher invasive potential than species invaded from the adjacent territories by natural spread. The highest scoring species were Amur sleeper, goldfish, common carp and brown bullhead. In addition, we validate inclusion in the high risk group such species as silver carp, bighead carp, grass carp and monkey goby, not included in this group in previous studies.

Keywords: FISK, risk assessment, alien species of fish, Belarus

For citation: Rizevsky V. K., Vintsek E. V. Assessment of potential invasiveness for alien fish species of Belarus using FISK. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 83–91 (in Russian).

Введение. В настоящее время одной из глобальных экологических проблем является внедрение многочисленных чужеродных видов в пресноводные экосистемы. Натурализация чужеродных видов рыб в регионе вселения может негативно воздействовать на аборигенную ихтиофауну (хищничество, усиление конкуренции за ресурсы, гибридизация, распространение заболеваний) и функционирование экосистем (деградация среды обитания).

Для разработки адекватных мер по сохранению существующего биологического разнообразия и минимизации негативных последствий внедрения чужеродных видов в первую очередь

необходимо знание современного видового состава неаборигенного населения, биологии чужеродных видов, а также путей и механизмов инвазионного процесса. Кроме того, важнейшим элементом управления биологическими ресурсами является оценка степени риска, сопряженного с вселением в аборигенные экосистемы чужеродных видов.

В последние годы оценку потенциальной инвазивности чужеродных видов рыб, как правило, проводят с помощью протокола FISK (Fish Invasiveness Screening Kit), который хорошо зарекомендовал себя во всем мире. В Беларуси подобная оценка проведена С. Э. Мастицким с соавт. [1–3], что отражено в ряде опубликованных ими работ. Однако, как указывают сами авторы, «различия в оценках инвазионного потенциала одного и того же вида, полученных с использованием протокола FISK разными исследователями, нередки... Данное обстоятельство подчеркивает необходимость проведения нескольких независимых экспертиз для получения максимально объективных представлений о потенциальной инвазивности того или иного вида» [1, с. 254], что и явилось целью данной работы.

Материалы и методы исследования. Протокол FISK представляет собой программу Microsoft Excel, находящуюся в свободном доступе по адресу https://www.cefas.co.uk/media/52872/fisk_v2_03_release.xls. Протокол включает 49 вопросов, касающихся биогеографии, биологии и экологии анализируемых видов. Каждому ответу, который может иметь числовое значение или «да/нет/не знаю» («Y/N/?»), присваивается определенный балл. Кроме того, в зависимости от степени уверенности в ответе (CF) за каждый вопрос присуждаются баллы: 1 – очень низкая уверенность, 2 – скорее неверно, 3 – скорее верно, 4 – очень вероятно.

Общая сумма баллов, которая может находиться в диапазоне от 15 до 57, позволяет отнести вид к низкой, средней или высокой группе риска. При этом пороговые значения между разными группами риска несколько отличаются в разных географических и климатических регионах, в связи с чем рекомендуется проводить калибровку протокола FISK для конкретной территории.

Для корректировки порогового значения балла, который позволяет отнести анализируемый вид к той или иной группе риска негативных воздействий, т. е. определить является или не является он инвазивным, были использованы ROC-анализ (Receiver operating characteristic analysis) и индекс Юдена [4].

Результаты и их обсуждение. *Чужеродные виды рыб Беларуси.* В настоящее время в естественных водоемах/водотоках Беларуси достоверно установлено обитание 65 видов рыб, из которых 18 видов (табл. 1) определены как чужеродные, появившиеся на территории страны в недалеком прошлом (в основном в течение последних 100 лет).

К категории чужеродных нами не отнесен ряд видов рыб Беларуси, степень риска у которых оценена по FISK С. Э. Мастицким с соавт. [1–3], а именно: недавно выявленные в стране аборигенные виды (белоперый пескарь *Romanogobio alpinus*, балтийская щиповка *Sabanejewia baltica*); аборигенные в целом для Беларуси виды (трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*, стерлядь *Acipenser ruthenus*); виды, вселенные ранее, но не натурализовавшиеся и не встречающиеся в настоящее время в естественных водоемах (малоротый буффало *Ictiobus bubalus*, большеротый буффало *Ictiobus cyprinellus*, черный буффало *Ictiobus niger*, черный амур *Mylopharyngodon piceus*, пелядь *Coregonus peled*); виды, присутствующие только в рыбоводных хозяйствах (клариевый африканский сом *Clarias gariepinus*, веслонос *Polyodon spathula*). Кроме этого, к чужеродным видам нами не отнесены чудский сиг *Coregonus lavaretus maraenoides* и амурский сазан *Cyprinus carpio haematopterus* (первый является подвидом исчезнувшего проходного аборигенного европейского сига *Coregonus lavaretus*, второй – подвидом чужеродного сазана *Cyprinus carpio*).

Калибровка протокола FISK для Беларуси. Степень уверенности в наших ответах (CF) на вопросы протокола FISK для всех проанализированных чужеродных видов рыб Беларуси достаточно высока (ср. 3.64, lim 2.84–3.92).

Установлено, что суммарный балл ответов на вопросы протокола FISK для отнесения вида к группе с высокой степенью риска инвазивности, должен быть равен 12 и выше, так как при данном пороговом значении индекс Юдена достигает максимальной величины ($J = 0,82$).

Т а б л и ц а 1. Чужеродные виды рыб, отмечаемые в настоящее время в естественных водоемах/водотоках Беларуси

Table 1. Alien species of fish that are presently found in natural water bodies/streams of Belarus

Вид рыбы			Вектор инвазии	Время появления
Русское название	Латинское название	Обозначение		
Сазан (кари)	<i>Cyprinus carpio</i>	Ccr	Инт	До XX в.
Карась серебряный	<i>Carassius auratus</i>	Cg	Инт	До XX в.
Сомик американский	<i>Ameiurus nebulosus</i>	An	Инт	Начало XX в.
Бычок-песочник	<i>Neogobius fluviatilis</i>	Nf	Аут	1936
Форель радужная*	<i>Parasalmo mykiss</i>	Om	Инт	1956
Амур белый*	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Ci	Инт	1971
Толстолобик пестрый*	<i>Aristichthys nobilis</i>	Hn	Инт	1971
Толстолобик белый*	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Hm	Инт	1971
Ротан-головешка	<i>Perccottus glenii</i>	Pg	Инт	1970-е
Чебачок амурский	<i>Pseudorasbora parva</i>	Pp	Инт	1990-е
Сомик канальный*	<i>Ictalurus punctatus</i>	Ip	Инт	1979
Тюлька	<i>Clupionella cultriventris</i>	Ccl	Аут	1980-е
Бычок-кругляк	<i>Neogobius melanostomus</i>	Nm	Аут	1990-е
Бычок-голец	<i>Neogobius gymnotrachelus</i>	Ng	Аут	1990-е
Бычок-цуцик	<i>Proterorhinus marmoratus</i>	Pm	Аут	2007
Колюшка малая южная	<i>Pungitius platigaster</i>	Ppl	Аут	2008
Игла-рыба	<i>Syngnathus abaster</i>	Sa	Аут	2008
Пуголовка звездчатая	<i>Benthophilus stellatus stellatus</i>	Bs	Аут	2011

Примечание. * – виды, не размножающиеся в естественных водоемах Беларуси; Инт – вселение в естественные водоемы человеком из-за пределов исторического ареала (вид-интродуцент); Аут – самостоятельное расселение по Днепру из Киевского водохранилища с территории Украины (вид-аутовселенец).

Для группы видов со средней степенью риска данная величина составляет менее 12 баллов. Для группы с низкой степенью риска инвазивности принимаем значение менее 1 (величина, принятая в большинстве опубликованных статей на эту тематику [5–10]).

Площадь под ROC-кривой (рис. 1) равна 0,94, что подтверждает способность протокола FISK дискриминировать инвазивные и неинвазивные чужеродные виды рыб Беларуси.

Установленные нами пороговые значения для разных групп риска несколько отличаются от указанных для других регионов, что подтверждает важность целенаправленного скрининга на региональном уровне. Так, по имеющимся в научной литературе материалам, нижнее пороговое значение для отнесения видов к группе с высокой степенью риска инвазивности находится в пределах от 9,5 балла (для чужеродных видов рыб Балканского полуострова [5]) до 22,5 балла (для водоемов Финляндии [10]) (рис. 2).

Оценка степени риска по FISK. В целом, оценка потенциальной инвазивности 18 чужеродных видов рыб Беларуси показала, что половина из них (9 видов) относятся к группе с высокой степенью риска негативных воздействий, другая половина – к группе среднего риска (рис. 3).

Согласно полученным баллам, в группу с высокой степенью риска вошли (по убывающей) карп, амурский чебачок, серебряный карась, ротан-головешка, белый толстолобик, американский сомик, белый амур, пестрый толстолобик и бычок-песочник. За исключением бычка-песочника, занявшего в этом ряду последнее место, все остальные виды с высоким инвазивным потенциалом

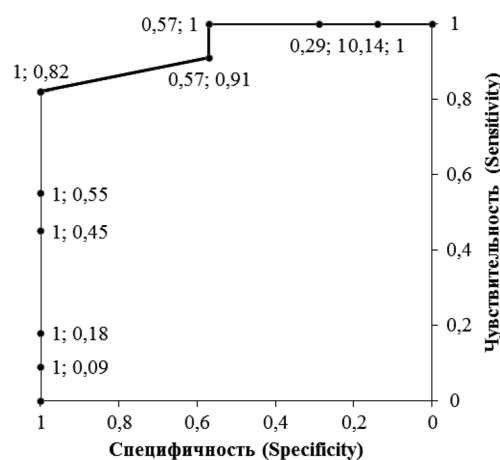


Рис. 1. ROC-кривая для 18 чужеродных видов рыб Беларуси, проанализированных с помощью протокола FISK

Fig. 1. ROC-curve for 18 alien fish species of Belarus, analyzed using the FISK protocol

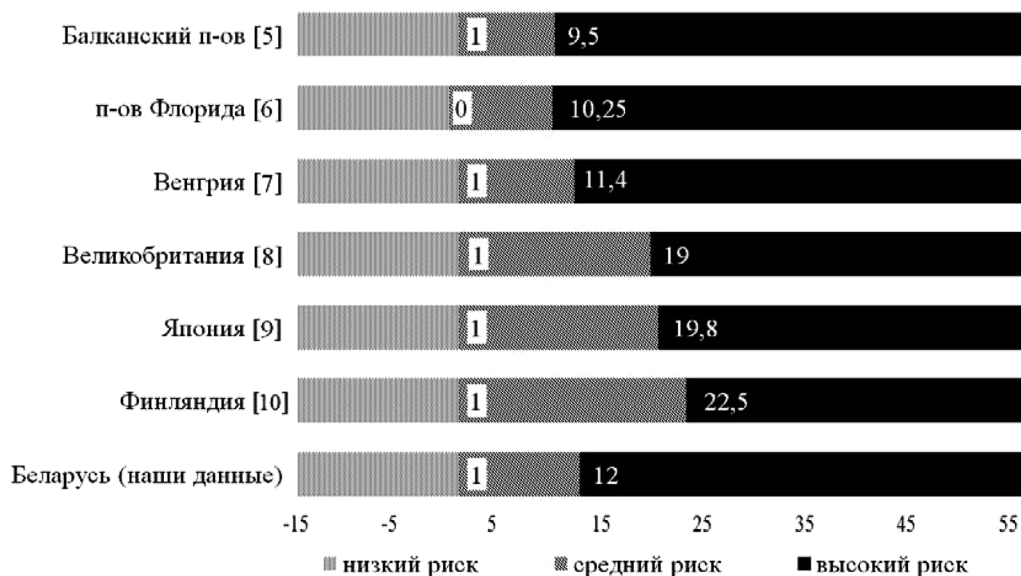


Рис. 2. Пороговые значения степени риска у чужеродных видов рыб, вычисленные с использованием протокола FISK для разных регионов

Fig. 2. Threshold values for each groups of risk of alien fish species for different regions calculated using the FISK protocol

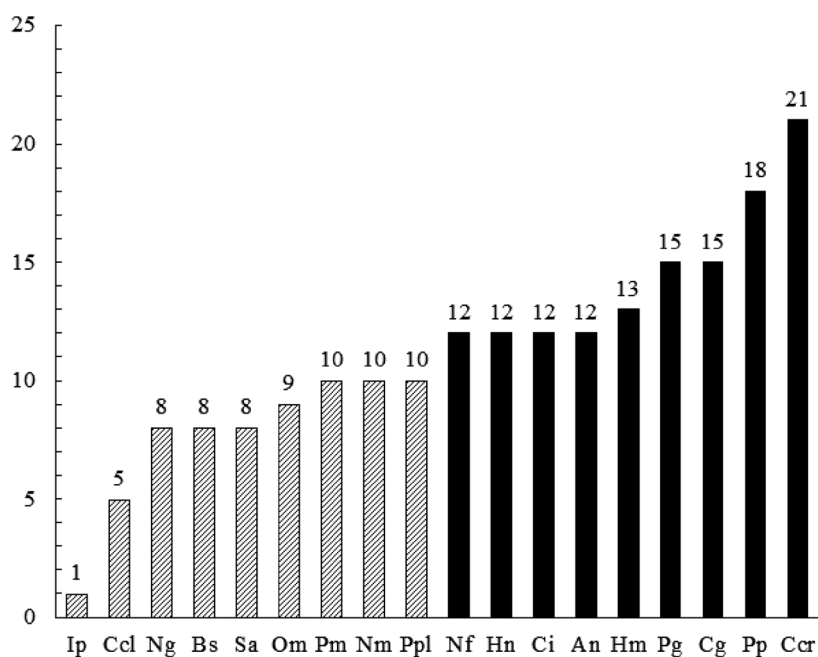


Рис. 3. Сумма баллов протокола FISK для каждого анализируемого чужеродного вида рыб Беларуси. Обозначения видов приведены в табл. 1

Fig. 3. The FISK score for each analyzed alien species fish of Belarus

являются видами-интродуцентами. В группу видов со средним риском вошли (также по убывающей) колюшка малая, бычок-кругляк, бычок-цуцик, форель радужная, игла-рыба, пугловка звездчатая, бычок-гонiec, тюлька и сомик канальный, большинство из которых (кроме радужной форели и канального сомика) – виды-аутовселенцы.

Данный факт свидетельствует о том, что виды-интродуценты, вселенные в естественные водоемы Беларуси непосредственно человеком, имеют более высокий инвазивный потенциал, чем виды-аутовселенцы, проникшие в водоемы страны самостоятельно по гидрографической сети. Отсюда следует, что в настоящее время при определении приоритетов по контролю над численностью и распространением чужеродных видов рыб особое внимание следует обращать именно

на интродуцентов, а в дальнейшем более продуманно и научно обоснованно планировать акклиматизационные мероприятия.

Полученные нами результаты о высокой степени риска в водоемах Беларуси сазана, чебачка амурского, карася серебряного, ротана-головешки, а также сомика американского совпадают с опубликованными ранее данными С. Э. Мастицкого с соавт. [1–3], указывающих на те же виды рыб с высоким риском негативного воздействия (табл. 2).

Т а б л и ц а 2. Состав группы чужеродных видов рыб Беларуси с высоким риском негативного воздействия по данным разных авторов

Table 2. List of alien fish species with high risk of negative impact in Belarus according to the data of different authors

Вид рыб	С. Э. Мастицкий и др., 2008 [2]	S. E. Mastitsky с соавт., 2010* [3]	С. Э. Мастицкий и др., 2010 [1]*	Наши данные, 2016*
Карась серебряный	BP	BP	BP	BP
Ротан-головешка	BP	BP	BP	BP
Чебачок амурский	BP	BP	BP	BP
Сомик американский	BP	BP	BP	BP
Сазан (кап)	BP	BP	BP	BP
Бычок-кругляк	BP	BP	BP	
Бычок-цуцик	BP	BP	BP	
Форель радужная		BP	BP	
Бычок-песочник	BP			BP
Амур белый				BP
Толстолобик белый				BP
Толстолобик пестрый				BP
Бычок-голец	BP			
Всего анализируемых видов	24	25	31	18

П р и м е ч а н и е. * – рассчитано по FISK; BP – виды, входящие в группу с высоким уровнем риска негативных воздействий.

В отличие от ранее опубликованных данных [1–3], в группу с высоким риском негативного воздействия (по FISK) нами не включены бычок-кругляк, бычок-цуцик и форель радужная.

Первый из них (бычок-кругляк), впервые выявленный на территории Беларуси в 1990-х годах в р. Днепр и нижнем течении р. Припять [11], перестал распространяться по водотокам страны. В последние годы кругляк был обнаружен только в нижнем течении р. Днепр и не отмечался ни в р. Припять, ни в Днепроовско-Бугском канале и р. Мухавец, куда проник ранее.

Форель радужная, являющаяся объектом аквакультуры, лишь единично отмечается в отдельных водоемах страны, однако в естественных водоемах Беларуси не размножается. По перечисленным выше причинам данный вид отнесен к группе среднего риска, несмотря на то что, согласно Invasive Species Specialist Group (ISSG), он находится в списке 100 опаснейших инвазивных видов.

С другой стороны, считаем обоснованным отнесение нами к группе высокого риска таких видов, как толстолобик белый, толстолобик пестрый и амур белый, ранее не включенных исследователями в данную группу. Несмотря на факт отсутствия естественного воспроизводства данных рыб в водоемах Беларуси и, казалось бы, невысокую потенциальную инвазивность этих видов, следует учитывать регулярное, на протяжении уже более чем 40 лет, массовое зарыбление этими «растительноядными» видами водоемов страны и широкое распространение их в водоемах всех основных речных бассейнов Беларуси. При этом зарыбление производится в основном именно с целью изменения окружающей среды (эти виды выступают здесь в качестве так называемых биомелиораторов). Отрицательным примером такого изменения среды может служить зарыбление озера Большие Швакшты (национальный парк «Нарочанский») белым амуром, приведшее к существенным изменениям в его экосистеме – ухудшению качества воды и снижению рекреационного потенциала этого водоема [12].

Включение нами понто-каспийского аутовселенца бычка-песочника в группу видов с высоким риском негативного воздействия вызвано значительным расширением области распространения данного вида по территории Беларуси и проникновением его в бассейн Балтийского моря как по Центральному инвазионному коридору (в р. Мухавец через Днепроовско-Бугский канал), так и по Вилейско-Минской водной системе (в р. Вилия) [11].

Вполне обоснованным является «попадание» в группу видов с высоким риском негативного воздействия такого вида, как чебачок амурский. В Беларуси он впервые был отмечен (причем в довольно большом количестве) в 1996 г. в верховьях р. Птичь (бассейн р. Припять) [13]. По имеющимся сведениям в р. Птичь чебачок в начале 1990-х годов проник из расположенных в непосредственной близости прудов рыбхоза, куда непреднамеренно был завезен вместе с дальневосточными «растительными» рыбами. В настоящее время ни в р. Птичь, ни в других водотоках бассейна р. Припять чебачок не выявлен. В последние годы единичные находки амурского чебачка отмечались лишь в р. Свислочь (бассейн р. Днепр) [14], соединенной с р. Птичь искусственным каналом через р. Титовка (приток Свислочи). Несмотря на пока еще малую численность в водоемах Беларуси и невысокую скорость распространения из мест первичной интродукции, амурский чебачок в местах вселения считается нежелательным видом, обладающим высоким инвазионным потенциалом [15].

Анализируя собственные данные, а также принимая во внимание материалы исследований, проведенных ранее другими исследователями, считаем, что к наиболее инвазивным видам рыб Беларуси в настоящее время следует относить натурализовавшихся ротана-головешку, карася серебряного, сазана и сомика американского.

Наиболее агрессивным и быстро распространяющимся из них является головешка-ротан. Появившись в середине 1970-х годов в отдельных прудах г. Минска [16], в настоящее время этот вид отмечен в водоемах всех крупных речных бассейнов Беларуси. При этом встречается он не только в подходящих для него мелких заболоченных водоемах, в старицах и прибрежной зоне рек, но и в водохранилищах на форелевых водотоках. Показано, что этот инвазивный вид способен оказывать значительное влияние на биотическую составляющую водных экосистем, наносить ощутимый урон рыбному хозяйству и представляет реальную угрозу для аборигенной фауны [17].

Массово размножился в местах первоначального заселения (отдельные озера бассейна р. Малорита, бассейн Балтийского моря) сомик американский. Из-за высокой его численности в зарыбленных озерах он вытеснил местные аборигенные промысловые виды, а сам значительно измельчал. В настоящее время наблюдается проникновение этого теплолюбивого вида в более северные от места первоначального вселения водоемы, в том числе расположенные в бассейне р. Припять (бассейн Черного моря). В последние годы сомик американский отмечен в Днепроовско-Бугском канале, а также в р. Свислочь (бассейн р. Днепр) непосредственно в г. Минске.

Значительное воздействие на аборигенную фауну рыб Беларуси оказывает завезенный в 1949 г. в Беларусь с Дальнего Востока карась серебряный. В настоящее время в водоемах республики отмечается резкое вытеснение интродуцированным карасем серебряным аборигенного карася золотого [18].

Результаты многочисленных исследований показали, что вселение в естественные водоемы карпа может приводить к угнетению популяций и даже к локальному исчезновению аборигенных видов рыб. Обусловлено это опосредованным воздействием через подрыв кормовой базы, а также ухудшением условий обитания для аборигенных видов и уменьшением площади их нерестилищ. В частности, из-за присутствия карпа меняется состояние водной системы (увеличивается мутность воды), изменяются концентрации взвешенных частиц и нутриентов, наблюдается уничтожение погруженных укореняющихся растений. В настоящее время в естественных водоемах Беларуси численность этого широко интродуцированного и самостоятельно расселяющегося по водным объектам вида пока еще относительно мала, однако при достижении им большой биомассы в водоемах потенциальная угроза с его стороны для водных экосистем очевидна [19].

Принимая во внимание, что в последние годы в Беларуси карась серебряный и сазан (карп) являются наиболее массово зарыбляемыми в рыбопромысловые водоемы видами рыб, значительно

повышающими выход рыбопродукции из них, в соответствии с руководящим принципом статьи 1 8h Конвенции о биологическом разнообразии «при принятия решений, касающихся преднамеренных интродукций, следует руководствоваться принципом принятия мер предосторожности» [20].

Заключение. Проведенная с использованием протокола FISK оценка инвазионного потенциала чужеродных видов рыб Беларуси показала следующее:

у половины (9 из 18) отмечаемых в настоящее время в естественных водоемах Беларуси чужеродных видов рыб высока степень риска их негативного воздействия на водные экосистемы страны;

виды-интродуценты, вселенные в естественные водоемы Беларуси непосредственно человеком, имеют более высокий инвазивный потенциал, чем виды-аутовселенцы, проникшие в водоемы страны самостоятельно по гидрологической сети;

к наиболее инвазивным видам рыб Беларуси в настоящее время относятся натурализовавшиеся ротан-головешка, карась серебряный, сазан и сомик американский.

Список использованных источников

1. Мастицкий, С. Э. Оценка потенциальной инвазивности чужеродных видов рыб Беларуси / С. Э. Мастицкий, Б. В. Адамович // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси : сб. науч. тр. – Минск, 2010. – Вып. 26. – С. 250–258.
2. Мастицкий, С. Э. Экологический риск, связанный с распространением чужеродных видов рыб по водоемам Беларуси / С. Э. Мастицкий, Ю. К. Верес // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси : сб. науч. тр. – Минск, 2008. – Вып. 4. – С. 306–307.
3. Non-native fishes of Belarus: diversity, distribution, and risk classification using the Fish Invasiveness Screening Kit (FISK) / S. E. Mastitsky [et al.] // Aquatic Invasions. – 2010. – Vol. 5, N 1. – P. 103–114.
4. Bewick, V. Statistics review 13: Receiver operating characteristic curves / V. Bewick, L. Cheek, J. Ball // Crit. Care. – 2004. – Vol. 8, N 6. – P. 508–512.
5. Risk assessment of non-native fishes in the Balkans Region using FISK, the invasiveness screening tool for non-native freshwater fishes / P. Simonović [et al.] // Mediterranean Marine Science. – 2013. – Vol. 14, N 2. – P. 369–376.
6. Evaluation of the Fish Invasiveness Screening Kit (FISK v2) for peninsular Florida / L. L. Lawson [et al.] // Management of Biol. Invasions. – 2015. – Vol. 6, N 4. – P. 413–422.
7. Risk assessment of non-native fishes in the catchment of the largest Central-European shallow lake (Lake Balaton, Hungary) / Á. Ferincz [et al.] // Hydrobiologia. – 2016. – Vol. 780, N 1. – P. 85–97.
8. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? / G. H. Copp [et al.] // J. of App. Ichthyology. – 2005. – Vol. 21, N 4. – P. 242–262.
9. Evaluating the potential for invasion by alien freshwater fishes in northern Kyushu Island, Japan, using the Fish Invasiveness Scoring Kit / N. Onikura [et al.] // Ichthyological Research. – 2012. – Vol. 58, N 4. – P. 382–387.
10. First application of FISK, the freshwater fish invasiveness screening kit, in Northern Europe: Example of Southern Finland / R. Puntilla [et al.] // Risk Analysis. – 2013. – Vol. 33, N 8. – P. 1397–1403.
11. Понто-каспийские иммигранты в структуре молоди рыб прибрежной мелководной зоны р. Днепр (в пределах Беларуси) / В. К. Ризевский [и др.] // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси : сб. науч. тр. – Минск, 2014. – Вып. 30. – С. 267–280.
12. Остапеня, А. П. Изменение экологической ситуации в озере Большие Швакшты и его причины / А. П. Остапеня, Т. В. Жукова // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2009. – Т. 53, № 3. – С. 98–101.
13. Куницкий, Д. Ф. Амурский чебачок (*Pseudorasbora parva*) – новый вид в ихтиофауне Беларуси / Д. Ф. Куницкий, М. В. Плюта // Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 1999. – № 3. – С. 122–125.
14. Змачинский, А. С. Результаты исследования ихтиофауны р. Свислочь в пределах г. Минска в весенне-летний период 2009 и 2010 годов / А. С. Змачинский // Результаты исследования ихтиофауны р. Свислочь в пределах г. Минска в весенне-летний период 2009 и 2010 годов / А. С. Змачинский // Итоги полевого сезона 2010 : материалы I регион. науч. зоол. конф., посвящ. Международ. году биоразнообразия, Брест, 11 дек. 2010 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина, Запад.-Полес. регион. отд-ние «Ахова птушак Бацькаўшчыны»; редкол.: А. Н. Тарасюк [и др.]. – Брест, 2010. – С. 97–101.
15. Карабанов, Д. П. Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* – новый вид в ихтиофауне Азербайджана / Д. П. Карабанов, Ю. Д. Кодухова, Н. Дж. Мустафаев // Рос. журн. биол. инвазий. – 2013. – № 1. – С. 41–50.
16. Ризевский, В. К. Морфологическая характеристика ротана-головешки (*Percottus glehni* Dybowski) из водоемов водной системы Минска / В. К. Ризевский, М. В. Плюта, В. В. Ермолаев // Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 1999. – № 3. – С. 119–121.
17. Reshetnikov, A. N. The introduced fish, rotan (*Percottus glenii*), depresses populations of aquatic animals (macroinvertebrates, amphibians, and a fish) / A. N. Reshetnikov // Hydrobiologia. – 2003. – Vol. 510, N 1–3. – P. 83–90.
18. Ризевский, В. К. О вытеснении аборигенного карася золотого интродуцированным карасем серебряным / В. К. Ризевский, А. В. Зубей, И. А. Ермолаева // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси : сб. науч. тр. – Минск, 2013. – Вып. 29. – С. 265–276.

19. Лукина, И. И. Влияние карпа обыкновенного *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 на экосистему естественных водоемов / И. И. Лукина, И. В. Новик, В. К. Ризевский // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси : сб. науч. тр. – Минск, 2013. – Вып. 29. – С. 250–262.

20. Конвенция о биологическом разнообразии [Электронный ресурс] // TEMATEA. – Режим доступа: http://www.tematea.org/russian/index_q_node12.html. – Дата доступа: 10.06.2017.

References

1. Mastitsky S. E., Adamovich B. V. Assessment of potential invasiveness of alien species of fish in Belarus. *Voprosy rybnogo hozyajstva Belarusi: sb. nauch. trudov = Belarus fish industry problems: collected transactions*. Minsk, 2010, Iss. 26, pp. 250–258 (in Russian).
2. Mastitsky S. E., Veres Y. K. Ecological risk associated with the spread of alien fish species in Belarus water reservoirs. *Voprosy rybnogo hozyajstva Belarusi: sb. nauch. trudov = Belarus fish industry problems: collected transactions*. Minsk, 2008, Iss. 4, pp. 306–307 (in Russian).
3. Mastitsky S. E., Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Adamovich B. V. Non-native fishes of Belarus: diversity, distribution, and risk classification using the Fish Invasiveness Screening Kit (FISK). *Aquatic Invasions*, 2010, vol. 5, no. 1, pp. 103–114. DOI: 10.3391/ai.2010.5.1.12
4. Bewick V., Cheek L., Ball J. Statistics review 13: Receiver operating characteristic curves. *Critical Care*, 2004, vol. 8, no. 6, pp. 508–512. DOI: 10.1186/cc3000
5. Simonović P., Tošić A., Vassilev M., Apostolou A., Mrdak D., Ristovska M., Kostov V., Nikolić V., Škraba D., Vilizzi L., Copp G.H. Risk assessment of non-native fishes in the Balkans Region using FISK, the invasiveness screening tool for non-native freshwater fishes. *Mediterranean Marine Science*, 2013, vol. 14, no. 2, pp. 369–376. DOI: 10.12681/mms.337
6. Lawson L. L., Hill J. E., Hardin S., Vilizzi L., Copp G. H. Evaluation of the Fish Invasiveness Screening Kit (FISK v2) for peninsular Florida. *Management of Biological Invasions*, 2015, vol. 6, no. 4, pp. 413–422. DOI: 10.3391/mbi.2015.6.4.09
7. Ferincz Á., Staszny Á., Weiperth A., Takács P., Urbányi B., Vilizzi L., Paulovits G., Copp G. H. Risk assessment of non-native fishes in the catchment of the largest Central-European shallow lake (Lake Balaton, Hungary). *Hydrobiologia*, 2016, vol. 780, no. 1, pp. 85–97. DOI: 10.1007/s10750-016-2657-2
8. Copp G. H., Bianco P. G., Bogutskaya N. G., Eros T., Falka I., Ferreira M. T., Fox M. G., Freyhof J., Gozlan R. E., Grabowska J., Kováč V., Moreno-Amich R., Naseka A. M., Peñáz M., Povž M., Przybylski M., Robillard M., Russell I. C., Stakenas S., Šumer S., Vila-Gispert A., Wiesner C. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology*, 2005, vol. 21, no. 4, pp. 242–262. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2005.00690.x
9. Onikura N., Nakajima J., Inui R., Mizutani H., Kobayakawa M., Fukuda S., Mukai T. Evaluating the potential for invasion by alien freshwater fishes in northern Kyushu Island, Japan, using the Fish Invasiveness Scoring Kit. *Ichthyological Research*, 2012, vol. 58, no. 4, pp. 382–387. DOI: 10.1007/s10228-011-0235-1
10. Puntilla R., Vilizzi L., Lehtiniemi M., Copp G. H. First application of FISK, the freshwater fish invasiveness screening kit, in Northern Europe: Example of Southern Finland. *Risk Analysis*, 2013, vol. 33, no. 8, pp. 1397–1403. DOI: 10.1111/risa.12069
11. Rizevsky V. K., Ermolaeva I. A., Leshchenko A. V., Kudrickaya A. P. Ponto-Caspian immigrants in the structure of young fish of the shallow coastal zone of the Dneper river (within Belarus). *Voprosy rybnogo hozyajstva Belarusi: sb. nauch. trudov = Belarus fish industry problems: collected transactions*. Minsk, 2014, Iss. 30, pp. 267–280 (in Russian).
12. Ostapenya A. P., Zhukova T. V. Changes in the ecological situation in the lake Big Shvakshty and its causes. *Doklady Nacional'noj akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2009, vol. 53, no. 3, pp. 98–101 (in Russian).
13. Kunickij D. F., Plyuta M. V. Topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) – a new species in the ichthyofauna of Belarus. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 1999, no. 3, pp. 122–125 (in Russian).
14. Zmachinskij A. S. Results of the study of the ichthyofauna of the Svisloch river within the Minsk in the spring and summer periods of 2009 and 2010. *Itogi polevogo sezona 2010 : materialy I regional'noi nauchnoi zoologicheskoi konferentsii, posvyashchennoi Mezhdunarodnomu godu bioraznoobraziya (Brest, 11 dekabrya 2010 g.)* [results of the field season: Materials of the 1st regional scientific zoological conference dedicated to the International year of biodiversity (Brest, December 11, 2010)]. Brest, 2010, pp. 97–101 (in Russian).
15. Karabanov D. P., Kodukhova Yu. V., Mustafayev N. J. Topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* – a new species in the ichthyofauna of Azerbaijan. *Rossijskij zhurnal biologicheskikh invazij = Russian Journal of Biological Invasions*, 2013, no. 1, pp. 41–50 (in Russian).
16. Rizevsky V. K., Plyuta M. V., Ermolaev V. V. Morphological characteristics of rotan (*Percottus glehni* Dybowski) from the water bodies of the water system of Minsk. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 1999, no. 3, pp. 119–121 (in Russian).
17. Reshetnikov A. N. The introduced fish, rotan (*Percottus glenii*), depresses populations of aquatic animals (macroinvertebrates, amphibians, and a fish). *Hydrobiologia*, 2003, vol. 510, no. 1–3, pp. 83–90. DOI: 10.1023/b:hydr.0000008634.92659.b4
18. Rizevsky V. K., Zubey A. V., Ermolaeva I. A. On displacement of indigenous crucian carp by introduced goldfish. *Voprosy rybnogo hozyajstva Belarusi: sb. nauch. trudov = Belarus fish industry problems: collected transactions*, Minsk, 2013, Iss. 29, pp. 265–276 (in Russian).

19. Lukina I. I., Novik I. V., Rizevsky V. K. Influence of carp *Cyprinus carpio* Linnaeus 1758 on ecological system of natural reservoirs. *Voprosy rybnogo hozyajstva Belarusi: sb. nauch. trudov = Belarus fish industry problems: collected transactions*, Minsk, 2013, Iss. 29, pp. 250–262 (in Russian).

20. Convention on biological diversity. *ТЕМАТЕА*. Available at: http://www.tematea.org/russian/index_q_node12.html (accessed 10 January 2017) (in Russian).

Информация об авторах

Ризевский Виктор Казимирович – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: RVK869@mail.ru.

Винцек Елизавета Вячеславовна – мл. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: zemlianka_8@mail.ru.

Information about the authors

Viktar K. Rizevsky – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Head of the Laboratory. Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: RVK869@mail.ru.

Lizaveta V. Vintsek – Junior researcher. Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: zemlianka_8@mail.ru.

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 595.762.12

Поступила в редакцию 10.04.2017
Received 10.04.2017

Н. Г. Козулько

Полесский аграрно-экологический институт НАН Беларуси, Брест, Республика Беларусь

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ЧИСЛЕННОСТЬ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA: CARABIDAE) В НЕКОТОРЫХ ТИПАХ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩИ

Аннотация. Приводятся данные по видовому составу и численности жужелиц в дубраве грабово-кисличной (*Carpineto-Quercetum oxalidosum*), грабняках кисличном (*Carpinetum oxalidosum*) и зеленчуково-кисличном (*Carpinetum galeobdolosum-oxalidosum*) Беловежской пуши. Методом почвенно-зоологических раскопок собрано 115 экземпляров имаго жужелиц, относящихся к 23 видам. Установлено, что сообщества жужелиц в широколиственных лесах Беловежской пуши отличаются специфичностью своего состава и соотношения численности видов. Преобладали *Pterostichus oblongopunctatus* (входивший в число доминирующих видов во всех типах леса), *Dyschirius globosus* (грабняк кисличный), *Notiophilus palustris* и *Pterostichus strenuus*. *Amara communis* и *Amara brunnea* демонстрировали высокую численность в грабняке зеленчуково-кисличном, *Notiophilus biguttatus* – в дубраве кисличной. Сообщество жужелиц в коренном типе леса (дубраве кисличной) характеризовалось обедненным видовым составом.

Ключевые слова: жужелицы, видовой состав, структура сообществ, широколиственные леса, Беловежская пуца

Для цитирования: Козулько, Н. Г. Видовой состав и численность жужелиц (Coleoptera: Carabidae) в некоторых типах широколиственных лесов Беловежской пуши / Н. Г. Козулько // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 92–98.

М. Н. Kazulka

Polesie Agrarian Ecological Institute of the National Academy of Sciences of Belarus, Brest, Republic of Belarus

SPECIES COMPOSITION AND ABUNDANCE OF GROUND BEETLES (COLEOPTERA: CARABIDAE) IN SOME TYPES OF DECIDUOUS FORESTS IN BELOVEZHSKAYA PUSHCHA

Abstract. The data on species composition and abundance of ground beetles in the Oxalidosum oak-hornbeam (*Carpineto-Quercetum oxalidosum*), Oxalidosum hornbeam (*Carpinetum oxalidosum*) and Galeobdolosum-oxalidosum hornbeam (*Carpinetum galeobdolosum-oxalidosum*) forests in Belovezhskaya Pushcha is given. 115 specimens of ground beetles belonging to 23 species were collected by the quadrat method. Ground beetle communities in the deciduous forests in Belovezhskaya Pushcha are characterized by specificity of its composition and the ratio of the number of species. *Pterostichus oblongopunctatus* (dominant species in all forest types), *Dyschirius globosus* (dominant in Oxalidosum hornbeam forest), *Notiophilus palustris* and *Pterostichus strenuus* dominated. *Amara communis* and *Amara brunnea* were abundant in Galeobdolosum-oxalidosum hornbeam forest and *Notiophilus biguttatus* was abundant in Oxalidosum oak-hornbeam stand. The ground beetle community in the indigenous forest type (Oxalidosum oak-hornbeam stand) is characterized by depleted species composition.

Keywords: ground beetles, species composition, community structure, deciduous forests, Belovezhskaya Pushcha

For citation: Kazulka M. N. Species composition and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in some types of deciduous forests in Belovezhskaya Pushcha. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 92–98 (in Russian).

Введение. Беловежская пуца является крупным лесным массивом равнинной Европы. Здесь, на стыке европейской широколиственной и евразийской хвойнолесной геоботанических областей, сформировались богатые видовые сообщества. Леса региона отражают переходный характер между зональными типами растительности и представлены богатым спектром ассоциаций. Широколиственные леса покрывают незначительную часть территории, а в формационной структуре преобладают дубовые, грабовые и ясеневые древостои [1]. Несмотря на длительную историю хозяйственной деятельности, в Беловежской пуце сохранились относительно нетронутые биоценозы, которые могут служить эталонами естественных сообществ.

Жужелицы отличаются высокой численностью и разнообразием в различных типах экосистем и являются одной из доминирующих групп подстилочных хищников, ограничивающей численность

фитофагов, в том числе и вредителей леса [2]. Их экологические характеристики и систематика относительно хорошо изучены, разработаны методы отлова и учета [3]. Видовой состав и структура сообществ жужелиц в белорусской части Беловежской пушчи изучались в различных типах хвойных и лиственных лесов преимущественно с помощью ловушек Барбера [4–9].

Цель настоящей работы – определить, используя метод почвенно-зоологических раскопок, видовой состав и плотность жужелиц в трех типах широколиственных лесов.

Место исследований. Исследования проводили в 200-летней дубраве грабово-кисличной (*Carpineto-Quercetum oxalidosum*), 140-летнем грабняке зеленчуково-кисличном (*Carpinetum galeobdolosum-oxalidosum*) и 80-летнем грабняке кисличном (*Carpinetum oxalidosum*) Беловежской пушчи.

В дубраве кисличной (кв. 807А) в I ярусе доминировал дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) с примесью дуба скального (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) и ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) H. Karst.), в хорошо выраженном II ярусе – граб обыкновенный (*Carpinus betulus* L.), в напочвенном покрове (проективное покрытие 12,7 %) – кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.) (6,5 %) и ветреница дубравная (*Anemone nemorosa* L.) (4,2 %).

Грабняк кисличный (кв. 777В) сформировался на месте ясеневоего леса в результате гибели и выпадения из состава древостоя ясеня. I ярус сложен из граба, единично встречались сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), осина (*Populus tremula* L.), ель обыкновенная, дуб черешчатый. Развитие древостоя в локальном понижении сказалось на составе травянистого яруса (проективное покрытие 20,7%), где вместе с кислицей (7,5 %) доминировала осока удлиненная (*Carex elongata* L.) (3,5 %), занимающая пониженные участки микрорельефа.

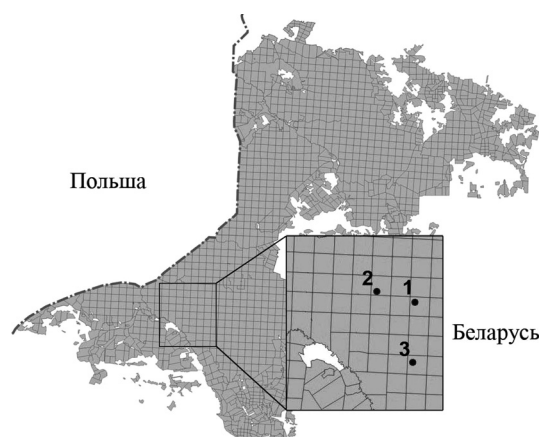
В грабняке зеленчуково-кисличном (кв. 863В) I ярус сложен из граба и единично из ели, сосны обыкновенной, клена остролистного (*Acer platanoides* L.), осины. Проективное покрытие травянистого яруса довольно высокое (25,3 %). В живом напочвенном покрове доминировали зеленчук желтый (*Galeobdolon luteum* Huds.) (6,6%), кислица обыкновенная (3,5%) и крапива двудомная (*Urtica dioica* L.) (3,3%). На расстоянии 60 м от учетной площадки расположен ксерофитный луг.

Все изученные типы ассоциаций удалены друг от друга не более чем на 5 км. Участки разделены между собой другими типами леса и дорогами (см. рисунок).

Материалы и методы исследований. Для установления плотности жужелиц применяли почвенно-зоологические раскопки по стандартной методике с размером проб 25×25 см (1/16 м²) на глубину 10 см [10]. Учет жужелиц проводили в апреле, июне, августе и октябре 2015 г. За один раз в месяц отбиралось 16 проб, что составляло 1 м². Таким образом, за период исследования в каждом биотопе взято по 64 пробы. Разбор подстилки и почвы производили вручную в полевых и в лабораторных условиях. В лесу производили просеивание субстрата через систему сит с одновременным выбором жесткокрылых. С целью более полного учета мелких экземпляров жужелиц просеиванную мелкую фракцию подстилки собирали в полиэтиленовые пакеты, доставляли в лабораторию и разбирали под лампой накаливания мощностью 200 Вт.

Почвенные раскопки не позволяют выявить полный видовой состав сообществ жужелиц в биотопе, однако дают возможность с определенной степенью точности установить плотность многих групп почвенных и передвигающихся по поверхности почвы беспозвоночных, которые в силу особенностей своего поведения избегают почвенные ловушки Барбера [11].

Статистическую обработку материала проводили по общепринятым формулам и методикам. Различия в численности видов жужелиц выявляли при помощи *t*-критерия Стьюдента для независимых выборок путем попарного сравнения данных из разных



Локализация мест исследования: 1 – дубрава кисличная, 2 – грабняк кисличный, 3 – грабняк зеленчуково-кисличный

Localization of forest sites: 1 – Oxalidosum oak-hornbeam, 2 – Oxalidosum hornbeam, 3 – Galeobdolosum-oxalidosum hornbeam

биотопов [12]. К доминирующим были отнесены виды с плотностью более 1 экз/м², а также виды, плотность которых равнялась 1 экз/м², если при этом они не образовывали скоплений особей.

Результаты и их обсуждение. В широколиственных лесах Беловежской пуши учтено 115 экз. имаго жужелиц, принадлежащих к 23 видам (см. таблицу). Преобладающим видом в сборах был *Pterostichus oblongopunctatus*. Всего было отловлено 24 экз. этого вида, что составило 20,9 % от общего числа жужелиц. Численность *Dyschirius globosus* и *Notiophilus palustris* превышала 10 экз. Численность трех массовых видов составила 49,6 % от общего числа жужелиц, учтенных почвенными раскопками, 11 видов (47,8 %) представлены только 1 экземпляром.

Видовой состав жужелиц в грабняке кисличном оказался самым богатым и был представлен 14 видами. Плотность жужелиц здесь была выше ($13,0 \pm 2,4$ экз/м²), чем в дубраве ($p < 0,05$) и грабняке зеленчуково-кисличном ($p > 0,05$). Доминирующим видом являлся *Dyschirius globosus* ($4,5 \pm 1,2$ экз/м²). Ему значительно ($p < 0,05$) уступали *Notiophilus palustris* ($1,8 \pm 0,6$ экз/м²), *Pterostichus oblongopunctatus* ($1,0 \pm 0,5$ экз/м²), *Pterostichus strenuus* ($1,0 \pm 0,5$ экз/м²) и *Bembidion mannerheimi* ($1,0 \pm 0,6$ экз/м²).

В грабняке зеленчуково-кисличном выявлено 12 видов жужелиц. Плотность жесткокрылых составила $8,8 \pm 1,4$ экз/м². Преобладали луговой вид *Amara communis* ($2,3 \pm 0,9$ экз/м²), лесные виды *Pterostichus oblongopunctatus* ($1,5 \pm 0,5$ экз/м²) и *Notiophilus palustris* ($1,5 \pm 0,6$ экз/м²). Плотность *Amara brunnea* составила $1,0 \pm 0,5$ экз/м².

Видовой состав жужелиц в дубраве кисличной оказался самым бедным (зарегистрировано 7 видов). Их плотность по сравнению с таковой в других типах широколиственных лесов оказалась наименьшей и составила $7,0 \pm 1,6$ экз/м². Здесь доминировал *Pterostichus oblongopunctatus* ($3,5 \pm 1,0$ экз/м²), плотность которого оказалась больше, чем в грабнях кисличном ($p < 0,05$) и зеленчуково-кисличном ($p > 0,05$). Высокой оказалась численность *Notiophilus biguttatus* ($1,5 \pm 0,7$ экз/м²). Плотность *Pterostichus strenuus* составила $1,0 \pm 0,5$ экз/м². Остальные виды были представлены единичными экземплярами.

Таким образом, широколиственные леса Беловежской пуши населены различными по своим экологическим требованиям видами жужелиц. Среди 23 учтенных видов большинство являлись типичными обитателями лесов разных типов и степени увлажнения (например, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Pterostichus strenuus*, *Notiophilus* spp.). Виды, предпочитающие открытые пространства (*Bembidion lampros*, *Clivina fossor*), за исключением *Amara communis*, были немногочисленны и встречались лишь в единичных экземплярах. Среди учтенных видов следует отметить *Leistus rufomarginatus*, находящегося в процессе расширения своего ареала на восток [13].

Исследованные сообщества жужелиц сильно различались как по составу и плотности, так и по комплексу доминирующих видов. При этом для каждого сообщества были характерны специфика видовой состава и соотношения численности видов.

Как по видовому составу, так и по численности преобладали сообщества жужелиц грабовых лесов. При этом сообщество жужелиц в грабняке кисличном имело переходные черты к комплексам жужелиц влажных типов леса, о чем свидетельствует наличие таких видов, как *Bembidion mannerheimi*, *Bembidion doris*, *Oxytelus obscurus*, *Loricera pilicornis* и *Pterostichus diligens*, которые, однако, не достигали здесь высокой численности. Ядро доминирующих видов в грабняке кисличном представлено лесными полизональными видами *Notiophilus palustris*, *Pterostichus oblongopunctatus* и *Pterostichus strenuus*, а также *Dyschirius globosus*. Последний является эврибионтом и встречается в разнообразных влажных лесах, на пойменных лугах и низинных болотах [5, 14]. Необходимо отметить, что в данном биотопе помимо парцелл с неморальной растительностью сформированы осоковые парцеллы на оторфованных, а следовательно, переувлажненных почвах, что и обуславливает значительное присутствие наряду с лесными лесо-болотных видов.

В грабняке зеленчуково-кисличном преобладал *Amara communis*, демонстрирующий высокую численность на суходольных и пойменных лугах [14–16]. Его проникновение в грабовый лес обусловлено близостью суходольного луга рядом с местом исследований. За исключением *Amara communis*, сообщество жужелиц в этом типе леса представлено лесными и эвритопными видами. *Pterostichus oblongopunctatus* является типичным лесным видом, входящим в группу доминан-

Видовой состав и плотность жужелиц (экз/м²) в широколиственных лесах Беловежской пуши
Species composition and density of ground beetles (ind./m²) in broad-leaved forests of Belovezhskaya Pushcha

Вид	Дубрава кисличная	Грабняк кисличный	Грабняк зеленчуково-кисличный	Всего экз.
<i>Amara brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)			1,0 ± 0,5	4
<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)			2,3 ± 0,9	9
<i>Badister lacertus</i> Sturm, 1815		0,5 ± 0,3		2
<i>Badister meridionalis</i> Puel, 1925			+	1
<i>Bembidion doris</i> (Panzer, 1796)		+		1
<i>Bembidion lampros</i> (Herbst, 1784)	+			1
<i>Bembidion mannerheimi</i> (Sahlberg, 1827)		1,0 ± 0,6		4
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)			+	1
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)		+		1
<i>Dyschirius globosus</i> (Herbst, 1784)		4,5 ± 1,2		18
<i>Epaphius secalis</i> (Paykull, 1790)		0,8 ± 0,4	+	4
<i>Harpalus latus</i> (Linnaeus, 1758)		0,8 ± 0,4	0,5 ± 0,3	5
<i>Leistus rufomarginatus</i> (Duftschmid, 1812)	+			1
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)		0,5 ± 0,5		2
<i>Nebria brevicollis</i> (Fabricius, 1792)			+	1
<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1779)	1,5 ± 0,7		+	7
<i>Notiophilus palustris</i> (Duftschmid, 1812)	0,5 ± 0,3	1,8 ± 0,6	1,5 ± 0,6	15
<i>Oxytelaphus obscurus</i> (Herbst, 1784)		+		1
<i>Pterostichus diligens</i> (Sturm, 1824)		+		1
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)			+	1
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	3,5 ± 1,0	1,0 ± 0,5	1,5 ± 0,5	24
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1797)	1,0 ± 0,5	1,0 ± 0,5	0,5 ± 0,5	10
<i>Synuchus vivalis</i> (Illiger, 1798)		+		1
Общая плотность	7,0 ± 1,6	13,0 ± 2,4	8,8 ± 1,4	
Всего видов	6	14	12	

Примечание. «+» – единично встреченные особи; полужирным шрифтом выделены показатели, характерные для доминирующих видов жужелиц.

тов и в грабовых лесах Западной Украины [17]. В число характерных видов в грабняке также входит *Amara brunnea*. В других исследованиях этот вид указывается как характерный для березовых лесов разных природных зон [16, 18–20], в массе отмечался в ельниках [5, 21] и дубравах [22, 23]. При изучении парцеллярной структуры сложных лесов *Amara brunnea* регистрировался только в еловых парцеллах [24].

Заметно беднее в видовом отношении оказалось сообщество жужелиц в дубраве кисличной. При этом плотность *Pterostichus oblongopunctatus* наиболее высока именно в этом типе леса. В число характерных видов входит *Notiophilus biguttatus*, демонстрирующий высокую плотность в ельниках Подмоскovie [25]. В Скандинавии этот вид приурочен к достаточно разреженным светлым лесам с относительно слабо развитой напочвенной растительностью [18]. Плотность *Pterostichus strenuus* была несколько выше, чем в дубовых лесах Полесья [26]. Следует отметить, что жужелицы на этой пробной площади ранее изучались в аспекте многолетней динамики видового состава и плотности их сообщества. При наблюдаемых различиях в составе и численности видов комплекс доминантов (*Pterostichus oblongopunctatus*, *Notiophilus biguttatus*, *Pterostichus strenuus*) наиболее сходен с таковым в 1988 г. [7]. Тем не менее, в ходе проведенных исследований выявлены значительные различия в населении жужелиц в сравнении с таковым в других дубравах Беловежской пуши [8].

Видовой состав в исследованной дубраве оказался гораздо беднее, а плотность ниже, чем в естественных и трансформированных в результате мелиорации дубравах Белорусского Полесья [22, 23, 26]. *Pterostichus oblongopunctatus* является общим доминантом для всех типов дубовых формаций, а в Беловежской пуше его численное обилие (51,9 %) значительно выше, чем в дубравах Полесья [22, 26].

Заклучение. Сообщества жуужелиц в широколиственных лесах Беловежской пуци отличаются специфичностью своего состава и соотношения численности видов. Наряду с общими полизональными видами, демонстрирующими высокие значения плотностей в различных природных зонах (*Pterostichus oblongopunctatus*, *Pterostichus strenuus*, *Notiophilus palustris*), в состав каждого сообщества входят свои характерные доминанты, отражающие специфику формирующихся условий среды. При этом сообщество жуужелиц в коренном, уже сформировавшемся типе леса (дубрава кисличная), характеризуется обедненным видовым составом.

Благодарности. Автор выражает благодарность доктору биологических наук, профессору О. Р. Александровичу (г. Слупск, Польша) и кандидату биологических наук, доценту В. А. Цинкевичу (г. Минск) за критические замечания и комментарии к работе. Исследования выполнены при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (грант № Б15М-117).

Acknowledgements. The author is grateful to the D. Sc. (Biol.), Professor O. R. Aleksandrovicz (Slupsk, Poland) and Ph. D. (Biol.), Assistant Professor V. A. Tsinkevich (Minsk) for criticism and comments provided during the writing of the article. The research was financially supported by the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (grant no. B15M-117).

Список использованных источников

1. Бамбиза, Н. Н. Формационно-типологическая структура лесов Национального парка «Беловежская пуца» / Н. Н. Бамбиза, В. Н. Толкач, Д. И. Бернацкий // Эколого-экономический механизм сохранения биоразнообразия особо охраняемых природных территорий : материалы II Междунар. науч.-практ. конф., Беловеж. пуца, 23–25 мая 2007 г. / редкол. : А. В. Неверов [и др.]. – Брест, 2007. – С. 122–137.
2. Karpiński, J. J. Biegaczowate (Carabidae, Coleoptera) w biocenozie lasu Białowieskiego Parku Narodowego / J. J. Karpiński, J. Makólski // Roczn. Nauk Leśnych. – 1954. – Т. 5, № 121. – С. 106–136.
3. Lövei, G. L. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) / G. L. Lövei, K. D. Sunderland // Annu. Rev. of Entomol. – 1996. – Vol. 41, N 1. – P. 231–256.
4. Гиляров, М. С. Использование беспозвоночных для характеристики почв Беловежской пуци / М. С. Гиляров, Т. С. Перель, А. П. Утенкова // Беловежская Пуца. Исследования : сб. науч. ст. / Гос. природоохр. учреждение «Нац. парк «Беловеж. пуца». – Брест, 1971. – Вып. 4. – С. 193–212.
5. Александрович, О. Р. Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) запада лесной зоны Русской равнины. Фауна, зоогеография, экология, фауногенез / О. Р. Александрович. – Saarbrücken : Lambert Acad. Publ., 2014. – 464 с.
6. Дерунков, А. В. Структура сообществ жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосновых культурах Беловежской пуци / А. В. Дерунков // Вес. Акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 1998. – № 3. – С. 121–125.
7. Козулько, Н. Г. Многолетняя динамика плотности жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в дубраве кисличной Беловежской пуци / Н. Г. Козулько, Г. А. Козулько // Зоологические чтения : материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. памяти проф. И. К. Лопатина, Гродно, 14–16 марта 2013 г. / редкол. : О. В. Янчуревич (гл. ред.) [и др.]. – Гродно, 2013. – С. 132–136.
8. Козулько, Н. Г. Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) дубрав Беловежской пуци в комплексах почвенной мезофауны в условиях высокой численности диких копытных / Н. Г. Козулько // Состояние природной среды Полесья и сопредельных территорий : материалы регион. науч.-практ. конф. студентов, Брест, 25 марта 2010 г. / Брест. гос. ун-т ; под общ. ред. Л. Н. Усачевой. – Брест, 2010. – С. 49–51.
9. Козулько, Н. Г. Структура сообществ жуужелиц (Coleoptera: Carabidae) в березняках кисличных Беловежской пуци / Н. Г. Козулько, Г. А. Козулько // Весн. Брэсц. ун-та. Сер. 5. Хімія. Біялогія. Навукі аб зямлі. – 2016. – № 1. – С. 35–45.
10. Гиляров, М. С. Учет крупных почвенных беспозвоночных / М. С. Гиляров // Методы почвенно-зоологических исследований : сб. тр. / АН СССР ; редкол. : М. С. Гиляров (отв. ред.) [и др.]. – М., 1975. – С. 2–29.
11. Greenslade, P. J. M. Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera) / P. J. M. Greenslade // J. of Animal Ecology. – 1964. – Vol. 33, N 2. – P. 301–310.
12. Количественные методы в почвенной зоологии / Ю. Б. Бызова [и др.]. – М. : Наука, 1987. – 289 с.
13. Александрович, О. Р. Распространение *Leistus rufomarginatus* (Duftschmid, 1812) (Coleoptera: Carabidae) на северо-востоке Средней Европы / О. Р. Александрович // Актуальные проблемы экологии : материалы VII междунар. науч.-практ. конф., Гродно, 26–28 окт. 2011 г. / М-во обр. Респ. Беларусь, Гродн. гос. ун-т имени Янки Купалы ; редкол.: Н. П. Канунникова (отв. ред.) [и др.]. – Гродно, 2011. – С. 57–58.
14. Дерунков, А. В. Видовой состав и экологическая структура комплексов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в различных биоценозах заказника «Средняя Припять» / А. В. Дерунков // Вестн. Белорус. гос. ун-та. Сер. 2. Химия. Биология. География. – 2009. – № 2. – С. 34–40.
15. Солодовников, И. А. Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) Белорусского Поозерья. С каталогом видов жуужелиц Беларуси и сопредельных государств / И. А. Солодовников. – Витебск : Изд-во Витеб. гос. ун-та, 2008. – 325 с.
16. Шарова, И. Х. Особенности биотопического распределения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в зоне смешанных лесов Подмоскovie / И. Х. Шарова // Уч. зап. / Моск. гос. пед. ин-т. – М., 1971. – Т. 46. – С. 61–86.
17. Загайкевич, И. К. К изучению жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) некоторых лесных экосистем запада УССР / И. К. Загайкевич, В. Б. Ризун, В. И. Яворницкий // Экология и таксономия насекомых Украины : сб. науч. тр. / редкол.: В. Г. Долин (отв. ред.) [и др.]. – Одесса, 1989. – Вып. 3. – С. 84–86.

18. Lindroth, C. H. Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia. A Zoogeographic Study : in 3 pts. / C. H. Lindroth. – Washington : Smithsonian Inst. Libr. and Nat. Science Found., 1988–1992. – Pt. 1 : Specific Knowledge Regarding the Species. – 1992. – 656 p.
19. Рубцова, З. И. Влияние почвенно-растительных условий на видовой состав и численность личинок жуужелиц / З. И. Рубцова // Материалы Научного совещания зоологов педагогических институтов / М-во просвещения РСФСР, Владимир. гос. пед. ин-т. – Владимир, 1973. – С. 137–138.
20. Россолимо, Т. Е. Высотное распределение и термопреферендум жуужелиц в Хибинах / Т. Е. Россолимо // Зоол. журн. – 1989. – Т. 68, вып. 4. – С. 58–65.
21. Гурина, Н. В. Видовой состав и структура сообществ жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в ельниках различных типов / Н. В. Гурина // Современные экологические проблемы устойчивого развития Полесского региона и сопредельных территорий: наука, образование, культура : материалы III Междунар. науч.-практ. конф., Мозырь, 26–27 сент. 2007 г. : в 3 ч. / Мозырь. гос. пед. ун-т ; редкол. : В. В. Валетов [и др.]. – Мозырь, 2007. – Ч. 1. – С. 81–86.
22. Смирнова, Т. П. Изменение населения жуужелиц некоторых типов дубрав Белорусского Полесья в связи с осушением / Т. П. Смирнова // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв : тез. докл. Всесоюз. совещ., Москва, 22–24 дек. 1976 г. / Моск. гос. ун-т ; редкол. : Г. В. Добровольский (отв. ред.) [и др.]. – М., 1976. – С. 258–259.
23. Влияние мелиорации на животный мир Белорусского Полесья / И. Т. Арзамасов [и др.] ; под ред. Л. М. Сущени. – Минск : Наука и техника, 1980. – 176 с.
24. Барцевич, В. В. О жуужелицах (Coleoptera, Carabidae) лесов, производных от сложных ельников волосисто-осокового цикла / В. В. Барцевич, С. Ю. Грюнталь // Проблемы почвенной зоологии : материалы V Всесоюз. совещ. / Ин-т зоологии и паразитологии Акад. наук Лит. ССР ; редкол. : И. С. Эйтнавичюте (отв. ред.) [и др.]. – Вильнюс, 1975. – С. 74–75.
25. Гиляров, М. С. Почвенная фауна ельников района Павловской Слободы как показатель почвенных и лесорастительных условий / М. С. Гиляров, И. Х. Шарова // Уч. зап. / Моск. гос. пед. ин-т. – 1965. – Т. 14. – С. 383–397.
26. Хотько, Э. И. Почвенная фауна Беларуси / Э. И. Хотько. – Минск : Навука і тэхніка, 1993. – 252 с.

References

1. Bambiza N. N., Tolkach V. N., Bernatsky D. N. Formational and typological structure of forests of the National Park «Belovezhskaya pushcha». *Ekologo-ekonomicheskii mekhanizm sokhraneniya bioraznobraziya osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii: materialy II Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (Belovezhskaya pushcha, 23–25 maya 2007 g.)* [Ecological and economic mechanism for biodiversity conservation of specially protected natural areas: materials of the II International Scientific and Practical Conference (Belovezhskaya Pushcha, May 23–25, 2007)]. Brest, 2007, pp. 122–137 (in Russian).
2. Karpiński J. J., Makólski J. Biegaczowate (Carabidae, Coleoptera) w biocenozie lasu Białowieskiego Parku Narodowego. *Roczniki Nauk Leśnych*, 1954, vol. 5, no. 12, s. 106–136.
3. Lövei G. L., Sunderland K. D. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 1996, vol. 41, no. 1, pp. 231–256. DOI: 10.1146/annurev.en.41.010196.001311
4. Ghilyarov M. S., Perel' T. S., Utenkova A. P. Use of invertebrates to characterize the soils of Belovezhskaya Pushcha. *Belovezhskaya pushcha. Issledovaniya : sbornik nauchnykh statei* [Belovezhskaya Pushcha. Researchs: a collection of scientific articles]. Brest, 1971, Iss. 4, pp. 193–212 (in Russian).
5. Aleksandrowicz O. R. *Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the west forest zone of the Russian Plain. Fauna, zoogeography, ecology, faunogenesis*. Saarbrücken, Lambert Academic Publ., 2014. 464 p. (in Russian).
6. Derunkov A. V. The structure of carabid beetle communities (Coleoptera, Carabidae) in the pine plantation of the Bialowiez National Park. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 1998, no. 3, pp. 121–125 (in Russian).
7. Kazulka M. H., Kazulka H. A. The long-term dynamics of density of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the oxalidosum oak forest in Belovezhskaya pushcha. *Zoologicheskije chteniya: materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (Grodno, 14–16 marta 2013 g.)* [Zoological readings: materials of International scientific and practical conference (Grodno, March 14–16, 2013)]. Grodno, 2013, pp. 132–136 (in Russian).
8. Kazulka M. H. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of oak forests in Belovezhskaya pushcha in complexes of soil mesofauna under conditions of high numbers of wild ungulates. *Sostoyaniye prirodnoi sredy Poles'ya i sopredel'nykh territorii: materialy regional'noy nauchno-prakticheskoi konferentsii studentov (Brest, 25 marta 2010 g.)* [State of the Environment of Polesie and adjacent territories: materials of regional scientific and practical conference of students (Brest, March 25, 2013)]. Brest, 2010, pp. 49–51 (in Russian).
9. Kazulka M. H., Kazulka H. A. Community structure of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in oxalidosum birch forests of Belovezhskaya pushcha. *Vesnik Brestskaga universiteta. Ser. 5. Khimiya. Biyalogiya. Navuki ab zyamli = Vesnik of Brest University. Series 5. Chemistry. Biology. Sciences about Earth*, 2016, no. 1, pp. 35–45 (in Russian).
10. Ghilyarov M. S. Inventory of large soil invertebrates. *Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovaniy: sbornik trudov* [Methods of soil-zoological research: a collection of papers]. Moscow, 1975, pp. 12–29 (in Russian).
11. Greenslade P. J. M. Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology*, 1964, vol. 33, no. 2, pp. 301–310. DOI: 10.2307/2632

12. Byzova Yu. B., Ghilyarov M. S., Dunger V., Zakharov A. A., Kozlovskaya L. S., Korganova G. A., Mazantseva G. P., Meletsis V. P., Prasse I., Puzachenko Yu. G., Rybalov L. B., Striganova B. R. *Quantitative methods in soil zoology*. Moscow, Nauka Publ., 1987. 289 p. (in Russian).

13. Aleksandrowicz O. R. Distribution of *Leistus rufomarginatus* (Duftschmid, 1812) (Coleoptera: Carabidae) in the northeast of Central Europe. *Materialy VII Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii "Aktual'nye problemy ekologii"* [Materials of VII International scientific and practical conference "Actual problems of ecology"]. Grodno, 2011, pp. 57–58 (in Russian).

14. Derunkov A. V. Species composition and ecological structure of ground beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) in various biocenoses of the Reserve «Middle Pripyat». *Vestnik Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. 2. Khimiya. Biologiya. Geografiya = Vestnik of the Belarusian State University. Series 2. Chemistry. Biology. Geography*. 2009, no. 2, pp. 34–40 (in Russian).

15. Solodovnikov I. A. *Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Byelorussian Poozerye. With the catalog of species of ground beetles of Belarus and neighboring countries*. Vitebsk, Vitebsk State University Publ., 2008. 325 p. (in Russian).

16. Sharova I. Kh. Features of the biotopic distribution of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the zone of mixed forests of the Moscow region. *Uchenye zapiski Moskovskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta* [Scientific notes of Moscow State Pedagogical University]. 1971, vol. 46, pp. 61–86 (in Russian).

17. Zagaykevich I. K. To the study of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of some forest ecosystems of the west of the USSR. *Ekologiya i taksonomiya nasekomykh Ukrainy: sbornik nauchnykh trudov* [Ecology and taxonomy of insects of Ukraine: a collection of scientific papers]. Odessa, 1989, pp. 84–86 (in Russian).

18. Lindroth C. H. *Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia. A Zoogeographic Study. Pt. 1: Specific Knowledge Regarding the Species*. Washington, Smithsonian Institution Libraries and National Science Foundation, 1992. 656 p.

19. Rubtsova Z. I. The influence of soil-vegetation conditions on the species composition and abundance of carabid larvae. *Materialy Nauchnogo soveshchaniya zoologov pedagogicheskikh institutov* [Materials of the scientific meeting of Pedagogical Institutes of Zoology]. Vladimir, 1973, pp. 137–138 (in Russian).

20. Rossolimo T. Ye. Altitudinal distribution and thermal preference of ground beetles in Khibini Mountains. *Zoologicheskii zhurnal = Zoological Journal*, 1989, vol. 68, Iss. 4, pp. 58–65 (in Russian).

21. Gurina N. V. Species composition and community structure of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in spruce forests of various types. *Sovremennye ekologicheskie problemy ustoichivogo razvitiya Poles'skogo regiona i sopredel'nykh territorii: nauka, obrazovanie, kul'tura: materialy III Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (Mozyr', 26–27 sentyabrya 2007 g.). Chast' 1* [Modern ecological problems of sustainable development of the Poles'sye region and adjacent territories. Science, education, culture: materials of II International scientific and practical conference (Mozyr, September 26–27, 2007). Pt. 1]. Mozyr, 2007, pp. 81–86 (in Russian).

22. Smirnova T. P. Change in the population of ground beetles of some types of oak forests of the Belorussian Poles'sye in connection with drainage. *Problemy i metody biologicheskoi diagnostiki i indikatsii pochv: tezisy dokladov Vsesoyuznogo soveshchaniya (Moskva, 22–24 dekabrya 1976 g.)* [Problems and methods of biological diagnosis and indication of soils: theses of the reports of the National conference (Moscow, December 22–24, 1976)]. Moscow, 1976, pp. 258–259 (in Russian).

23. Arzamasov I. T., Dolbik M. S., Khot'ko E. I., Shevtsova T. M. *Influence of melioration upon the animal world of the Byelorussian Polesie*. Minsk, Nauka i tekhnika, 1980. 176 p. (in Russian).

24. Bartsevich V. V., Gryuntal' S. Yu. On ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of forests derived from complex spruce forests of the hairy-sedge cycle. *Problemy pochvennoi zoologii: materialy V Vsesoyuznogo soveshchaniya* [Problems of soil zoology: materials of the 5th National conference]. Vilnius, 1975, pp. 74–75 (in Russian).

25. Ghilyarov M. S., Sharova I. Kh. Soil fauna of spruce forests of Pavlovskaya Sloboda region as an indicator of soil and forest conditions. *Uchenye zapiski Moskovskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta* [Scientific notes of Moscow State Pedagogical University]. 1965, vol. 14, pp. 383–397 (in Russian).

26. Khot'ko E. I. *Soil fauna of Belarus*. Minsk, Navuka i tekhnika Publ., 1993. 252 p. (in Russian).

Информация об авторе

Козулько Николай Георгиевич – аспирант, мл. науч. сотрудник. Полесский аграрно-экологический институт НАН Беларуси (ул. Московская, 204, 224021, г. Брест, Республика Беларусь). E-mail: kazulka.mikalai@gmail.com.

Information about the author

Mikalai H. Kazulka – Postgraduate student, Junior researcher. Polesie Agrarian Ecological Institute of the National Academy of Sciences of Belarus (204, Moskovskaya Str., 224021, Brest, Republic of Belarus). E-mail: kazulka.mikalai@gmail.com.

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 581.9(476)

Поступила в редакцию 01.11.2017
Received 01.11.2017

В. Н. Ильина

*Самарский государственный социально-педагогический университет,
Самара, Российская Федерация*

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ТИПЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛАЗУРНИКА ТРЕХЛОПАСТНОГО (*LASER TRILOBUM* (L.) BORKH.) В БАССЕЙНЕ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

Аннотация. В связи с малой изученностью популяций редких видов в природе исследования подобного рода еще долго будут востребованы при мониторинге природных комплексов. Целью нашего исследования являлось изучение современного состояния ценогенетических популяций (ЦП) редкого в бассейне Средней Волги лазурника трехлопастного (*Laser trilobum* (L.) Borkh. (Apiaceae)), включенного в Красную книгу Самарской области. Некоторые особенности биологии и экологии этого вида изучены и в других регионах. Природные популяции вида почти не исследованы.

Нами изучена структура 22 ЦП *L. trilobum*. В ходе работ применяли традиционные популяционно-онтогенетические методы. Плотность особей составляла 5,3–26,1 экз/м². В онтогенезе *L. trilobum* выделены регенеративный, генеративный периоды и 8 онтогенетических состояний. Сенильные особи не отмечены. Для популяций свойственна флуктуационная динамика онтогенетического состава. Усредненный онтогенетический спектр для исследованных ЦП является одновершинным левосторонним, с преобладанием виргинильных особей. Оценка популяций проведена по критерию «дельта-омега» Л. А. Животовского (2001). Большинство ЦП являются молодыми, три – зреющими, одна – переходной. Наличие значительного числа молодых растений свидетельствует о высоких возможностях популяций *L. trilobum* к самовосстановлению и поддержанию. Популяции модельного вида в изученных местообитаниях находятся в удовлетворительном состоянии. Возрастание антропогенной нагрузки негативно сказывается на структуре и состоянии ЦП.

Ключевые слова: *Laser trilobum* (L.) Borkh., Apiaceae, ценопопуляция, тип популяций, онтогенетическая структура, базовый онтогенетический спектр, Красная книга, Самарская область, бассейн р. Волга

Для цитирования: Ильина, В. Н. Онтогенетическая структура и типы ценопопуляций лазурника трехлопастного (*Laser trilobum* (L.) Borkh.) в бассейне Средней Волги / В. Н. Ильина // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 99–106.

V. N. Ilyina

Samara State University of Social Sciences and Education, Samara, Russian Federation

ONTOGENETIC STRUCTURE AND TYPES OF CENOPOPULATION OF *LASER TRILOBUM* (L.) BORKH. (APIACEAE) IN THE MIDDLE VOLGA BASIN

Abstract. The research of this kind will be in demand for a long time when monitoring natural complexes in connection with the poor study of populations of rare species in nature. The purpose of our study is to study the current state of the cenotic populations of the rare species *Laser trilobum* (L.) Borkh. (Apiaceae) in the Middle Volga basin. The species is included in the Red Data Book of the Samara Region and some other regions. It is confined to oak forests on limestone and marly soils. Some features of the biology and ecology of the species have been studied in other regions. The natural populations of the species are almost not investigated. We studied the structure of 22 cenopopulations of *L. trilobum*. In the course of the work, population-based ontogenetic methods were used. The density of individuals is 5.3–26.1 copies per m². In the ontogenesis of *L. trilobum*, the regenerative, generative periods and eight ontogenetic states are distinguished. Senile individuals are not marked. Fluctuation dynamics of ontogenetic composition is characteristic for populations. The average ontogenetic spectrum for the investigated cenopopulations is a single-vertex left-handed with a predominance of virgin individuals. The estimation of populations was carried out by the criterion of “delta-omega” of L. A. Zhivotovsky (2001). Most of the cenopopulations are young, three are mature, one is transient. A significant number of young plants testify to the high capacity of *L. trilobum* populations to self-repair and maintain. Populations of the model species in the studied habitats are in a satisfactory state. An increase in the anthropogenic load negatively affects the structure and condition of the cenotic populations.

Keywords: *Laser trilobum* (L.) Borkh., Apiaceae, cenopopulation, type of populations, ontogenetic structure, basic ontogenetic spectrum, Red Data Book, Samara Region, Volga basin

For citation: Ilyina V. N. Ontogenetic structure and types of cenopopulation of *Laser trilobum* (L.) Borkh. (Apiaceae) in the Middle Volga basin. *Vesti Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 99–106 (in Russian).

Введение. Для разработки теоретических основ экологического мониторинга растительного покрова и оценки состояния биологических ресурсов в современной науке широко применяются ценопопуляционные исследования [1–4]. Впервые плодотворность таких исследований в геоботанике отметил Т. А. Работнов [5–7], который использовал анализ онтогенетической структуры ценопопуляций (ЦП) ряда травянистых многолетников, произрастающих на горных лугах Кавказа, для лучшего понимания строения и динамики фитоценозов.

Несмотря на то что популяционно-онтогенетические методы исследований при мониторинге растительного покрова используются в настоящее время достаточно активно, охвачен лишь небольшой процент представителей флоры России. Среди них чаще всего в качестве объектов избираются редкие виды или представители лекарственных растений [8–15]. Для выявления структуры и состояния популяций растений в конкретных регионах и на протяжении всего ареала (или его части в пределах России) требуется приложить еще немало усилий, в связи с чем подобные исследования не потеряют своей актуальности еще долгое время. Результаты мониторинга природных популяций растений, в том числе сведения об онтоморфогенезе, экологической пластичности, динамике популяций, реакции видов и фитоценозов как системы ЦП, позволят использовать эти данные при оценке состояния природных комплексов и прогнозировать их дальнейшую судьбу.

Одним из редких представителей флоры в бассейне Средней Волги, в частности в Самарской области, ЦП которого изучаются в этом регионе, является лазурник трехлопастной – *Laser trilobum* (L.) Vorkh. (Ariaceae). Ареал вида достаточно широк и включает Малую Азию, Иран, Кавказ, Турцию, Южную Европу (Балканы), Восточную Европу (Россия, Молдова, Беларусь). Растет в тенистых лесах и по их опушкам, в кустарниках на склонах и обрывах, преимущественно на известковых и глинистых почвах [16].

Он включен в Красную книгу Самарской области [17] с категорией 4/Г (редкий вид со стабильной численностью). Лазурник считается доледниковым реликтом широколиственных лесов [18]. Однако А. Г. Еленевский и В. И. Радыгина [19] выражают сомнение относительно реликтового характера *L. trilobum*.

Некоторые особенности биологии и экологии вида изучены и в других регионах. *L. trilobum* культивируется во многих ботанических садах. Например, О. Н. Дедюхиной [20] указано, что *L. trilobum* в Ботаническом саду Удмуртского государственного университета только вегетирует, т. е. имеет V степень акклиматизации (по шкале Базилевской). Е. Н. Мамонтовой с соавт. [21] отмечается, что в условиях Самарского ботанического сада *L. trilobum* плодоносит. О. А. Каримовой и О. Ю. Жигуновым [11] установлено, что при интродукции лазурника трехлопастного в Ботаническом саду г. Уфы (Республика Башкортостан) не наблюдается значительного изменения биометрических показателей по сравнению с природной популяцией; в условиях интродукции вид проходит все стадии жизненного цикла, завязывает семена, что свидетельствует о его хорошей интродукционной способности и возможности его сохранения в культуре, а семенная продуктивность вида в культуре увеличивается в 3 раза.

Л. М. Абрамовой с соавт. [10] установлено, что в Ботаническом саду г. Уфы лазурник имеет высокую потенциальную и сравнительно низкую реальную семенную продуктивность (коэффициент продуктивности составляет 0,55 и 0,38 соответственно). В другой публикации отмечается, что в условиях интродукции *L. trilobum* активно размножается вегетативным способом [22], а самосева не происходит.

Реинтродукция *L. trilobum* осуществлена в Республике Марий Эл [23]. Приживаемость особей составила 56–90 %.

О. А. Каримовой и О. Ю. Жигуновым [11] изучены растительные сообщества с участием *L. trilobum* в Республике Башкортостан (на территории г. Уфы) – вид отмечен в ассоциациях *Lasero trilobi–Quercetum roboris* (Solomeshch, Martynenko et Shirokikh, 2009 prov.), союза *Lathyro–Quercion roboris* (Martynenko et al., 2009), класса *Quercio–Fagetea* (Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger, 1937).

В условиях Самарской области вид произрастает в основном по известняковым и мергелистым склонам в дубравах. Численность особей может быть различной, что зависит от площади местообитаний с необходимыми экологическими условиями и степени антропогенной трансформации

растительных сообществ. А. А. Головлевым и Н. В. Прохоровой [24] проведена оценка численности особей *L. trilobum* в популяции Сокольных гор (окр. г. Самары).

Цель нашего исследования – изучение современного состояния ценогенетических популяций редкого в бассейне Средней Волги лазурника трехлопастного (*Laser trilobum* (L.) Borkh.).

В задачи работы входило определение онтогенетического состава природных популяций, выявление базового онтогенетического спектра и основных демографических характеристик, распределение ценопопуляций модельного вида по типам с использованием критерия «дельта-омега».

Материалы и методы исследования. Нами изучена структура ЦП в Самарском Предволжье и Заволжье. Территория исследований охватывает бассейн Средней Волги в правобережье (включая Самарскую Луку) и левобережье. Обследованы ЦП *L. trilobum* в местообитаниях Жигулевского государственного заповедника (Зольная и Стрельная горы), Национального природного парка «Самарская Лука» (горы Верблюд, Серная, Лысая в пос. Яблонево овраге, Лысая в г. Жигулевске, Могутова гора, окр. пос. Гаврилова поляна, Крестовая поляна, Богатырь), а также на территории памятников природы регионального значения в правобережной части Самарской области (Гурьев овраг, входит в состав Средневожского биосферного резервата) и в левобережной части Самарской области (берег р. Волги между Студеным и Коптевым оврагами в окрестностях г. Самара, Красная гора в Красноярском районе Самарской области).

В ходе работ применялись традиционные популяционно-онтогенетические методы [1–3, 5–7, 25, 26]. Оценка популяций проведена по критерию «дельта-омега» [27].

Некоторые сведения отражены в работах [10, 11, 28–30]. Приведены данные об особенностях онтогенетических спектров, в том числе при разной интенсивности использования территорий; в популяциях отмечены квазисенильные особи, чему обычно предшествовали степные пожары.

Результаты и их обсуждение. Все изученные ЦП *L. trilobum* отмечены в дубравах липовых и кленовых на склонах южной, западной и близких к ним экспозиций с крутизной 3–20°. Проективное покрытие почвы травостоем – 10–60 %, модельным видом – 8–30 %. Нередко изучаемый вид выходил на позиции доминанта в соответствующем ярусе фитоценозов. Плотность особей

Таблица 1. Онтогенетическая структура ценопопуляций *L. trilobum*

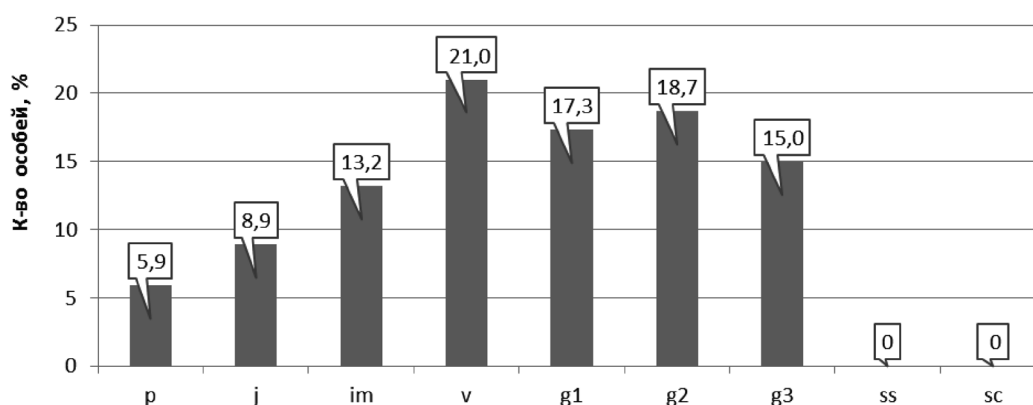
Table 1. Ontogenetic structure of coenopopulations of *L. trilobum*

№ п/п	Местообитание	Онтогенетические группы особей ценопопуляций, %							
		p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss
1	Студеный овраг	12,4	10,2	13,5	12,9	17,9	18,5	14,6	0
2		8,4	12,7	8,4	23,1	14,7	11,5	21,2	0
3		5,7	18,8	17,7	13,5	17,8	17,2	9,3	0
4	Коптев овраг	11,8	10,5	15,9	12,8	13,5	24,9	10,6	0
5		4,2	12,6	13,2	18,3	16,5	20,5	14,7	0
6	Гурьев овраг	2,3	2,3	8,8	27,2	17,9	24,1	17,4	0
7		7,7	7,7	17,8	17,1	11,9	17,3	20,5	0
8		0	3,9	25,1	15,1	19,1	18,5	18,3	0
9	Красная гора	6,3	8,8	13,7	14,8	20,5	22,1	13,8	0
10		8,2	14,1	15,5	21,3	11	17,3	12,6	0
11		2,9	15,1	11,1	13,1	27,9	14,4	15,5	0
12	Гора Верблюд	4,9	12,4	15,4	27,4	12,4	17,2	10,3	0
13	Гаврилова поляна	1,7	6,1	8,8	32,1	16,7	24,1	10,5	0
14	Крестовая поляна	11,3	8,9	14,3	18,8	13	10,6	23,1	0
15	Зольная гора	4,5	6,3	17,1	25,7	12,6	19,7	14,1	0
16	Стрельная гора	0	1,5	6,4	30,1	27,3	20,5	14,2	0
17	Богатырь (карьер)	7,6	9,5	12,9	22,5	14,3	12,6	20,6	0
18	Серная гора	3,8	12,6	6,3	22,1	33,2	16	6	0
19	Лысая гора (Яблонево овраг, Жигули)	4,9	6,2	14,1	20,7	12,4	18,5	23,2	0
20	Лысая гора (Жигулевск, Жигули)	5,9	3,8	10,1	14,7	15,8	29,1	20,6	0
21	Могутова гора (Жигули)	2	4	3,7	44,1	23,8	12,6	9,8	0
22		12,6	7,2	20,2	13,9	10,4	25,1	10,6	0
	Среднее значение	5,9	8,9	13,2	21,0	17,3	18,7	15,0	0

в ЦП 0,5–8 генеративных особей на 1 м². С учетом особей всех возрастных групп плотность составила 5,3–26,1 экз/м².

В онтогенезе *L. trilobum* в условиях Самарской области выделены 2 периода (прегенеративный, генеративный) и 8 онтогенетических состояний (проростки (р), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g₁), зрелые генеративные (g₂), старые генеративные (g₃)). Сенильные особи (ss и s) в ЦП не отмечены.

Нами изучена онтогенетическая структура 22 ЦП *L. trilobum* (табл. 1). Все они являлись неполноценными, так как растений постгенеративного периода не выявлено. Отмирание особей происходило в старом генеративном состоянии. Лишь в некоторых случаях в составе популяций не зафиксированы проростки, что в основном связано со временем проведения описаний растительных сообществ, когда проростки уже перешли в стадию ювенильных особей.



Базовый онтогенетический спектр *L. trilobum*

The basal ontogenetic spectrum of *L. trilobum*

Таблица 2. Основные демографические показатели и тип ценопопуляций *L. trilobum*

Table 2. Main demographic indicators and type of coenopopulations of *L. trilobum*

№ ЦП	Демографический показатель								Тип ЦП
	p-v, %	g1-g3, %	ss-s, %	I _s	I _v	I _{cr}	Δ	ω	
1	49,0	51,0	0	0,96	0,96	0	0,27	0,53	Молодая
2	52,6	47,4	0	1,11	1,11	0	0,29	0,52	Молодая
3	55,7	44,3	0	1,26	1,26	0	0,23	0,49	Молодая
4	51,0	49,0	0	1,04	1,04	0	0,26	0,53	Молодая
5	48,3	51,7	0	0,93	0,93	0	0,29	0,56	Молодая
7	50,3	49,7	0	1,01	1,01	0	0,30	0,54	Молодая
8	44,1	55,9	0	0,79	0,79	0	0,31	0,59	Молодая
9	43,6	56,4	0	0,77	0,77	0	0,29	0,59	Молодая
10	59,1	40,9	0	1,44	1,44	0	0,24	0,49	Молодая
11	42,2	57,8	0	0,73	0,73	0	0,28	0,57	Молодая
12	60,1	39,9	0	1,51	1,51	0	0,24	0,50	Молодая
14	53,3	46,7	0	1,14	1,14	0	0,29	0,50	Молодая
15	53,6	46,4	0	1,16	1,16	0	0,28	0,55	Молодая
17	52,5	47,5	0	1,11	1,11	0	0,29	0,53	Молодая
18	44,8	55,2	0	0,81	0,81	0	0,25	0,58	Молодая
19	45,9	54,1	0	0,85	0,85	0	0,33	0,58	Молодая
21	53,8	46,2	0	1,16	1,16	0	0,25	0,59	Молодая
22	53,9	46,1	0	1,17	1,17	0	0,26	0,52	Молодая
6	40,6	59,4	0	0,68	0,68	0	0,33	0,65	Зреющая
13	48,7	51,3	0	0,95	0,95	0	0,29	0,61	Зреющая
16	38,0	62,0	0	0,61	0,61	0	0,32	0,67	Зреющая
20	34,5	65,5	0	0,53	0,53	0	0,36	0,66	Переходная
Среднее значение	48,9	51,1	0	0,96	0,96	0	0,28	0,56	

Составленный базовый онтогенетический спектр для исследованных ЦП *L. trilobum* являлся одновершинным левосторонним (табл. 1, рисунок). Среди онтогенетических групп преобладала виргинильная (21,0 %), на втором месте находились зрелые генеративные особи (18,7 %). Немного им уступали по численности молодые генеративные (17,3 %) и старые генеративные (15,0 %) растения. Погодичная динамика ЦП *L. trilobum* флуктуационного типа.

Установлено, что в целом соотношение прегенеративных и генеративных особей равно (см. табл. 2). Однако в конкретных ЦП доля прегенеративных растений составляла от 34 до 60 %, а генеративных – от 40 до 66 %. Наличие значительного числа молодых растений свидетельствовало о высоких возможностях ЦП *L. trilobum* к самовосстановлению и поддержанию. Однако интенсивная эксплуатация местообитаний, внутривидовая конкуренция и специфика почвенно-растительного покрова приводила к значительной элиминации проростков.

Основные демографические параметры, определенные для ЦП модельного вида (табл. 2), позволили выявить тип популяций и судить о их современном состоянии. Установлено, что большинство ЦП являются молодыми ($I_3 = 0,73-1,44$; $I_B = 0,73-1,44$; $\Delta = 0,23-0,33$; $\omega = 0,49-0,59$), три (№ 6, 13, 16) – зреющими ($I_3 = 0,61-0,95$; $I_B = 0,61-0,95$; $\Delta = 0,29-0,36$; $\omega = 0,61-0,67$), одна – переходной ($I_3 = 0,53$; $I_B = 0,53$; $\Delta = 0,36$; $\omega = 0,66$).

Отсутствие в ЦП *L. trilobum* сенильных растений обуславливает равенство индексов замещения и восстановления. Средний индекс замещения особей в ЦП *L. trilobum* составил 0,96, индекс восстановления – 0,96, индекс старения – 0, возрастность – 0,28, эффективность – 0,56.

Состояние популяций модельного вида в изученных местообитаниях удовлетворительное.

Заключение. Проведенные в бассейне Средней Волги исследования ЦП редкого вида *L. trilobum* свидетельствуют о хорошем их состоянии в условиях средней и низкой антропогенной нагрузки на местообитания. В связи с длительным течением онтогенеза популяциям *L. trilobum* свойственно накопление генеративных особей, а численность вида в сообществах остается стабильной. Для популяций лазурника свойственна флуктуационная динамика онтогенетического состава. Усредненный онтогенетический спектр для исследованных ЦП является одновершинным левосторонним, с преобладанием виргинильных особей. Большинство ЦП являются молодыми, три – зреющими, одна – переходной. В целях сохранения вида в регионе требуется соблюдение природоохранного режима, поиск новых местообитаний этого вида, дальнейшее изучение биоэкологических особенностей его представителей.

Список использованных источников

1. Ценопопуляции растений : (Основные понятия и структура) / Л. И. Воронцова [и др.] ; отв. ред. : А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. – М. : Наука, 1976. – 216 с.
2. Ценопопуляции растений : (Развитие и взаимоотношения) / А. Г. Богданова [и др.] ; отв. ред. Т. И. Серебрякова. – М. : Наука, 1977. – 134 с.
3. Ценопопуляции растений : (Очерки популяц. биологии) / Л. Б. Заугольнова [и др.] ; отв. ред. : Т. И. Серебрякова, Т. Г. Соколова. – М. : Наука, 1988. – 181 с.
4. Сравнительный анализ структуры популяций *Hedysarum grandiflorum* (Fabaceae) в Самарской области и Республике Башкортостан / Л. М. Абрамова [и др.] // Раст. ресурсы. – 2016. – Т. 52, № 2. – С. 225–239.
5. Работнов, Т. А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа / Т. А. Работнов // Ботан. журн. – 1945. – Т. 30, № 4. – С. 167–176.
6. Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С. 77–204.
7. Работнов, Т. А. К методике наблюдения над травянистыми растениями на постоянных площадках / Т. А. Работнов // Ботан. журн. – 1951. – Т. 36, № 6. – С. 643–646.
8. Жукова, Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений / Л. А. Жукова // Экология. – 2001. – № 3. – С. 169–176.
9. Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций *Oxytropis gmelinii* (Fabaceae) на Южном Урале / Н. В. Маслова [и др.] // Раст. ресурсы. – 2005. – Т. 41, № 4. – С. 41–49.
10. Абрамова, Л. М. Некоторые итоги изучения лекарственных растений в Ботаническом саду г. Уфы / Л. М. Абрамова, И. З. Андреева, О. А. Каримова // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. – 2009. – № 6. – С. 18–21.
11. Каримова, О. А. К биологии редкого вида Республики Башкортостан *Laser trilobum* (L.) Borkh. в природе и культуре / О. А. Каримова, О. Ю. Жигунов // Изв. Самар. науч. центра Рос. акад. наук. – 2012. – Т. 14, № 1 (7). – С. 1762–1766.

12. Пузырькина, Е. В. Состояние ценопопуляций льна украинского (*Linum ucranicum* Czern., *Linaceae*) на северной границе ареала / Е. В. Пузырькина, Т. Б. Силаева, Д. С. Лабутин // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отдел биол. – 2012. – Т. 117, № 5. – С. 78–83.
13. Ильина, В. Н. Определение природоохранного статуса редких видов растений Красной книги Самарской области (второе издание) на основе особенностей их онтогенеза и популяционной структуры / В. Н. Ильина // Фиторазнообразие Вост. Европы. – 2014. – Т. 8, № 4. – С. 98–113.
14. Ильина, В. Н. Изменения базовых онтогенетических спектров популяций некоторых редких видов растений Самарской области при антропогенной нагрузке на местообитания / В. Н. Ильина // Самар. Лука: проблемы регион. и глоб. экологии. – 2015. – Т. 24, № 3. – С. 144–170.
15. Особенности естественного воспроизведения и реализации процессов регенерации у популяций *Hedysarum daghestanicum* / З. М. Алиева [и др.] // Изв. высш. учеб. завед. Сев.-Кавказ. регион. Сер. Естеств. науки. – 2016. – № 4 (192). – С. 40–44.
16. Маевский, П. Ф. Флора средней полосы европейской части России : учеб. пособие / П. Ф. Маевский. – 10-е испр. и доп. изд. – М. : КМК, 2006. – 600 с.
17. Красная книга Самарской области : в 2 т. / под ред. Г. С. Розенберга, С. В. Саксонова. – Тольятти : ИЭВБ РАН, 2007. – Т. 1 : Редкие виды растений, лишайников и грибов. – 372 с.
18. Горчаковский, П. Л. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья / П. Л. Горчаковский, Е. А. Шурова. – М. : Наука, 1982. – 208 с.
19. Еленевский, А. Г. О понятии «реликт» и реликтомании в географии растений / А. Г. Еленевский, В. И. Радыгина // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отдел биол. – 2002. – Т. 107, вып. 3. – С. 39–49.
20. Дедюхина, О. Н. Предварительные итоги интродукции многолетних травянистых растений местной флоры Удмуртии / О. Н. Дедюхина // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. Биология. Науки о земле. – 2006. – № 10. – С. 11–16.
21. Мамонтова, Е. Н. Сохранение редких растений в Ботаническом саду Самарского государственного университета / Е. Н. Мамонтова, Е. И. Васильева, И. В. Рузаева // Самар. Лука: проблемы регион. и глоб. экологии. – 2007. – Т. 16, № 1–2 (19–20). – С. 58–75.
22. Редкие виды Урала и Поволжья в коллекциях Ботанического сада города Уфы / Л. М. Абрамова [и др.] // Фиторазнообразие Вост. Европы. – 2016. – Т. 10, № 3. – С. 97–127.
23. Киселева, Е. И. Реинтродукция *Laser trilobum* (L.) Vorkh. на территории Республики Марий Эл / Е. И. Киселева, С. В. Мухаметова // Особо охраняемые природные территории. Интродукция растений – 2014 : материалы заоч. междунар. науч.-практ. конф., г. Воронеж, 25 июня 2014 г. / Воронеж. гос. ун-т. – Воронеж, 2014. – С. 140–147.
24. Головлёв, А. А. Лазурник трехлопастной в Сокольных горах / А. А. Головлёв, Н. В. Прохорова // Экология России: на пути к инновациям. – 2015. – № 12. – С. 81–84.
25. Уранов, А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
26. Жукова, Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : Гос. ком. Рос. Федерации по высш. образованию, 1995. – 224 с.
27. Животовский, Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.
28. Ильина, В. Н. Онтогенетические спектры ценопопуляций некоторых кальцефитов Самарской Луки / В. Н. Ильина // Экологические, морфофизиологические особенности и современные методы исследования живых систем : сб. материалов / Казан. гос. пед. ун-т. – Казань, 2003. – С. 17–20.
29. Ильина, В. Н. О роли квазисенильных особей в популяциях кальцефильных видов растений в степях бассейна Средней Волги / В. Н. Ильина // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы III Всерос. науч. конф., 27 янв.–1 февр. 2008 г. / Рос. фонд фундам. исслед. [и др.] ; отв. ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола ; Пушкино, 2008. – С. 335–336.
30. Ильина, В. Н. Структура и динамика популяций некоторых кальцефитов Средней Волги / В. Н. Ильина // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы V Междунар. науч. конф., 9–13 дек. 2013 г. : в 2 ч. / Рос. фонд фундам. исслед. [и др.] ; отв. ред. : О. Л. Воскресенская, Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола, 2013. – Ч. 1. – С. 266–268.

References

1. Uranov A. A., Serebryakova T. I. (eds.). *Cenopopulation of plants: (Basic concepts and structure)*. Moscow, Nauka Publ., 1976. 216 p. (in Russian).
2. Serebryakova T. I. (ed.). *Cenopopulation of plants: (Development and relationships)*. Moscow, Nauka Publ., 1977. 134 p. (in Russian).
3. Zaugol'nova L. B., Zhukova L. A., Komarov A. S., Smirnova O. V. *Cenopopulation of plants: (Essays of population biology)*. Moscow, Nauka Publ., 1988. 181 p. (in Russian).
4. Abramova L. M., Ilina V. N., Karimova O. A., Mustafina A. N. Comparative analysis of the structure of populations of *Hedysarum grandiflorum* (Fabaceae) in the Samara region and the Republic of Bashkortostan. *Rastitel'nyye resursy* [Plant Resources], 2016, vol. 52, no. 2, pp. 225–239 (in Russian).
5. Rabotnov T. A. Biological observations in the subalpine meadows of the North Caucasus. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical Journal], 1945, vol. 30, no. 4, pp. 167–176 (in Russian).

6. Rabotnov T. A. The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. *Trudy botanicheskogo instituta Akademii nauk SSSR. Ser. 3. Geobotanika* [Proceedings of the Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Ser. 3. Geobotany], 1950, iss. 6, pp. 77–204 (in Russian).
7. Rabotnov T. A. To the technique of observation of herbaceous plants on permanent sites. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical Journal], 1951, vol. 36, no. 6, pp. 643–646 (in Russian).
8. Zhukova L. A. The diversity of pathways of ontogenesis in plant populations. *Ekologiya* [Ecology], 2001, no. 3, pp. 169–176 (in Russian).
9. Maslova N. V., Muldashev A. A., Galeeva A. Kh., Elizariyeva O. A. Ontogenesis and age composition of the cenopopulations *Oxytropis gmelinii* (Fabaceae) in the Southern Urals. *Rastitel'nyye resursy* [Plant Resources], 2005, vol. 41, no. 4, pp. 41–49 (in Russian).
10. Abramova L. M., Andreeva I. Z., Karimova O. A. Some results of the study of medicinal plants in the Botanical Garden of Ufa. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of the Orenburg State University], 2009, no. 6, pp. 18–21 (in Russian).
11. Karimova O. A., Zhigunov O. Yu. To the biology of a rare species of the Republic of Bashkortostan *Laser trilobum* (L.) Borkh. in Nature and Culture. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoi akademii nauk* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences], 2012, vol. 14, no. 1 (7), pp. 1762–1766 (in Russian).
12. Puzyrkina E. V., Silaeva T. B., Labutin D. S. The condition of cenopopulations of Ukrainian flax (*Linum ucranicum* Czern., *Linaceae*) at the northern border of the range. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological department], 2012, vol. 117, no. 5, pp. 78–83 (in Russian).
13. Ilyina V. N. Determination of the conservation status of rare species of plants in the Red Book of the Samara Region (second edition) on the basis of the features of their ontogeny and population structure. *Fitoraznoobraziye Vostochnoi Yevropy* [Phytodiversity of Eastern Europe], 2014, vol. 8, no. 4, pp. 98–113 (in Russian).
14. Ilyina V. N. Changes in the basic ontogenetic spectra of populations of some rare plant species in the Samara region under anthropogenic load on habitats. *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii* [Samara Luke: problems of regional and global ecology], 2015, vol. 24, no. 3, pp. 144–170 (in Russian).
15. Alieva Z. M., Zubairova Sh. M., Martemyanova V. K., Yusufov A. G. Features of natural reproduction and realization of regeneration processes in populations of *Hedysarum daghestanicum*. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Severo-Kavkazskii region. Seriya: Yestestvennyye nauki = Proceedings of the higher educational institutions of the North Caucasus region. Series of Natural Sciences*, 2016, no. 4 (192), pp. 40–44 (in Russian).
16. Maevsky P. F. *Flora of the middle belt of the European part of Russia*. 10th ed. Moscow, KMK Publ., 2006. 600 p. (in Russian).
17. *The Red Book of the Samara Region. Vol. 1. Rare species of plants, lichens and fungi*. Togliatti, IEEB RAS Publ., 2007. 372 p. (in Russian).
18. Gorchakovskiy P. L., Shurova E. A. Rare and endangered plants of the Urals and the Urals. Moscow, Nauka Publ., 1982. 208 p. (in Russian).
19. Yelenevskiy A. G., Radygina V. I. On the concept of “relict” and reptomania in the geography of plants. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii = Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 2002, vol. 107, no. 3, pp. 39–49 (in Russian).
20. Dedyukhina O. N. Preliminary results of the introduction of perennial herbaceous plants of the local flora of Udmurtia. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o zemle = Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*, 2006, no. 10, pp. 11–16 (in Russian).
21. Mamontova E. N., Vasilyeva E. I., Ruzaeva I. V. Preservation of rare plants in the Botanical Garden of Samara State University. *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii* [Samara Luke: problems of regional and global ecology], 2007, vol. 16, no. 1–2 (19–20), pp. 58–75 (in Russian).
22. Abramova L. M., Karimova O. A., Vafin R. V., Mironova L. N. Rare species of the Urals and the Volga region in the collections of the Botanical Garden of the city of Ufa. *Fitoraznoobraziye Vostochnoi Yevropy = Phytodiversity Eastern Europe*, 2016, vol. 10, no. 3, pp. 97–127 (in Russian).
23. Kiseleva E. I., Mukhametova S. V. Reintroduction of *Laser trilobum* (L.) Borkh. on the territory of the Republic of Mari El. *Osobo okhranyaemye prirodnye territorii. Introduktsiya rastenii – 2014: proceedings zaochnoi mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (Voronezh, 25 iyunya 2014 g.)* [Specially protected natural territories. Introduction of plants – 2014. Materials of the correspondence international scientific-practical conference (Voronezh, June 25, 2014)]. Voronezh, 2014, pp. 140–147 (in Russian).
24. Golovlev A. A., Prokhorova N. V. *Laser trilobum* in the Sokolyi Mountains. *Ekologiya Rossii: na puti k innovatsiyam* [Ecology of Russia: on the way to innovation], 2015, no. 12, pp. 81–84 (in Russian).
25. Uranov A. A. Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskii nauki* [Biological Sciences], 1975, no. 2, pp. 7–34 (in Russian).
26. Zhukova L. A. *Population life of meadow plants*. Yoshkar-Ola, Gosudarstvennyi komitet Rossiiskoi Federatsii po vysshemu obrazovaniyu, 1995. 224 p. (in Russian).
27. Zhivotovskiy L. A. Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*, 2001, no. 1, pp. 3–7 (in Russian).
28. Ilyina V. N. Ontogenetic spectra of cenopopulations of some calciphites of the Samara Luke]. *Ekologicheskkiye, morfofiziologicheskkiye osobennosti i sovremennyye metody issledovaniya zhivykh system: sbornik materialov* [Ecological,

morphophysiological features and modern methods of studying living systems: collection of materials]. Kazan, 2003, pp. 17–20 (in Russian).

29. Ilyina V. N. On the role of quasisenylids in populations of calcephilous plant species in the steppes of the Middle Volga basin. *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya : materialy III Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii (27 yanvarya–1 fevralya 2008 g.)* [Principles and methods of biodiversity conservation: proceedings of the III All-Russian scientific conference (January 27–February 1, 2008)]. Yoshkar-Ola, Pushchino, 2008, pp. 335–336 (in Russian).

30. Ilyina V. N. Structure and dynamics of populations of some of the Middle Volga calcefites. *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya: materialy V Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii (9–13 dekabrya 2013 goda). Chast' 1* [Principles and methods of biodiversity conservation: proceedings of the V International scientific conference (December 9–13, 2013). Pt. 1]. Yoshkar-Ola, 2013, pp. 266–268 (in Russian).

Информация об авторе

Ильина Валентина Николаевна – канд. биол. наук, доцент. Самарский государственный социально-педагогический университет (ул. Максима Горького, 65/67, 443099, г. Самара, Российская Федерация). E-mail: Siva@mail.ru.

Information about the author

Valentina N. Ilyina – Ph. D. (Biol.), Assistant Professor. Samara State University of Social Sciences and Education (443099, 65/67, Maxim Gorky Str., Samara, Russian Federation). E-mail: Siva@mail.ru.

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 635.9

Поступила в редакцию 30.11.2016
Received 30.11.2016

Г. Г. Асадов¹, В. М. Новрузов¹, П. М. Ефендиев², И. М. Насибов¹,
Р. Г. Халилов¹, П. Ю. Нагиев³

¹Институт дендрологии НАН Азербайджана, Баку, Республика Азербайджан

²Бакинский государственный университет, Баку, Республика Азербайджан

³Институт космических исследований природных ресурсов
Национального аэрокосмического агентства, Баку, Республика Азербайджан

ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЮЖНОГО СКЛОНА БОЛЬШОГО КАВКАЗА НА ОСНОВЕ КОСМИЧЕСКИХ СНИМКОВ

Аннотация. Статья посвящена изучению растительного покрова южного склона Большого Кавказа (в пределах Азербайджанской Республики).

Исследование данного региона проводили на основе космических снимков в период с 1976 по 2014 г. Для уточнения влияния антропогенных факторов было отмечено около 10 модельных участков на территориях Исмаиллинского, Кусарского и Кубинского районов. За истекшее время (почти 40 лет) велись регулярные наблюдения различными космическими системами.

В результате проведенного мониторинга установлена динамика сокращения количества ценных пород деревьев и кустарников. Однако характер уменьшения числа древесных пород в различных природных регионах разный.

В данном регионе функционирует Шахдагский национальный парк, который характеризуется не только биоразнообразием, но и своей уникальностью, так как является естественным эндемом эльдарской сосны. В связи различными экологическими факторами некоторые ценные породы из года в год сокращают свои ареалы, а некоторые находятся на грани исчезновения.

Исследованный регион отличается ценнейшими лесными экосистемами. Здесь произрастают многочисленные редкие древесно-кустарниковые породы, хвойные и широколиственные растения (*Betula pendula* Roth, *Fagus orientalis* Lipsky, *Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L.), кустарники (*Rubus seaius* L., *Crataegus pentaguna* W. et L., *Rosa cinnamomeae* L. и др.), обширные участки занимают *Caprinus caucasica*, *Acer lactum*, *Acer campetre*, *Ulmus suberosa*, относящиеся к редким древесным породам. Встречаются лесные фруктовые виды, такие как орех, лещина, боярышник, алыча, облепиха, лесная груша, кизил и многие другие полезные виды.

В связи с вышеизложенным требуется создание новых государственных заказников и расширение национальных парков с целью охраны и защиты ценнейших пород, способствующих сохранению биоразнообразия в данном регионе и уменьшению антропогенного воздействия на естественную природу.

Ключевые слова: космические снимки, цифровая обработка, карта растительности, спектральный диапазон, растительные формации, леса, луга, степи, пустыни и полупустыни

Для цитирования: Изучение изменения растительного покрова южного склона Большого Кавказа на основе космических снимков / Г. Г. Асадов [и др.] // Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 107–112.

H. H. Asadov¹, V. M. Novruzov¹, P. M. Efendiyev², I. M. Nasibov¹, R. H. Khalilov¹, P. Y. Nagiyev³

¹Institute of Dendrology of the National Academy of Sciences of Azerbaijan, Baku, Republic of Azerbaijan

²Baku State University, Baku, Republic of Azerbaijan

³Institute of Cosmic Researches of Natural Resources of National Aero-Cosmic Agency, Baku, Republic of Azerbaijan

STUDYING OF THE CHANGE OF VEGETABLE COVER OF THE SOUTHERN SLOPE OF GREATER CAUCASUS ON THE BASIS OF SPACE IMAGES

Abstract. The article is devoted to the study of the vegetation cover of the southern slope of the Greater Caucasus (within Azerbaijan territory).

A study conducted in the region on the basis of satellite imagery space systems between 1976 and 2014. To clarify the influence of anthropogenic factors were noted about 10 sample areas in the territories of Ismayilli, Gusar and Guba regions. Since that time (almost 40 years), carried out regular monitoring by different forwarding grants.

It has been set the dynamics of the reduction number of valuable species of trees and shrubs by carried monitoring results. However the range of the nature of the reduction in the number of tree species is different according to different areas.

In this region there is Shahdag National Park, which is rich in biodiversity. However, this area stands out for its uniqueness by its naturally endemic Eldarica pine trees. Due to various environmental factors, some valuable species year in year out reduces their ranges and some are in danger zone of extinction.

The investigated region has the most valuable forest ecosystems; there are numerous of rare trees and shrubs, conifers and broadleaf plants – *Betula pendula* Roth, *Fagus orientalis* Lipsky, *Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L., from shrubs – *Rubus seaius* L., *Crataegus pentaguna* W. et L., *Rosa cinnamomeae* L., and other participants take extensive part – *Caprinus caucasica*, *Acer lactum*, *Acer campetre*, *Ulmus suberosa*, which are included in the number of rare trees. Here there are wild fruit species such as walnut, hazel, hawthorn, plum, sea buckthorn, forest pear, dogwood and many other useful plants.

In connection with the above, it requires the creation of new government customers and expanded national parks in order to safe and protect the most valuable species that contribute to the conservation of biodiversity in the regions and will reduce the anthropogenic impacts on the natural environment.

Keywords: Space images, digital processing, map of vegetation, spectral range, vegetable formations, forests, meadow, steppes, deserts and semi-deserts

For citation: Asadov H. H., Novruzov V. M., Efendiyeu P. M., Nasibov I. M., Khalilov R. H., Nagiyev P. Y. Studying of the change of vegetable cover of the southern slope of Greater Caucasus on the basis of space images. *Vesti Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 107–112 (in Russian).

Введение. Растительность Земли понимается как покров в целом, который находится в непрерывном взаимодействии со средой. Несмотря на сложившиеся сочетания видов, растительные сообщества отличаются по структуре. В результате многолетней человеческой деятельности во всех природных зонах наблюдаются антропогенные изменения растительного покрова. В последние три столетия на нашей планете площадь лесов уменьшилась вдвое. Статические данные показывают, что в настоящее время на Земном шаре площадь леса составляет около 4 млрд га.

Территория Азербайджанской Республики расположена в восточной части Закавказья и включает области Большого и Малого Кавказа, Талышскую зону и Нахичеванскую Автономную Республику. На севере Азербайджан граничит с Дагестаном, на северо-западе – с Грузией, на юго-западе – с Арменией, на юге – с Ираном и Турцией, с востока омывается Каспийским морем.

Общая площадь республики 86,4 тыс. км². Около 40 % земельной площади составляют равнины, остальные 60 % – предгорные и горные территории. Несмотря на небольшую площадь, республика обладает разнообразными природными условиями и богатыми естественными ресурсами.

Большой Кавказ в пределах Азербайджана тянется с северо-запада на юго-восток и делится на две части: узкую северо-западную и широкую юго-восточную.

Главный Кавказский хребет препятствует вторжению холодных северных ветров на территорию республики. По характеру почвообразовательного процесса местность между главным и боковым хребтами разбивают на участки: выше 3000 м, от 3000 до 2000 м, от 2000 до 1200 м.

Южный склон Большого Кавказа заканчивается со стороны Алазань-Агричайской долины, которая представляет собой образованную низкогорными хребтами систему предгорий, расположенных местами до 700–800 м над уровнем моря и занимающих площадь 646,5 тыс. га.

По водообеспеченности Большой Кавказ разделяют на южный и северо-восточный склоны главного Кавказского хребта и Гобустан. В высокогорной зоне южного склона модуль среднегодового стока составляет 45 л/с·км², или 1500 мм. С понижением высоты местности при выходе рек на Алазань-Авторанскую долину модуль стока уменьшается до 150 мм.

Климат и географическое расположение влияют на изменение стока. На южном склоне на высоте 800–900 м наблюдается интенсивное ускорение стока, увеличение количества осадков способствует замедлению скорости стока.

Информация, полученная с помощью космических снимков, находит все более широкое применение при изучении природных ресурсов Земли. Ввиду многообразия видов и состояний земных образований, которые обнаруживаются при многозональной фотосъемке, требуется, чтобы получаемые в разных зонах спектра фотоснимки мало отличались в абсолютных и относительных спектральных яркостях. Эти различия позволяют определять по снимкам вид, состав, физические характеристики и биологические особенности исследуемых образований.

Космические снимки позволяют получать в видимой и ближайшей инфракрасной области спектра изображения, отличающиеся наиболее высокой точностью отображения форм и размеров земных образований.

Цель работы – показать целесообразность использования космической фотоинформации о Земле для решения широкого круга научных и прикладных задач, не требующих оперативного получения и использования данных.

Материалы и методы исследования. В 1976 г. с космического корабля «СОЮЗ-22» была осуществлена съемка территории Азербайджана многоканальным фотоаппаратом МКФ-6. Средняя спектральная чувствительность снимков составляла 480, 600, 660 и 720 нм.

Космические фотосъемки Земли сделаны с высоты 250–300 км (одновременно по всем каналам). При обработке снимков использовали пакеты прикладных программ FOTOTRAN, FOTOKLASS автоматизированной системы обработки космических снимков по отражательной способности.

В 2014 г. исследуемая территория была снята с искусственного спутника Земли (ИСЗ) «Landsat-8» с помощью ГИС-технологии. После цифровой обработки снимков подготовлена карта растительности южного склона Большого Кавказа.

Цифровая обработка космических изображений была основана на алгоритме ISODATA. Вначале изображения обрабатывали и классифицировали с помощью программного обеспечения ERDAS, INAGINE, ENVI.

Методология обработки данных состояла в том, что процедуры геопривязки, исследования тестовых участков, классификационной обработки и векторизации результата производили при помощи комплекса ENVI 3.2. Дополнительно к этим процедурам проводили операцию маскирования (маску создавали в среде AZC Viem).

Вся исходная информация была сведена в единую картографическую проекцию.

Результаты и их обсуждение. Обработку космических изображений проводили в два этапа: на первом этапе получали сегменты исходного изображения на основе алгоритма выделения квазиоднородных образований. На втором этапе сегментированное изображения классифицировали с помощью одного из методов минимального расстояния (Нагиев, Азизов, Кулиев, 1988).

Ниже представлена карта растительности южного склона Большого Кавказа, составленная П. Ю. Нагиевом в масштабе 1:50 000 (рис. 1).

Многозональные космические снимки южного склона Большого Кавказа дают исключительно ценный материал для изучения и дальнейшего освоения его растительного покрова.

Как видно из карты растительности, на южном склоне Большого Кавказа встречаются 26 наименований растительных формаций. Большую площадь исследуемой территории занимают леса горные буковые, дубово-грабовые в сочетании с кустарниками, смешанные кустарники, плодовые сады, луга (субальпийское высокотравье), степи (бородавчатые и типчаково-ковыльно-бородав-

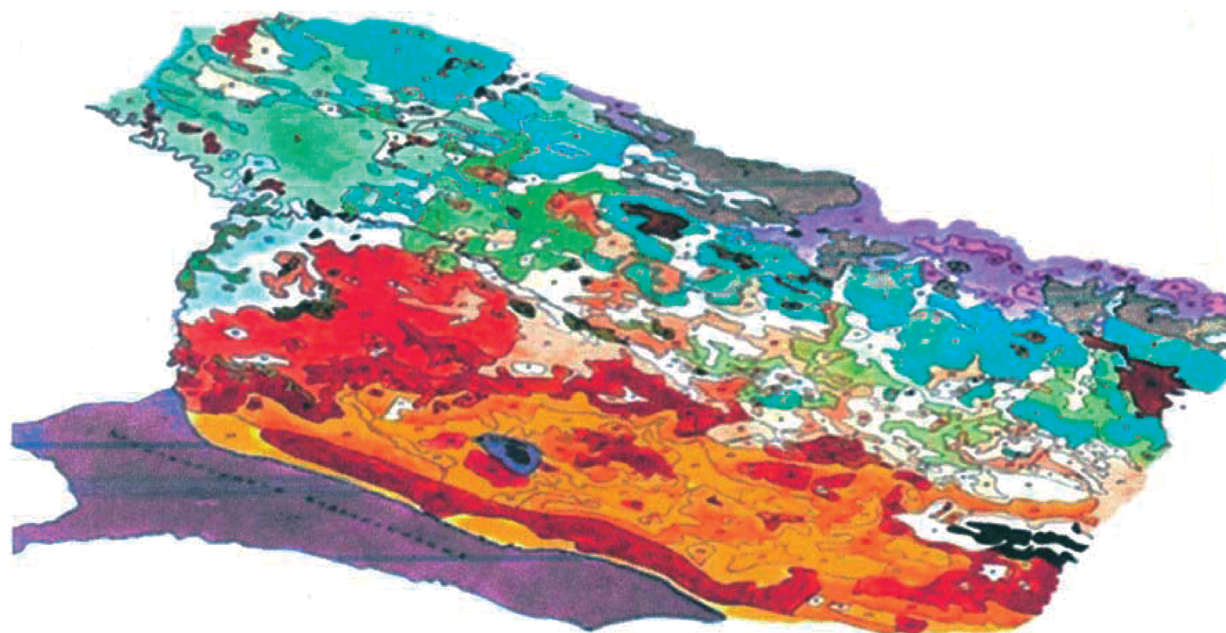


Рис. 1. Карта растительности южного склона Большого Кавказа, составленная после цифровой обработки снимков, полученных с аппарата «СОЮЗ-22» (1976 г.)

Fig. 1. Map of the vegetation of the southern slope of the Greater Caucasus, compiled after digital processing of images obtained from the apparatus “SOYUZ-22” (1976)

чатые сухие степи, полынно-солянковые с преобладанием полынно-душистой, вереск солянки) (Л. И. Прилипко, 1954). Ниже представлено краткое описание растительных формаций, распространенных на южном склоне Большого Кавказа.

Леса. Горные буковые леса с преобладанием бука восточного (*Fagus oriyntalis*) на исследуемой территории являются самыми распространенными. Буковые леса в высотном направлении следуют за дубовыми и дубово-грабовыми лесами. Начиная с высоты 900 м они достигают верхней опушки леса (1800–2000 м над уровнем моря), а местами поднимаются и выше (до 2200–2300 м). В очень редких случаях в силу особых местных условий наблюдается выход буковых лесов на Алазань-Агричайскую долину.

Горные дубовые леса. На южном склоне Большого Кавказа дубовые леса распространены к нижнему и верхнему горным поясам. В пределах одного высотного пояса дубовые леса занимают склоны нижних экспозиций. Дубы, образующие горные леса, представлены следующими формациями: в нижнем горном поясе – дубом иберийским, или грузинским (*Quercus iberica*), в верхнем горном поясе – дубом восточным (*Quercus macranthera*).

Грабовые леса. На исследуемой территории грабовые леса распространены на всех горных массивах и в Алазань-Агричайской долине. По вертикали грабовые леса поднимаются до 1800–2000 м над уровнем моря и встречаются на различных по крутизне склонах всех экспозиций. Все грабовые леса на южном склоне Большого Кавказа представлены одним видом граба кавказского (*Carpinus caucasian*), отличающегося значительным разнообразием форм.

Луга. Луговая растительность территории южного склона Большого Кавказа распространена в полосе от 2400 до 3000 м над уровнем моря, а местами начинается ниже и поднимается выше. Развивается в условиях сурового, холодного климата с сухой или влажной зимой.

Степи. Среднегорные степи, преимущественно злаково-разнотравные и разнотравные, по мере снижения местности переходят в более ксерофильные степи нижнего горного пояса и предгорий с явным преобладанием ксероморфных злаков. Еще ниже в предгорьях и низкогорьях злаковые степи сменяются наиболее сухими вариантами степей – полынно-бородавчатыми, полынно-типчачковыми и полынно-пырейно-житняковыми.

В результате цифровой обработки снимков, полученных с ИСЗ “Landsat-8” в 2014 г., составлена карта растительности южного Склона Большого Кавказа в масштабе 1:50 000, позволяющая повысить точность распознавания растительных формаций (рис. 2).

Из рис. 2 видно, что на исследуемой территории под влиянием антропогенного фактора произошли значительные изменения в растительных формациях южного склона Большого Кавказа (см. таблицу).

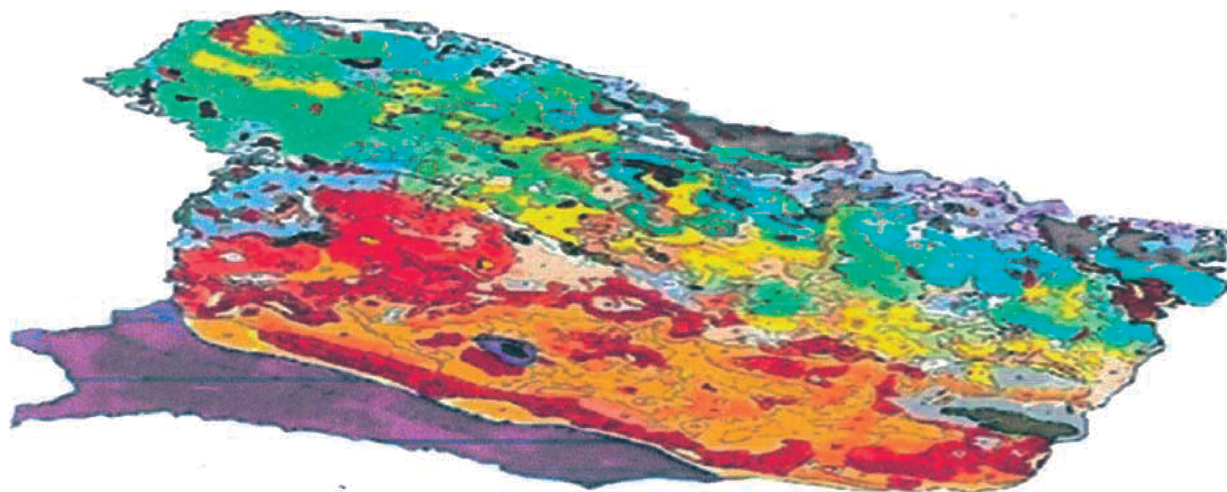


Рис. 2. Карта растительности южного склона Большого Кавказа, составленная после цифровой обработки снимков, полученных с искусственного спутника Земли “Landsat-8” (2014 г.)

Fig. 2. Map of the vegetation of the southern slope of the Greater Caucasus, compiled after after digital processing of images obtained from the apparatus “Landsat-8” (2014)

Изменение растительных формаций южного склона Большого Кавказа (в пределах Азербайджана)**Change in plant formations of the southern slope of Greater Caucasus (within Azerbaijan)**

Растительная формация	Площадь, тыс. га	
	1976	2014
Леса	282,6	252,8
Субальпийские луга	144,5	153,0
Горные луга	22,4	27,5
Степные и горные ксерофиты	186,5	200,2
Пустыни и полупустыни	10,5	13,2

Из таблицы видно, что в 1976 г. на исследуемой территории площадь лесов составляла 282,6 тыс. га, субальпийских лугов – 144,5, степных и горных ксерофитов – 186,8, горных лугов – 22,4, пустынь и полупустынь – 10,5 тыс. га (Мамедов, Асадов, 2014).

Заключение. После цифровой обработки МКФ-6 космических снимков, полученных с помощью ИСЗ «СОЮЗ-22» (1976 г.) и ИСЗ “Landsat-8” (2014 г.), составлены карты растительности южного склона Большого Кавказа. Согласно этим картам, в течение 38 лет в результате влияния антропогенного фактора площадь лесов уменьшилась на 29,8 тыс. га. За этот период площадь субальпийских лугов увеличилась на 8,5 тыс. га, горных лугов – на 4,7 тыс. га, а граница леса спустилась на 150–200 м.

Установлено, что в результате уменьшения лесных площадей усиливается процесс эрозии почв, увеличивается площадь луговой растительности, ственных и горных ксерофитов и пустынь и полупустынных растительных формаций (Nagiyeu, Geydarova, Ismailova, 2013). Таким образом, цифровая обработка космических изображений Земли дает возможность большого территориального охвата биологических образований, а представленный подход является относительно дешевым.

Список использованных источников

1. Нагиев, П. Ю. Цифровая обработка космической видеоинформации для картографирования почвенно-растительного покрова / П. Ю. Нагиев, Б. М. Азизов, И. В. Кулиев // Изв. высш. учеб. заведений. Сер. Геодезия и аэрофотосъемка. – 1988. – № 5. – С. 128–135.
2. Прилипко Л. И. Лесная растительность Азербайджана / Л. И. Прилипко. – Баку : Изд-во Акад. наук Азерб. ССР, 1954. – 488 с.
3. Nagiyeu, P. Y. The influence of anthropogenic factor to plant formation changing of the north-west part of Azerbaijan / P. Y. Nagiyeu, R. M. Geydarova, S. M. Ismailova // *European Science and Technology : materials of the V Intern. research and practice conf.*, Oct. 3rd–4th, 2013 : in 2 vol.– Munich, 2013. – Vol. I. – P. 16–21.
4. Mamedov, T. S. Ecology of plants / T. S. Mamedov, G. G. Asadov. – Baku : Science, 2014. – 310 p.

References

1. Nagiyeu P. Y., Azizov B. M., Kuliev I. V. Digital processing of space video information for mapping soil and vegetation cover. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Seriya Geodeziya i aerofotos'yomka* [Proceedings of higher educational institutions. Geodesy and aerophotography series], 1988, no. 5, pp. 128–135 (in Russian).
2. Prilipko L. I. *Forest vegetation of Azerbaijan*. Baku, Academy of Sciences of the Azerbaijan SSR Publ., 1954 (in Russian).
3. Nagiyeu, P. Y. The influence of anthropogenic factor to plant formation changing of the north-west part of Azerbaijan / P. Y. Nagiyeu, R. M. Geydarova, S. M. Ismailova // *European Science and Technology: Materials of the V International research and practice conference, October 3rd–4th, 2013*. Munich, 2013, vol. I, pp. 16–21.
4. Mamedov T. S., Asadov G. G. *Ecology of plants*. Baku, Science, 2014. 310 p.

Информация об авторах

Асадов Гусейнага Гасанович – профессор, заведующий лабораторией. Институт дендрологии НАН Азербайджана (ул. Есенина, 89, Az 1044, г. Баку, Республика Азербайджан).

Information about the authors

Huseynaga H. Asadov – Professor, Head of the Laboratory. Institute of Dendrology of the National Academy of Sciences of Azerbaijan (89, Yesenin Str., Az 1044, Baku, Republic of Azerbaijan).

Новрузов Вагиф Магеррамович – д-р философии по биол. наукам, доцент, заведующий лабораторией. Институт дендрологии НАН Азербайджана (ул. Есенина, 89, Az 1044, г. Баку, Республика Азербайджан).

Ефендиев Пюнхан Магеррамович – доцент, заведующий отделом. Бакинский государственный университет (г. Баку, Республика Азербайджан).

Халилов Рашид Гамидович – заведующий отделом. Институт дендрологии НАН Азербайджана (ул. Есенина, 89, Az 1044, г. Баку, Республика Азербайджан). E-mail: khalilovrashad@outlook.com.

Насибов Искендер Мусаевич – науч. сотрудник. Институт дендрологии НАН Азербайджана (ул. Есенина, 89, Az 1044, г. Баку, Республика Азербайджан).

Нагиев Полад Юсифович – доцент, заведующий лабораторией. Институт космических исследований природных ресурсов Национального аэрокосмического агентства (ул. Ахундова Сулеймана Сани, 1, AZ 1000, г. Баку, Республика Азербайджан).

Vagif M. Novruzov – D. Sc. (Philosophy on Biol.), Assistant Professor, Head of the Laboratory. Institute of Dendrology of the National Academy of Sciences of Azerbaijan (89, Yesenin Str., Az 1044, Baku, Republic of Azerbaijan).

Punhan M. Efendiyev – Assistant Professor, Head of the Department. Baku State University (Baku, Republic of Azerbaijan).

Rashad H. Khalilov – Head of International Relations Department Institute of Dendrology of National Academy of Sciences of Azerbaijan (89, Yesenin Str., Az 1044, Baku, Republic of Azerbaijan). E-mail: khalilovrashad@outlook.com.

Isgender M. Nasibov – Researcher. Institute of Dendrology of the National Academy of Sciences of Azerbaijan (89, Yesenin Str., Az 1044, Baku, Republic of Azerbaijan).

Polad Y. Nagiyev – Assistant Professor, Head of the Laboratory. Institute of Cosmic Researches of Natural Resources of National Aero-Cosmic Agency (1, ul. Akhundova Suleimana Sani, AZ 1000, Baku, Republic of Azerbaijan).

АГЛЯДЫ
REVIEWS

УДК 577.241

Поступила в редакцию 19.10.2017
Received 19.10.2017

И. Д. Волотовский, А. Г. Полешко

Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

**ИНДУЦИРОВАННЫЕ ПЛЮРИПОТЕНТНЫЕ СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ,
CRISPR-CAS9 (КРИСПЕР) СИСТЕМА РЕДАКТИРОВАНИЯ ГЕНОМОВ
И ПЕРСПЕКТИВЫ РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ ГЕННОЙ ТЕРАПИИ
НАСЛЕДСТВЕННЫХ ЗАБОЛЕВАНИЙ ЧЕЛОВЕКА**

Аннотация. В данном обзоре рассматриваются две оригинальные технологии в области клеточной биологии, перевернувшие наши представления о том, что происходит в процессе эмбрионального развития с белками, из которых построен организм человека. Эти технологии, появившиеся совсем недавно, привлекли самое пристальное внимание биологов и послужили мощным толчком для развития новых исследований, направленных на целевое изменение структуры и функционирования генетического аппарата клетки. Указанные технологии связаны с мезенхимальными стволовыми клетками и преследуют решение задач, стоящих перед генной терапией наследственных заболеваний человека. Первая технология использует индуцированные плюрипотентные стволовые клетки, продукт обычных соматических клеток, которым придается свойства эмбриональных стволовых клеток, т. е. способность превращаться в любую специализированную клетку организма. Вторая технология предлагает достаточно простой и выполнимый в условиях лаборатории прием редактирования геномов клеток, заключающийся в проведении на уровне генома генно-инженерных манипуляций, заканчивающихся устранением мутации, элиминацией дефектных генов или вставкой новых генов, лишенных каких-либо ошибок.

Ключевые слова: редактирование генома, индуцированные плюрипотентные стволовые клетки, система CRISPR-Cas9

Для цитирования: Волотовский, И. Д. Индуцированные плюрипотентные стволовые клетки, CRISPR-Cas9 (Криспер) система редактирования геномов и перспективы решения проблемы генной терапии наследственных заболеваний человека / И. Д. Волотовский, А. Г. Полешко // Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 113–125.

I. D. Volotovskii, A. G. Poleshko

Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

**INDUCED PLURIPOTENT STEM CELLS, CRISPR-CAS9 (KRISPER) GENOME EDITING SYSTEM
AND PERSPECTIVES OF SOLVING THE PROBLEM OF GENE THERAPY
OF HUMAN HEREDITARY DISEASES**

Abstract. The given review considers the two original technologies in the field of cell biology turning our views over the processes taking place during embryogenesis with proteins of which our organism is built. They appeared more recently, attracted the closest attention of the biologists and have served as a powerful impetus for development of new researches aimed at a targeted change in the structure and function of cell genetic apparatus. These technologies are directly tied to mesenchymal stem cells and pursue the solution of the tasks facing gene therapy of human hereditary diseases. The first one considers induced pluripotent stem cells, e.g. giving somatic cells the ability to turn into each specialized cells of organism. The second technology offers quite simple and feasible in conditions of biological laboratory approach of editing cell genome. It consists in carrying out at the level of genome genetic engineering manipulations terminating in the elimination of mutations from genes, defected genes or insertion into genome of new gene devoted of any errors.

Keywords: genome editing, induced pluripotent stem cells, system CRISPR-Cas9

For citation: Volotovskii I. D., Poleshko A. G. Induced pluripotent stem cells, CRISPR-Cas9 (Krisper) genome editing system and perspectives of solving the problem of gene therapy of human hereditary diseases. *Vestsi Natsyyanal' nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 113–125 (in Russian).

В 2008 г. журнал Science признал генетическое редактирование соматических клеток и превращение их в индуцированные плюрипотентные стволовые клетки (induced pluripotent stem cells) – ИПСК главным научным прорывом года. Этому заявлению, основанному на выдающихся научных результатах, предшествовала большая научно-исследовательская работа, связанная с приданием обычным соматическим клеткам организма, например фибробластам, генетических и фенотипических признаков, свойственных эмбриональным стволовым клеткам (ЭСК).

Эмбриональные стволовые клетки. Как известно, ЭСК образуются путем деления внутреннего клеточного материала в бластоцисте, образующейся после оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом на ранних стадиях развития зародыша [1]. Оказалось, что первичные зародышевые эмбриональные клетки, получившие название стволовых, могут размножаться в культуре и превращаться (дифференцироваться) в любые клетки всех трех зародышевых листков эмбриона, т. е. обладать свойством плюрипотентности [2]. По мере продвижения процесса эмбриогенеза к своему финишу (образованию структурно сформированного организма) клеточные участники этого процесса снижают уровень своей потентности, т. е. сужают спектр клеточного разнообразия при дифференцировке в ряду: тотипотентность → плюрипотентность → мультипотентность → бипотентность → унипотентность. Такое поведение, как установили К. Такахаша и С. Яманака [3, 4], основывалось на контроле биосинтетических процессов особыми транскрипционными факторами, а именно белками OCT4, SOX2, KLF4 и c-MYC. В вышедшей в 2006 г. статье этих авторов описано получение ИПСК с использованием генов этих белков. Параллельно с коллективом японских ученых над данной темой работали также американские исследователи под руководством Дж. Томсона. Они получили ИПСК с помощью иного набора белков – OCT4, SOX2, NANOG и LIN28, что было обнародовано в 2007 г. В принципе, гены, кодирующие указанные транскрипционные факторы, в геноме клетки представлены, но их экспрессия в реальных условиях функционирования клетки репрессирована. Казалось бы, зная, какие транскрипционные факторы ответственны за дифференцировку клетки, достаточно было снять блок с их экспрессии. Как это сделать Такахаша и Яманака не знали, поэтому они пошли по другому пути, решив ввести в фибробласты мыши с помощью ретровирусных векторов новые экзогенные гены указанных белков, характеризующиеся высокой экспрессией. Так были получены стволовые клетки, которые Такахаша и Яманака назвали индуцированными плюрипотентными стволовыми клетками. Данные клетки имели сходную с ЭСК морфологию, ростовые свойства, экспрессировали типичные для ЭСК маркеры и, самое главное, проявляли плюрипотентность – способность дифференцироваться в любые специализированные клетки организма.

Прежде чем перейти к механизмам индуцирования соматических клеток коротко остановимся на собственно ЭСК и их основных свойствах. Первая линия ЭСК человека была выделена из внутренней клеточной массы (ВКМ) бластоцисты и культивировалась на фидерном слое из мышечных эмбриональных фибробластов [1]. Использование данного приема основывалось на том, что фибробласты секретируют все необходимые для роста и развития клеток ключевые белковые факторы – LIF, FGF, TFGF и др. [5]. На фидерном слое фибробластов ЭСК растут плотными многослойными колониями круглой формы, поддерживая между собой тесные контакты. Одиночные клетки имеют размер порядка 20 мкм. ЭСК в состоянии претерпевать множество делений *in vitro*, не теряя плюрипотентности и сохраняя нормальный хромосомный набор. Стабильное состояние ЭСК связывают с особой организацией гистона H3 хроматина, представленной особыми участками, названными бивалентными, различающимися уровнем метилирования [6]. В них заблокирована дифференцировка и поддерживаются в активном состоянии транскрипционные факторы OCT3/4, SOX2 и NANOG, ответственные за плюрипотентность [7]. Следует отметить, что в сохранении плюрипотентности ЭСК большую роль играют и такие эпигенетические факторы, как общий уровень метилирования CpG-динуклеотидов, который в ЭСК, по сравнению с дифференцированными клетками, имеет обратную корреляционную связь с плотностью их локализации. Плюрипотентные клетки отличаются низким уровнем метилирования ДНК CpG-динуклеотидов (CpG-островки) на участках, где их плотность высока. В общем, уровень метилирования ДНК в ЭСК выше, чем в соматических клетках: у фибробластов CpG-островки в геноме метилированы в 99,98 % случаев, а у ЭСК – только в 75 %.

Отмечается сильно выраженное взаимодействие между различными генами в геноме ЭСК. Одни из них отвечают за плюрипотентность, другие – за дифференцировку в специализированные клетки трех зародышевых листков эмбриона. В геноме эффективно транскрибируются гены *Oct3/4*, *Sox2*, *Nanog*, кодирующие транскрипционные факторы, а также белки STAT3, ZIC3, HES1 и белки – модификаторы хроматина SET, MIST3.

Индукцированные плюрипотентные стволовые клетки. Судя по литературным данным, наиболее популярными соматическими клетками, из которых получают ИПСК, являются фибробласты кожи. Однако получить ИПСК можно из любых соматических клеток, в том числе из мезенхимальных стволовых клеток, кератиноцитов, клеток периферической крови, нейтральных стволовых клеток, гепатоцитов, кератиноцитов и др.

Рассматривая механизмы индукции плюрипотентности в соматической клетке, т. е. превращение ее в подобие ЭСК, нужно ответить на два очень важных вопроса: какие события лежат в основе этого процесса и где они происходят в клетке. Теперь совершенно ясно, что они протекают на уровне генетического аппарата соматической клетки и заключаются в запуске экспрессии генов и факторов, определяющих свойства ЭСК. Методически это происходит в ходе трансфекции соматической клетки четырьмя уже упомянутыми генами *Oct3/4*, *Sox2*, *Klf4* и *c-Myc*, входящими, например, в состав так называемого коктейля Яманаки. Под влиянием продуктов этих генов «стирается» программа дифференцировки клетки (рис. 1). Чаще всего эти гены вводятся в соматическую клетку с помощью векторов на основе рекомбинантных вирусов (ретро-, ленти-, адено- и бакуловирусов). Используют также и другие методы доставки генетических конструкций на основе этих генов – трансфекцию с помощью липидов и катионных полимеров, электропорацию и нуклеофекцию.

Природа и функции транскрипционных факторов. *Транскрипционный фактор OCT3/4* относится к V классу POU семейства транскрипционных факторов и состоит из двух структурно независимых субдоменов: POU-специфического домена и POU-гомеодомена. Субдомены соединены варибельным по длине подвижным линкером *Oct3/4*, выполняющим важную роль в индукции плюрипотентности и контроле дифференцировки [8]. У человека экспрессия белка OCT3/4 характерна для клеток внутренней клеточной массы (ВКМ) бластоцисты и трофобласта, у мыши – для плюрипотентных клеток ВКМ и эпибласта бластоцисты. Эмбрион при нокауте гена данного белка погибает. У мыши и человека ген *Oct3/4* локализован в области главного комплекса гисто-



Рис. 1. Образование стволовых клеток и их превращения в ходе эмбриогенеза

Fig. 1. The formation and transformation of stem cells during embryogenesis

совместимости и содержит 5 экзонов. У человека обнаружено 3 изоформы гена *Oct3/4*, которые по-разному вовлечены в процесс поддержания плюрипотентности.

Транскрипционный фактор SOX2 участвует в регуляции разных этапов клеточного развития и дифференцировки, а также архитектоники хроматина. Его экспрессия характерна для ВКМ, эпибласта и герминальных клеток эмбриона. SOX2 комплексирует с OCT3/4, вместе они регулируют экспрессию генов *utf1*, *fgf4*, *fbx15*, также необходимых для поддержания плюрипотентности ЭСК. Нокаутирование этого гена запускает дифференцировку ЭСК в разные клеточные типы [6].

Транскрипционный фактор KLF4. Этот белок участвует в процессах эмбрионального развития, клеточной пролиферации, дифференцировки и апоптоза [9].

Транскрипционный фактор с-MYC – мультидоменный белок, контролирующий процессы пролиферации, клеточного роста и дифференцировки [10]. Установлено, что он регулирует транскрипцию более 10 % известных генов [11], в том числе транскрипцию генов микро-РНК [12].

Важной особенностью перечисленных выше транскрипционных факторов является то, что все они относятся к протоонкогенам, и, видимо, с этим обстоятельством связана туморогенность ЭСК, нередко проявляющаяся при их трансплантации. Как было отмечено выше, перечень транскрипционных факторов не ограничивается четырьмя белковыми факторами коктейля Яманаки, вместо KLF4 и с-MYC можно использовать NANOG и LIN28 [13]. NANOG – гомеодомный транскрипционный фактор, экспрессия которого также характерна для ВКМ и эпибласта предимплантационного эмбриона. Высокая экспрессия NANOG в ЭСК способна поддерживать их плюрипотентность в условиях *in vitro* даже при отсутствии в среде роста такого важного цитокина, как LIF (leukemia inhibitory factor). О белке LIN28 известно, что он является ингибитором синтеза микроРНК семейства let-7, принимающих участие в процессах дифференцировки. Но независимо от того, какой набор транскрипционных факторов используется для индукции плюрипотентности соматических клеток, общепринято, что эти факторы находятся в тесном взаимодействии друг с другом и функционируют в генетическом аппарате «концертно».

Методы получения индуцированных плюрипотентных стволовых клеток. Методы получения ИПСК разделяются на две большие группы – вирусные и невирусные. Первыми были разработаны вирусные методы индукции – ретровирусная [3] и лентивирусная [14], названные в соответствии с природой векторов, используемых для трансфекции соматических клеток. После доставки трансгенов в клетки они встраиваются в случайные места их генома и запускают процесс репрограммирования. На определенном этапе процесса репрограммирования происходит остановка экспрессии трансгенов или ее «замолкание» (от англ. *silence* – заставить замолчать) благодаря регуляторному влиянию продуктов генов клетки-хозяина гистоновых метилтрансфераз [15]. Оптимальное по времени «замолкание» экспрессии трансгенов имеет важное значение для дальнейшей судьбы клетки-хозяина, ее полному, а не частичному превращению в ИПСК. Для фибробластов и кератиноцитов этот временной интервал составляет 16 и 10 дней соответственно [16]. Кроме того, существуют неинтеграционные вирусные векторы, которые созданы на основе аденовирусов или вируса Сендай, не интегрирующихся в геном.

Описаны и другие методы доставки трансгенов в клетки хозяина с использованием эписомных и плазмидных конструкций, ДНК-транспазонов, микроРНК, РНК самих транскрипционных факторов, их рекомбинантных белков или так называемых малых молекул, меняющих эпигенетический статус клетки и деконденсирующих хроматин. В настоящее время активно разрабатываются методы, которые предусматривают в дальнейшем удаление введенных генетических конструкций. К ним можно отнести Cre-LoxP-опосредованную рекомбинацию и PiggyBac-транспозицию. Имеются данные о возможности репрограммирования соматических клеток в ИПСК с помощью химических веществ, использование которых позволит (в том числе в сочетании с другими методами) повысить его эффективность. Несмотря на разнообразие подходов, эффективность индукции, по данным многих исследователей, не превышает 2 %. Однако в литературе уже есть информация о возможности повышения эффективности репрограммирования фибробластов до 100 % [17]. Для этого предлагается подавить активность NURD (nucleosome remodelling and deacetylation) – белкового комплекса, ремоделирующего и деацетилирующего нуклеосомы. Ключевую роль



Рис. 2. Некоторые способы репрограммирования соматических клеток млекопитающих

Fig. 2. Some ways of reprogramming somatic cells of mammals

в этом комплексе играет белок MBD3 [18]. Комплекс NURD является, как полагают, эпигенетическим регулятором, контролирующим экспрессию генов плюрипотентности. Регуляторные события происходят на уровне гистонного белка H3, в котором деацетируется и триметируется лизин-27 и, как результат, происходит ингибирование экспрессии генов *Oct3/4* и *Nanog* [6]. Методы, которые были разработаны для репрограммирования соматических клеток в ИПСК, представлены на рис. 2.

При практически полной идентичности свойств ИПСК и ЭСК первые обладают все же одним очень важным преимуществом. ИПСК можно получить из соматических клеток пациентов, т. е. из аутологичного исходного клеточного материала. Этим они обеспечивают пациентоидентичность индуцированных клеток и полное исключение иммунологических конфликтов на уровне клеток, что может иметь место при использовании ЭСК. Поэтому в перспективе данный момент представляется важным при использовании ИПСК в персонализированной клеточной терапии.

На рис. 3 приведена схема, описывающая этапы получения ИПСК и способы применения данных клеток на практике. Анализируя схему, следует остановиться на трех основных вариантах практического использования ИПСК: формировании банков индуцированных плюрипотентных стволовых клеток, создании моделей заболеваний человека, использовании клеток для скрининга



Рис. 3. Этапы получения и способы применения индуцированных плюрипотентных стволовых клеток

Fig. 3. Stages of obtaining induced pluripotent stem cells and methods of their application

	Эмбриональные стволовые клетки (ЭСК)	«Взрослые» мезенхимальные стволовые клетки (МСК)	Индукцированные плюрипотентные стволовые клетки (ИПСК)
Происхождение (источники)	<ul style="list-style-type: none"> • Бластоциста эмбриона 	<ul style="list-style-type: none"> • Костный мозг • Жировая ткань • Периферическая кровь • Ткань пуповины • Резидентные стволовые клетки тканей 	<ul style="list-style-type: none"> • Репрограммирование соматических клеток
Свойства	<ul style="list-style-type: none"> • Плюрипотентность • Самообновление • Высокая репликативная способность 	<ul style="list-style-type: none"> • Клиническая безопасность аутологических МСК • Высокая биологическая эффективность • Способность к размножению 	<ul style="list-style-type: none"> • Плюрипотентность • Аутологичность • Возможность получения большого количества клеточной биомассы
Недостатки	<ul style="list-style-type: none"> • Иммуногенность • Предмет этических дебатов • Потенциальная терратогенность • Нет данных об использовании в клинике 	<ul style="list-style-type: none"> • Ограниченные свойства • Ограниченная репликативная способность • Рост числа данных по использованию в клинике 	<ul style="list-style-type: none"> • Неясность по вопросу терратогенности • Отсутствие данных по клиническому применению

Рис. 4. Сравнение источников получения и свойств различных стволовых клеток

Fig. 4. Comparison of the sources and properties of various stem cells

лекарственных веществ, генетическом редактировании стволовых клеток и их применении в генной терапии наследственных заболеваний человека, в том числе для изучения молекулярных и клеточных основ данных заболеваний.

Так, например, возможность дифференцировки ИПСК, полученных от пациентов, в различные типы клеток позволяет использовать их для тестирования лекарственных соединений вместо проведения соответствующих экспериментов на животных. Как уже указывалось выше, ИПСК способны расти неограниченное время в культуре *in vitro*, благодаря чему можно накопить необходимое количество клеточного материала и для любых биологических экспериментов, связанных с изучением патогенеза различных наследственных заболеваний человека.

На рис. 4 суммированы представления о трех типах стволовых клеток: естественных – эмбриональных, мезенхимальных и искусственных – индуцированных плюрипотентных.

Широкое использование ИПСК в генной терапии сдерживалось рядом объективных причин. На время открытия ИПСК и последующего бума исследований по проблеме индуцированных плюрипотентных стволовых клеток не существовало простой и эффективной технологии редактирования геномов, которая могла бы успешно применяться для корректировки мутаций в геноме клетки, удаления из него дефектных генов и их замены на гены, не несущие в своей структуре какие-либо ошибки. На данный момент такая технология редактирования геномов разработана. Речь идет о системе CRISPR/Cas9 или, как еще ее называют, Криспер-системе.

Технологии целевого редактирования геномов. Разработка эффективного и надежного подхода для прецизионного и целевого изменения генома живой клетки представляла собой перво-степенную задачу для биологов. Сравнительно недавно была создана новая технология для решения этой задачи, базирующаяся на бактериальном CRISPR-ассоциированном ферменте – нуклеазе 9 (Cas9) из *Streptococcus pyogenes* [19]. Данная разработка завершила многолетние попытки исследователей подобраться вплотную к геному клетки и осуществить его редактирование. В частности, для этого пытались использовать такое явление, как гомологичная рекомбинация [20] и интерференция РНК [21], которая рассматривалась как лабораторная стартовая площадка для недорогого и эффективного анализа функции генов [22, 23]. Ее широкое использование сдерживалось только временным характером ингибирования функции генов и непредсказуемыми нецелевыми эффектами [24]. Уже в наши дни были предприняты попытки использовать для элиминации мутированных нуклеотидных последовательностей в генах ДНК

феномен экзон-скиппинга, заключаюцца ў связыванні пасле транскрыпцыі гена определенных участкаў целевой пре-мРНК экзогеннымі, дабавляемымі звне антысмысловымі олигонуклеотидамі, малымі синтэтычнымі молекуламі РНК, што пазваляло выключаць з агульнага працэса сплайсинг (созревание пре-мРНК, элімінацыя з нее інтронаў) і удаляць з пре-РНК определенные участкі пре-мРНК, напрыклад, экзоны з нонсенс-мутацыямі ў канкрэтных генах [25]. К сажаленню, ў сілу разнаобразных тэхнічных абмежаванняў тэхналогія экзон-скиппинга шырокага распаўсюджвання не атрымала.

Более успешными оказались технологии ZNF [26] и TALEN [27], использование которых позволило исследователям вызывать в геноме постоянные мутации через двухцепочечные разрывы ДНК и запускать процессы репарации. Однако эти технологии оказались дорогостоящими и затратными по времени, что ограничило их широкое использование, особенно в крупномасштабных работах с высокой пропускной способностью.

Нуклеазы цинковых «пальцев» (ZNF) являются одними из широко применяемых генно-инженерных ферментов. В структуре этих нуклеаз содержатся два полипептидных домена: Cys_2-His_2 – ДНК-связывающий домен и FokI домен, типичный для рестрикционных нуклеаз и обеспечивающий разрезание цепочки ДНК. Для узнавания целевого участка нужны всего три «пальца». Каждый из них связывается с нуклеотидным триплетом в структуре ДНК, поэтому 3 «пальца» ZNF могут обеспечить взаимодействие с целевым сайтом в ДНК, состоящим из 9 пар нуклеиновых оснований. Для разрезания двунитевой цепочки ДНК в клетку нужно ввести две нуклеазы. Как правило, результат нужно ждать достаточно долго (до нескольких месяцев).

TALEN-нуклеазы выделены из фитопатогенных бактерий *Xanthomonas*. ДНК-связывающий домен в этих нуклеазах состоит из консервативных 33–34 аминокислотных остатков и чередования с дивергентными 12-м и 13-м аминокислотными остаткам. Их рассматривают как RVD (repeat variable diresidue), своеобразный дуплет, они переменны и строго коррелируют со специфическими нуклеотидными последовательностями, т. е. каждый из них «узнает» определенные нуклеотидные чередования. При их «перемешивании» формируются комплементарные участки нуклеотидов, адресованные к ДНК-специфическим мишеням.

Криспер-система геномного редактирования. Бактерии и археи, не имеют свойственной животным и человеку иммунной защиты. Оказалось, однако, что у бактерий имеется своя, но гораздо более простая система молекулярного иммунитета, обеспечивающая защиту бактериальной клетки от бактериофагов и других патогенов. Еще в 1989 г. японскими исследователями был обнаружен в геноме кишечной палочки участок, содержащий многочисленные палиндромные повторы. Его назвали CRISPR-локусом (от англ. *clustered regularly interspaced short palindromic repeats*), что можно перевести на русский язык как «скопление разделенных регулярными промежутками коротких симметричных палиндромных повторов» (рис. 5). Структура повторов была идентична по нуклеотидным последовательностям, а вот у промежутков, или спейсеров (от англ. *spacer* – прокладка), как их теперь называют, она оказалась переменной и зачастую была гомологичной нуклеотидным последовательностям, обнаруженным в геномах бактериофагов. По сути дела, оказалось, что спейсер представляет собой генетическую память бактериальной популяции. Другими словами, в спейсерах закладывается на хранение генетическая информация о бактериофагах, которая узнает «врага» и используется бактериями в уникальной системе защиты от губительного действия этих патогенов. В состав защитной системы входят палиндром-

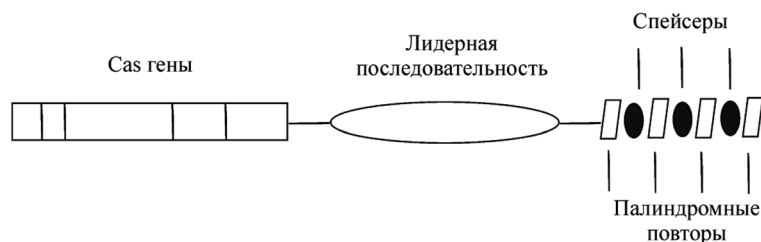


Рис. 5. Принципиальное строение CRISPR-локуса в геноме бактерий
Fig. 5. The principal structure of the CRISPR locus in the bacterial genome

ные повторы, спейсеры и гены специализированных нуклеаз Cas (CRISPR-associated nuclease), в том числе нуклеазы Cas9. Возникает вопрос, почему нуклеаза помечена цифрой 9? Действительно, их в бактериальной клетке больше 10, но наиболее подходящей для функционирования Криспер-системы оказалась Cas9. В научном обиходе для обозначения системы редактирования геномов CRISPR/Cas9 стали использовать термин Криспер-система.

Сама макромолекула нуклеазы Cas9 содержит два критических домена: узнающий целевую нуклеотидную последовательность – RuvC и обладающий нуклеазной активностью – HNH, вместе они осуществляют разрыв двух цепочек ДНК. Если в бактериальную клетку проникает бактериофаг, о котором в геноме бактерии остался след, судьба бактериофага предрешена: с высокой вероятностью он погибает. Данная система обнаружена в геномах 40 % секвенированных бактерий и 95 % у архей.

В 2012 г. появились первые публикации, в которых было описано применение системы CRISPR/Cas9 для редактирования геномов животных и человека. После 2012 г. число публикаций по Криспер-системе стало расти лавинообразно.

Оказалось, что компоненты системы Криспер можно адаптировать к другим геномам, введя ее в эукариотические клетки, в которых она будет работать по «навязанной» ей программе. Можно при этом с высокой точностью найти в геноме любую нуклеотидную последовательность. Например, в геноме человека насчитывается 3,2 млрд пар нуклеотидов, и на этой протяженности можно разрезать двуспиральную нить ДНК в конкретном месте, удалить или подправить «испорченный» ген, или вставить вместо него другой.

Как же устроена система Криспер? В каждом определенном локусе все палиндромные повторы одинаковы по строению и включают в себя от 24 до 35 пар оснований. Длина спейсеров составляет 21–72 пар оснований, они разные и различаются нуклеотидной последовательностью. К CRISPR-локусу примыкает лидерная нуклеотидная последовательность и гены, кодирующие Cas-нуклеазы (рис. 6).

Лидерная последовательность выполняет роль промотора, запускающего транскрипцию CRISPR-локуса. Образовавшаяся в ходе транскрипции длинная РНК получила название пре-сгРНК (CRISPR-РНК), а после ее процессинга – просто сгРНК. При этом в каждом из их фрагментов системы содержится часть повтора и спейсер. Разрезание двойной нити ДНК осуществляется Cas9 нуклеазой под контролем некодирующих РНК: сгРНК и трасгРНК. Комплекс сгРНК-трасгРНК-Cas9 и есть основное оружие защитной «иммунной» системы бактерий. При создании генетических конструкций, экспрессирующих компоненты CRISPR-Cas9, используются химерные молекулы сгРНК и трасгРНК, называемые РНК-гидом (single guide RNA – sgRNA). Специфичность действия CRISPR-Cas9 и зависит от наличия короткой нуклеотидной последовательности спейсера, входящего в состав сгРНК бактерии или искусственной sgRNA.

Благодаря спейсерным участкам в ДНК бактериофага узнаются комплементарные им целевые нуклеотидные последовательности, после чего активированные Cas9-нуклеазы расщепляют ДНК. По сути дела, сгРНК и трасгРНК выполняют роль прецизионного путевода нуклеазы Cas9 в «море» нуклеотидных последовательностей ДНК фага. После дегградации ДНК каждого нового бактериофага, с которым столкнулась бактерия, ее фрагмент вставляется в качестве спейсера в Криспер-систему этой бактерии, т. е. Криспер-кассета удлиняется, пополняя бактериальный банк новой информацией.

Для успешной реализации действия системы Криспер важную роль играет еще один генетический компонент – PAM (protospacer adjacent motif). Это короткая нуклеотидная последовательность, состоящая из 3 нуклеотидов и локализованная непосредственно после сайта-мишени. Каноническая последовательность PAM – это 5-NGG-3, где N – любой нуклеотид. PAM специфичен для конкретного вида бактерий. Только при наличии PAM комплекс сгРНК-трасгРНК-Cas9 распознает мишень и «разрезает» ДНК (рис. 7).

В 2012 г. М. Джинек с соавт. [28] сумели объединить сгРНК и трасгРНК в единую молекулу РНК – sgРНК, т. е. РНК-гида, о которой упоминалось выше. Он же предложил вектор для ее клонирования. Сродство РНК-гида к нуклеазе Cas9 и его способность направлять фермент к ДНК-мишени оказались такими же высокими, как у естественных сгРНК и трасгРНК. На прак-

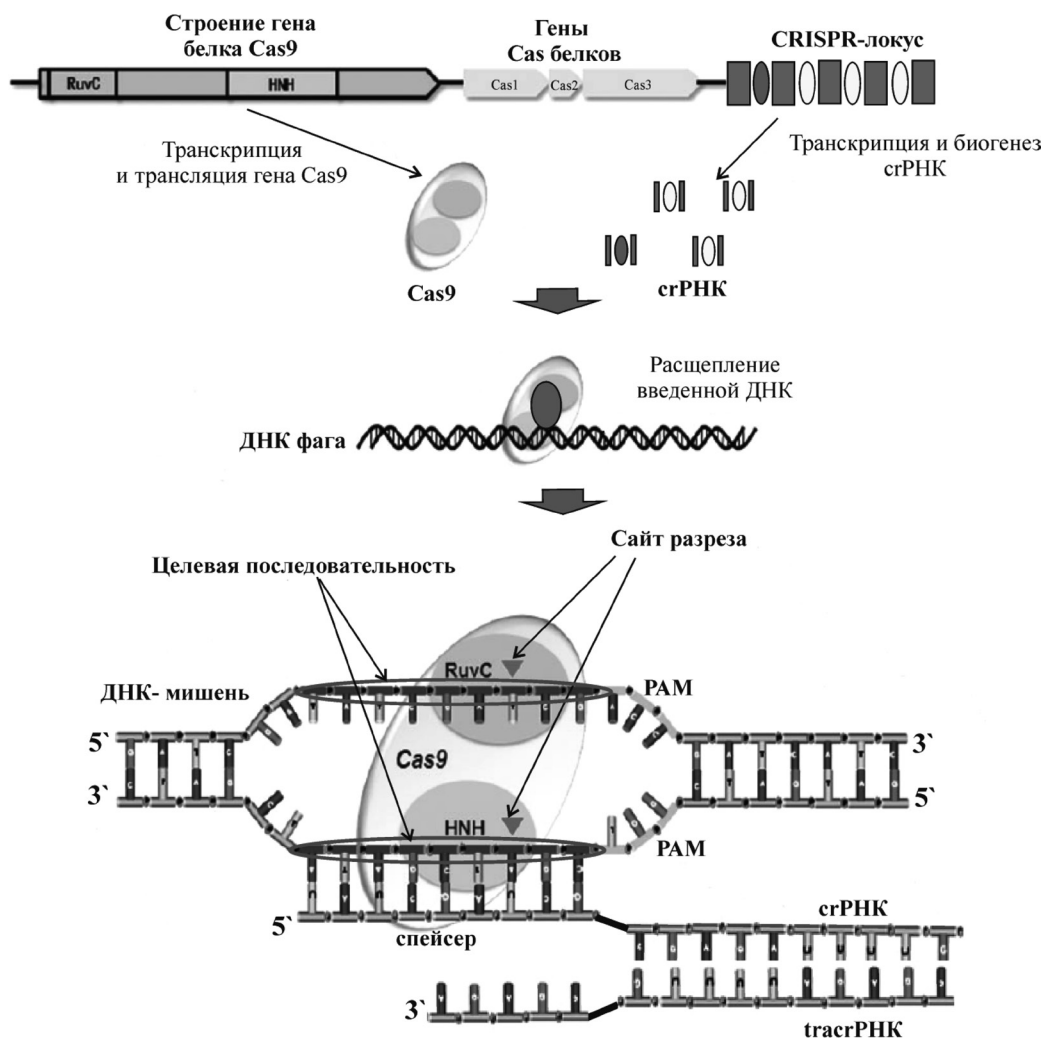


Рис. 6. Интеграция нового спейсера в геном бактерии и его дальнейшее использование в работе защитной системы бактериальной клетки

Fig. 6. Integration of a new spacer into the genome of a bacterium and its further use in the function of the bacterial cell protective system

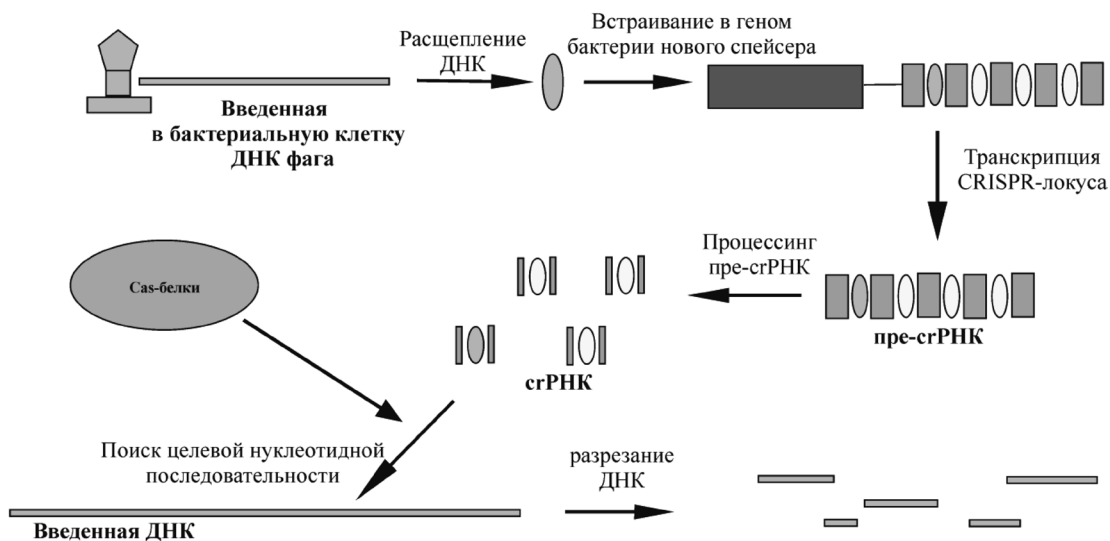


Рис. 7. Схема контролируемого комплексом CRISPR/Cas9 целевого разрезания ДНК бактерии

Fig. 7. Scheme of target cutting of DNA bacterium controlled by CRISPR/Cas9 complex

тике комплекс РНК-гид + Cas9 + вектор подвергают молекулярному клонированию в *E. coli*, выделяют из бактериальных клеток и трансфицируют его в клетку, в геноме которой содержатся гены, подлежащие редактированию.

Показано, что данный модифицированный генно-инженерный подход, разработанный в 2013 г., высокоэффективен при редактировании геномов микроорганизмов, животных и человека, а кроме того, он обладает существенными преимуществами по сравнению с ZFN- и TALEN-технологиями. При этом следует подчеркнуть главное – за определение целевой нуклеотидной последовательности в Криспер-системе отвечает небольшой участок РНК-гида, комплементарный 20 нуклеотидам ДНК-мишени, в то время как нуклеазы ZFN и TALEN узнают отдельные нуклеотиды с помощью определенных доменов, представленных в их макромолекулах. Кроме того, и ZFN, и TALEN функционируют как гетеродимеры, разрезая двухнитевую цепочку ДНК, а Cas9 способен разрезать сразу две цепочки ДНК-мишени и при определенных условиях только одну из них. Одиночный разрез осуществляет Cas9, у которой активность одного из критических доменов RuvC или HNH подавлена. В этом случае фермент называют Cas9-никазой.

Каким же образом после элиминации дефекта в определенном гене и всего дефектного гена можно восстановить исходную, но уже отредактированную нуклеотидную последовательность участка ДНК? Здесь может быть несколько вариантов, среди которых ключевое место занимают воссоединение негомологичных концов (NHEJ, от англ. *non-homologous and joining*) или гомологичная репарация (HDR, от англ. *homology-directed repair*). Механизм NHEJ, в основе которого лежит восстановление ковалентных связей в месте разрыва без участия матриц, преобладает в клетках млекопитающих, но часто ассоциирован с возникновением инсерционных или делеционных мутаций в точке разрыва ДНК. Поэтому для инактивации любого гена достаточно только внести в него двухцепочечный разрыв. При исправлении гена необходимы гомологичная репарация с внесением в клетку ДНК с правильной нуклеотидной последовательностью, которая служит матрицей, и наличие плечей гомологии – фланкирующих целевой сайт участков, соответствующих последовательностям ДНК, которые окружают сайт разрыва. Искусственно синтезированная молекула ДНК, гомологичная последовательности нуклеотидов в месте разрыва, служит матрицей для целевого восстановления исходной структуры ДНК. В случае одностороннего разрыва ДНК, а он при определенных условиях может быть реализован с помощью Cas9-никазы, застройка образовавшейся брешки осуществляется с помощью механизма гомологичной репарации по принципу комплементарности с использованием в качестве матрицы нетронутой исходной «правильной» цепи ДНК (рис. 8). Обычно гомологичная репарация в клетке протекает довольно редко. Однако система Криспер позволяет увеличить вероятность реализации гомологичной рекомбинации на несколько порядков.

С 2015 г. появились публикации о модификации Криспер-системы, которая позволяет разрезать двухцепочечную ДНК с образованием не тупых, а липких концов ДНК по краям ее разрыва, благодаря чему облегчается редактирование геномов с использованием механизмов репарации.

Прогресс биологической науки открыл совершенно неожиданные перспективы использования Криспер-системы для решения проблемы наследственных заболеваний. При изучении

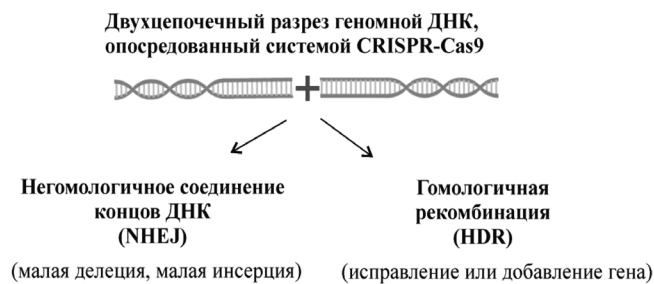


Рис. 8. Разрез геномной ДНК на уровне дефектного гена и восстановление отредактированного участка ДНК

Fig. 8. Cutting of genomic DNA at the level of the defective gene and the repair of the edited part of DNA

того или иного наследственного заболевания обычно сталкиваются с одной непреодолимой трудностью, связанной с его экспериментальным моделированием. Как оказалось, многочисленные экспериментальные модели заболеваний на животных не воспроизводят всего комплекса генетических и фенотипических особенностей заболевания у человека. Можно предположить, что система Криспер окажется очень полезной при моделировании наследственных заболеваний и в первую очередь редко встречающихся в человеческой популяции. Экспе-

риментальные модели полигенных заболеваний, созданные с помощью Криспер-системы, дают возможность определить, нокаут каких генов приводит к тем или иным фенотипическим изменениям в клетках, как из клеток формируются разнообразные ткани с различным генетическим фоном и какие молекулярные события происходят при развитии патологического процесса. На основании этих данных разрабатываются программы создания целых органов.

Другой задачей, решаемой с помощью Криспер-системы, является разработка методов лечения вирусных инфекций, например вируса иммунодефицита человека HIV-1 [29]. Попадание в клетки иммунной системы HIV-1 обусловлено его взаимодействием с поверхностным хемотическим рецептором CCR5. Делеция в гене данного рецептора делает его, а значит, и клетку, невосприимчивым к HIV-1. Также с помощью Криспер-системы можно проводить в геноме коррекцию мутаций, обуславливающих различные наследственные заболевания, например муковисцидоз, миодистрофию Дюшена, гемофилию, серповидноклеточную анемию и др. [30].

Для коррекции мутаций, которые являются причиной заболевания, используют как соматические, так и индуцированные плюрипотентные стволовые клетки человека, описание которых приведено в начале настоящей статьи. ИПСК могут быть получены из любой соматической клетки больного наследственным заболеванием. Как упоминалось выше, после индукции плюрипотентности эти клетки можно дифференцировать в различном направлении, т. е. превратить в любую клетку нашего организма. Иными словами, в нашем распоряжении может оказаться универсальная модельная система, с помощью которой можно анализировать патогенез конкретного наследственного заболевания и отрабатывать тактику его лечения, т. е. исправлять генетические дефекты в модели *in vitro* и использовать полученную информацию при разработке методов терапии заболевания.

Главное преимущество этого подхода заключается в том, что он позволяет исключить вклад в получаемые результаты генетического полиморфизма, свойственного любому организму.

Криспер-система открыла широкие перспективы в решении вопросов повышения результативности генной терапии при лечении наследственных и приобретенных социально-значимых заболеваний человека.

Изобретение индуцированных плюрипотентных стволовых клеток и Криспер-системы – это выдающееся достижение биологической науки, развивающейся в тесном сопряжении с медициной, и существенный прорыв в системе наших знаний, значимость которого становится все более очевидной. Можно не сомневаться, что начавшаяся массированная атака на наследственные заболевания человека в ближайшие годы принесет положительные результаты.

Список использованных источников

1. Pera, M. F. Human pluripotent stem cells: a progress report / M. F. Pera // *Current Opinion in Genetics & Development*. – 2001. – Vol. 11, N 5. – P. 595–599.
2. Embryonic stem (ES) cells and embryonal carcinoma (EC) cells: opposite sides of the same coin / P. M. M. Matin [et al.] // *Biochemical Society Transactions*. – 2005. – Vol. 33, N 6. – P. 1526–1530.
3. Takahashi, K. Induction of pluripotent stem cells from mouse embryonic and adult fibroblast cultures by defined factors / K. Takahashi, S. Yamanaka // *Cell*. – 2006. – Vol. 126, N 4. – P. 663–676.
4. Induced pluripotent stem cells generated without viral integration / M. Stadtfeld [et al.] // *Science*. – 2008. – Vol. 322, N 5903. – P. 945–949.
5. Identification of potential pluripotency determinants for human embryonic stem cells following proteomic analysis of human and mouse fibroblast conditioned media / A. B. J. Prowse [et al.] // *J. Proteome Research*. – 2007. – Vol. 6, N 9. – P. 3796–3807.
6. Developmental-specific activity of the FGF-4 enhancer requires the synergistic action of Sox2 and Oct-3 / H. Yuan [et al.] // *Genes and Development*. – 1995. – Vol. 9, N 21. – P. 2635–2645.
7. A bivalent chromatin structure marks key developmental genes in embryonic stem cells / B. E. Bernstein [et al.] // *Cell*. – 2006. – Vol. 125, N 2. – P. 315–326.
8. Formation of pluripotent stem cells in the mammalian embryo depends on the POU transcription factor Oct4 / J. Nichols [et al.] // *Cell*. – 1998. – Vol. 95, N 3. – P. 379–391.
9. Dang, D. T. The biology of the mammalian Krüppel-like family of transcription factors / D. T. Dang, J. Pevsner, V. W. Yang // *The Intern. J. of Biochemistry and Cell Biology*. – 2000. – Vol. 32, N 11–12. – P. 1103–1121.
10. The c-Myc target gene network / C. V. Dang [et al.] // *Seminars in Cancer Biology*. – 2006. – Vol. 16, N 4. – P. 253–264.
11. Analysis of genomic targets reveals complex functions of MYC / J. H. Patel [et al.] // *Nature Rev. Cancer*. – 2004. – Vol. 4, N 7. – P. 562–568.

12. Widespread microRNA repression by Myc contributes to tumorigenesis / T.-C. Chang [et al.] // *Nature Genetics*. – 2008. – Vol. 40, N 1. – P. 43–50.
13. Generation of induced pluripotent stem cells without Myc from mouse and human fibroblasts / M. Nakagawa [et al.] // *Nature Biotechnology*. – 2008. – Vol. 26, N 1. – P. 101–106.
14. Induced pluripotent stem cell lines derived from human somatic cells / J. Yu [et al.] // *Science*. – 2007. – Vol. 318, N 5858. – P. 1917–1920.
15. Proviral silencing in embryonic stem cells requires the histone methyltransferase ESET / T. Matsui [et al.] // *Nature*. – 2010. – Vol. 464, N 7290. – P. 927–931.
16. A high-efficiency system for the generation and study of human induced pluripotent stem cells / N. Maherali [et al.] // *Cell Stem Cell*. – 2008. – Vol. 3, N 3. – P. 340–345.
17. Deterministic direct reprogramming of somatic cells to pluripotency / Y. Rais [et al.] // *Nature*. – 2013. – Vol. 502, N 7469. – P. 65–70.
18. Kaji, K. Mbd3, a component of the NuRD co-repressor complex, is required for development of pluripotent cells / K. Kaji, J. Nichols, B. Hendrich // *Development*. – 2007. – Vol. 134, N 6. – P. 1123–1132.
19. Multiplex genome engineering using CRISPR/Cas9 systems / L. Cong [et al.] // *Science*. – 2013. – Vol. 339, N 6121. – P. 819–823.
20. Capecchi, M. R. Gene targeting in mice: functional analysis of mammalian genome for the twenty-first century / M. R. Capecchi // *Nature Rev. Genetics*. – 2005. – Vol. 6, N 6. – P. 507–512.
21. Potent a specific genetic interference by double-stranded RNAi *Caenorhabditis elegans* / A. Fire [et al.] // *Nature*. – 1998. – Vol. 391, N 6669. – P. 806–811.
22. Analysis of gene function in somatic mammalian cells using small interfering RNAs / S. M. Elbashir [et al.] // *Methods*. – 2002. – Vol. 26, N 2. – P. 199–213.
23. Analysis of mammalian gene function using small interference RNAs / J. Martinez [et al.] // *Nucleic Acids Symposium Series*. – 2003. – Vol. 3, N 1. – P. 333.
24. Detrimental effects of RNAi: a cautionary note on its use in *Drosophila* ageing / N. Alic [et al.] // *PloS One*. – 2012. – Vol. 7, N 9. – P. e45376.
25. Theoretic applicability of antisense-mediated exon skipping for Duchenne muscular dystrophy / A. Aartsma-Rus [et al.] // *Human Mutation*. – 2009. – Vol. 30, N 3. – P. 293–299.
26. Porteus, M. H. Mammalian gene targeting with designed zinc finger nucleases / M. H. Porteus // *Molecular Therapy*. – 2006. – Vol. 13, N 2. – P. 438–446.
27. A novel TALE nuclease acagffold enable high genome editing activity in combination with low toxicity / C. Mussolino [et al.] // *Nucleic Acids Research*. – 2011. – Vol. 39, N 21. – P. 9283–9293.
28. A programmable dual-RNA-guided DNA endonuclease in adaptive bacterial immunity / M. Jinek [et al.] // *Science*. – 2012. – Vol. 337, N 6096. – P. 816–821.
29. Harnessing the CRISPR/Cas9 system to disrupt latent HIV-1 provirus / H. Ebina [et al.] // *Sci. Rep.* – 2013. – N 3. – Art. nr 2510.
30. Валетдинова, К. Р. Применение системы CRISPR/Cas9 для создания и исследования клеточных моделей наследственных заболеваний человека / К. Р. Валетдинова // *Гены и клетки*. – 2016. – Т. 11, № 2. – С. 10–20.

References

1. Pera M. F. Human pluripotent stem cells: a progress report. *Current opinion in genetics and development*, 2001, vol. 11, no. 5, pp. 559–599. DOI: 10.1016/s0959-437x(00)00238-0
2. Matin M. M., Andrews P. W., Bahrami A. R., Damjanov I., Gokhale P., Draper J. S. Embryonic stem (ES) cells and embryonal carcinoma (EC) cells: opposite sides of the same coin. *Biochemical Society Transactions*, 2005, vol. 33, no. 6, pp. 1526–1530. DOI: 10.1042/bst20051526
3. Takahashi K., Yamanaka S. Induction of pluripotent stem cells from mouse embryonic and adult fibroblast cultures by defined factors. *Cell*, 2006, vol. 126, no. 4, pp. 663–676. DOI: 10.1016/j.cell.2006.07.024
4. Stadtfeld M., Nagaya M., Utikal J., Weir G., Hochedlinger K. Induced pluripotent stem cells generated without viral integration. *Science*, 2008, vol. 322, no. 5903, pp. 945–949. DOI: 10.1126/science.1162494
5. Prowse A. B. J., McQuade L. R., Bryant K. J., Marcal H., Gray P. P. Identification of potential pluripotency determinants for human embryonic stem cells following proteomic analysis of human and mouse fibroblast conditioned media. *Journal of Proteome Research*, 2007, vol. 6, no. 9, pp. 3796–3807. DOI: 10.1021/pr0702262
6. Yuan H., Corbi N., Basilico C., Dailey L. Developmental-specific activity of the FGF-4 enhancer requires the synergistic action of Sox2 and Oct-3. *Genes and Development*, 1995, vol. 9, no. 21, pp. 2635–2645. DOI: 10.1101/gad.9.21.2635
7. Bernstein B. E., Mikkelsen T. S., Xie X., Kamal M., Huebert D. J., Cuff J., Fry B., Meissner A., Wernig M., Plath K., Jaenisch R., Wagschal A., Feil R., Schreiber S. L., Lander E. S. A bivalent chromatin structure marks key developmental genes in embryonic stem cells. *Cell*, 2006, vol. 125, no. 2, pp. 315–326. DOI: 10.1016/j.cell.2006.02.041
8. Nichols J., Zevnik B., Anastassiadis K., Niwa H., Klewe-Nebenius D., Chambers I., Schöler H., Smith A. Formation of pluripotent stem cells in the mammalian embryo depends on the POU transcription factor Oct4. *Cell*, 1998, vol. 95, no. 3, pp. 379–391. DOI: 10.1016/s0092-8674(00)81769-9
9. Dang D. T., Pevsner J., Yang V. W. The biology of the mammalian Krüppel-like family of transcription factors. *The International Journal of Biochemistry and Cell Biology*, 2000, vol. 32, no. 11–12, pp. 1103–1121. DOI: 10.1016/s1357-2725(00)00059-5

10. Dang C. V., O'Donnell K. A., Zeller K. I., Nguyen T., Osthus R. C., Li F. The c-Myc target gene network. *Seminars in Cancer Biology*, 2006, vol. 16, no. 4, pp. 253–264. DOI: 10.1016/j.semcancer.2006.07.014
11. Patel J. H., Loboda A. P., Showe M. K., Showe L. C., McMahon S. B. Analysis of genomic targets reveals complex functions of MYC. *Nature Reviews. Cancer*, 2004, vol. 4, no. 7, pp. 562–568. DOI: 10.1038/nrc1393
12. Chang T.-C., Yu D., Lee Y.-S., Wentzel E. A., Arking D. E., West K. M., Dang C. V., Thomas-Tikhonenko A., Mendell J. T. Widespread microRNA repression by Myc contributes to tumorigenesis. *Nature Genetics*, 2008, vol. 40, no. 1, pp. 43–50. DOI: 10.1038/ng.2007.30
13. Nakagawa M., Koyanagi M., Tanabe K., Takahashi K., Ichisaka T., Aoi T., Okita K., Mochizuki Y., Takizawa N., Yamanaka S. Generation of induced pluripotent stem cells without Myc from mouse and human fibroblasts. *Nature Biotechnology*, 2008, vol. 26, no. 1, pp. 101–106. DOI: 10.1038/nbt1374
14. Yu J., Vodyanik M. A., Smuga-Otto K., Antosiewicz-Bourget J., Frane J. L., Tian S., Nie J., Jonsdottir G. A., Ruotti V., Stewart R., Slukvin I. I., Thomson J. A. Induced pluripotent stem cell lines derived from human somatic cells. *Science*, 2007, vol. 318, no. 5858, pp. 1917–1920. DOI: 10.1126/science.1151526
15. Matsui T., Leung D., Miyashita H., Maksakova I. A., Miyachi H., Kimura H., Tachibana M., Lorincz M. C., Shinkai Y. Proviral silencing in embryonic stem cells requires the histone methyltransferase ESET. *Nature*, 2010, vol. 464, no. 7290, pp. 927–931. DOI: 10.1038/nature08858
16. Maherali N., Ahfeldt T., Rigamonti A., Utikal J., Cowan C., Hochedlinger K. A high-efficiency system for the generation and study of human induced pluripotent stem cells. *Cell Stem Cell*, 2008, vol. 3, no. 3, pp. 340–345. DOI: 10.1016/j.stem.2008.08.003
17. Rais Y., Zviran A., Geula S., Gafni O., Chomsky E., Viukov S., Mansour A. A., Caspi I., Krupalnik V., Zerbib M., Maza I., Mor N., Baran D., Weinberger L., Jaitin D. A., Lara-Astiaso D., Blecher-Gonen R., Shipony Z., Mukamel Z., Hagai T., Gilad S., Amann-Zalcenstein D., Tanay A., Amit I., Novershtern N., Hanna J. H. Deterministic direct reprogramming of somatic cells to pluripotency. *Nature*, 2013, vol. 502, no. 7469, pp. 65–70. DOI: 10.1038/nature12587
18. Kaji K., Nichols J., Hendrich B. Mbd3, a component of the NuRD co-repressor complex, is required for development of pluripotent cells. *Development*, 2007, vol. 134, no. 6, pp. 1123–1132. DOI: 10.1242/dev.02802
19. Cong L., Ran F. A., Cox D., Lin S., Barretto R., Habib N., Hsu P. D., Wu X., Jiang W., Marraffini L. A., Zhang F. Multiplex genome engineering using CRISPR/Cas9 systems. *Science*, 2013, vol. 339, no. 6121, pp. 819–823. DOI: 10.1126/science.1231143
20. Capecchi M. R. Gene targeting in mice: functional analysis of mammalian genome for the twenty-first century. *Nature Reviews Genetics*, 2005, vol. 6, no. 6, pp. 507–512. DOI: 10.1038/nrg1619
21. Fire A., Xu S., Montgomery M. K., Kostas S. A., Driver S. E., Mello C. C. Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans*. *Nature*, 1998, vol. 391, no. 6669, pp. 806–811. DOI: 10.1038/35888
22. Elbashir S. M., Harborth J., Weber K., Tuschl T. Analysis of gene function in somatic mammalian cells using small interfering RNAs. *Methods*, 2002, vol. 26, no. 2, pp. 199–213. DOI: 10.1016/s1046-2023(02)00023-3
23. Martinez J., Patkaniowska A., Elbashir S. M., Harborth J., Hossbach M., Urlaub H., Meyer J., Weber K., Vandenburgh K., Manninga H., Scaringe S. A., Luehrmann R., Tuschl T. Analysis of mammalian gene function using small interference RNAs. *Nucleic Acids Research. Supplement*, 2003, vol. 3, no. 1, p. 333. DOI: 10.1093/nass/3.1.333
24. Alic N., Hoddinott M. P., Foley A., Slack C., Piper M. D., Partridge L. Detrimental effects of RNAi: a cautionary note on its use in *Drosophila* ageing. *PLoS One*, 2012, vol. 7, no. 9, pp. e45376. DOI: 10.1371/journal.pone.0045376
25. Aartsma-Rus A., Fokkema I., Verschuuren J., Ginjaar I., van Deutekom J., van Ommen G. J., den Dunnen J. T. Theoretic applicability of antisense-mediated exon skipping for Duchenne muscular dystrophy. *Human Mutation*, 2009, vol. 30, no. 3, pp. 293–299. DOI: 10.1002/humu.20918
26. Porteus M. H. Mammalian gene targeting with designed zinc finger nucleases. *Molecular Therapy*, 2006, vol. 13, no. 2, pp. 438–446. DOI: 10.1016/j.ymthe.2005.08.003
27. Mussolino C., Morbitzer R., Lütge F., Dannemann N., Lahaye T., Cathomen T. A novel TALE nuclease scaffold enables high genome editing activity in combination with low toxicity. *Nucleic Acids Research*, 2011, vol. 39, no. 21, pp. 9283–9293. DOI: 10.1093/nar/gkr597
28. Jinek M., Chylinski K., Fonfara I., Hauer M., Doudna J. A., Charpentier E. A programmable dual-RNA-guided DNA endonuclease in adaptive bacterial immunity. *Science*, 2012, vol. 337, no. 6096, pp. 816–821. DOI: 10.1126/science.1225829
29. Ebina H., Misawa N., Kanemura Y., Koyanagi Y. Harnessing the CRISPR/Cas9 system to disrupt latent HIV-1 provirus. *Scientific Reports*, 2013, no. 3, art. nr 2510. DOI: 10.1038/srep02510
30. Valetdinova K. R. Application of CRISPR/Cas9 system for developing and studying cellular models of inherited disease. *Geny i kletki* [Genes and Cells], 2016, vol. 11, no. 2, pp. 10–20 (in Russian).

Информация об авторах

Волотовский Игорь Дмитриевич – академик, д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: volotovski@yahoo.com.

Поляшко Анна Григорьевна – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: renovacio888@yandex.ru.

Information about the authors

Igor D. Volotovski – Academician, D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Department. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: volotovski@yahoo.com.

Anna G. Poleshko – Ph. D. (Biol.), Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: renovacio888@yandex.ru.

ВУЧОНЫЯ БЕЛАРУСІ
SCIENTISTS OF BELARUS

ВЛАДИМИР НИКОЛАЕВИЧ РЕШЕТНИКОВ
(К 80-летию со дня рождения)



6 января 2018 г. исполнилось 80 лет со дня рождения Владимира Николаевича Решетникова – академика НАН Беларуси, доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки Республики Беларусь, выдающегося ученого в области биохимии и биотехнологии растений.

В. Н. Решетников родился в д. Холопеничи Глусского района Могилевской области в семье служащих. В 1954 г. окончил Подсвильскую среднюю школу Глубокского района с золотой медалью и поступил в Московскую сельскохозяйственную академию им. К. А. Тимирязева. В 1959 г. после окончания учебы в академии был направлен на работу в Казахстан, где применял свои знания в системе Госсортосети. В 1961 г. В. Н. Решетников возвращается в родные края и поступает на работу в должности младшего научного сотрудника в Белорусский НИИ плодоводства, овощеводства и картофелеводства, где под руководством известного ученого-селекционера академика П. И. Альсмика проводит свои первые научные исследования в области биохимии картофеля. Проявившаяся склонность к исследовательской работе побудила В. Н. Решетникова к поступлению в аспирантуру Института биологии АН БССР (1962 г.). Аспирантскую подготовку В. Н. Решетников проходил под руководством академика АН БССР Александра Степановича Вечера. Кандидатскую диссертацию «Исследование азотсодержащих веществ и соотношение между ними в важнейших сортах картофеля БССР» он успешно защитил в 1966 г. После окончания аспирантуры его дальнейшая деятельность проходила в Институте экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР, где он работал сначала младшим, затем старшим научным сотрудником лаборатории биохимии и молекулярной биологии, с 1977 г. – ученым секретарем, а с 1978 г. – заместителем директора по научной работе. В 1997 г. В. Н. Решетников был избран директором Центрального ботанического сада НАН Беларуси, и последние 20 лет его трудовая деятельность связана с коллективом этого учреждения.

Область научных интересов академика В. Н. Решетникова весьма обширна. Это биохимия и физиология растений, молекулярная биология и биотехнология, экология и охрана окружающей среды. В. Н. Решетников внес важный вклад в изучение строения, биогенеза и функциональной активности субклеточных структур растительной клетки, свойств высокомолекулярных веществ растительного происхождения и роли последних в регуляции биохимических и биосинтетических процессов. Он развил научные положения о структурной организации клеточных ядер и нуклеоидов пластид высших растений, выдвинул теоретические положения о принципах взаимодействия двух автономных генетических систем растительной клетки, локализованных в ядрах и хлоропластах. Результаты его исследований, обобщенные в монографиях «Пластиды и клеточные ядра высших растений» (1982 г.), «Клеточные ядра высших растений: состав, структура, функции» (1992 г.), легли в основу докторской диссертации «Функциональная активность и специфичность пластид высших растений при полиплоидизации клеточного ядра», которую он блестяще защитил в 1986 г. в Институте физиологии растений и генетики АН УССР в г. Киеве.

В. Н. Решетников является инициатором протеомных исследований в Республике Беларусь. В 1963–1965 гг. В. Н. Решетников вместе с сотрудниками лаборатории биохимии и молекулярной биологии Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР начал первые в Беларуси электрофоретические исследования белков растений. На тот момент это были пионерские исследования, которые способствовали раскрытию механизмов функционирования информационных систем растительной клетки. Эти работы не утратили своей актуальности и в настоящее время успешно проводятся под руководством В. Н. Решетникова в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси.

Большая заслуга принадлежит В. Н. Решетникову как одному из основателей отечественной школы по культуре клеток и тканей растений. Начало этим работам положено в Институте экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, впоследствии исследования продолжились в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси, где создана самая крупная в стране коллекция *in vitro* хозяйственно ценных и охраняемых видов растений. Под руководством В. Н. Решетникова установлены особенности морфогенеза и метаболизма клеточных культур растительного происхождения, определены пути целенаправленного их регулирования, имеющие важное значение в познании механизмов органогенеза и биосинтеза вторичных метаболитов. Разработаны многочисленные технологии введения в культуру *in vitro*, технологии клонального микроразмножения и адаптации *ex vitro* культуральных растений, освоение которых в производстве имеет большой экономический эффект.

Весомый вклад внес В. Н. Решетников в изучение запасных и биологически активных веществ растений, определение рациональных путей их практического использования. В настоящее время сотрудники отдела биохимии и биотехнологии растений, возглавляемого В. Н. Решетниковым, работают в области протеомики и эпигенетики растительной клетки, биохимии и физиологии дифференциации и дедифференциации клеток и тканей растений, регуляции метаболизма на повышенный синтез целевого природного продукта.

В последние годы В. Н. Решетников много внимания уделяет изучению биохимических аспектов биологического разнообразия растительного мира. Он возглавил и координирует в стране работы по скринингу и созданию специализированного кадастра растений, животных и грибов, являющихся потенциальным источником сырья для получения фармсубстанций, биопротекторов и нутриентов. Работая в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси, В. Н. Решетников активно занимается интродукцией растений, и в этой области он также достиг существенных результатов. Под его руководством развернута республиканская программа развития промышленного голубиководства, осуществлено много проектов по внедрению интродуцированных растений в озеленение, сельское и лесное хозяйство.

В. Н. Решетникову принадлежит несомненная заслуга в сохранении и развитии отечественной научной школы «Биохимия и биотехнология растений». Он подготовил 1 доктора наук и 22 кандидата наук, активно участвует в образовательном процессе высшей школы.

В. Н. Решетников активен во многих направлениях своей многогранной деятельности. Он инициатор ряда государственных программ, таких как «Реконструкция объектов Центрального ботанического сада НАН Беларуси», «Генофонд», «Фитопрепараты», один из соавторов межгосударственного проекта «Сирень Победы», активное участие в реализации которого по итогам 2015 г. отмечено премией «Звезды Содружества», учрежденной Советом по гуманитарному сотрудничеству государств СНГ и Межгосударственным фондом гуманитарного сотрудничества государств – участников СНГ.

В период с 1997 по 2009 г., находясь на посту директора Центрального ботанического сада НАН Беларуси, В. Н. Решетников много внимания уделял развитию этого уникального учреждения. По его инициативе была построена первая в Беларуси экспозиционная оранжерея, реконструированы многие объекты основной инфраструктуры, что обеспечило надлежащее содержание и сохранение ценного генофонда интродуцированных растений. Именно по инициативе В. Н. Решетникова коллекции живых растений и гербарий интродуцированных растений Центрального ботанического сада НАН Беларуси были признаны на государственном уровне научным объектом, составляющим национальное достояние.

Научный авторитет В. Н. Решетникова необычайно высок. Он автор более 400 научных работ, в том числе 11 монографий, 16 авторских свидетельств и патентов, член ряда научных и научно-технических советов, советов по защите диссертаций, редколлегии журналов. В 1991 г. В. Н. Решетников был избран членом-корреспондентом АН Беларуси, в 1992 г. ему присвоено ученое звание профессора. В 2000 г. он избран академиком НАН Беларуси. В 2008 г. Указом Президента Республики Беларусь В. Н. Решетникову присуждено почетное звание «Заслуженный деятель науки Республики Беларусь» за вклад в развитие фундаментальных и прикладных исследований по физиологии, биохимии и биотехнологии, в этом же году присуждена премия НАН Беларуси за цикл научных публикаций. В. Н. Решетников награжден медалями «За доблестный труд», «За развитие биологической науки и промышленности», медалью в связи с 80-летием НАН Беларуси, почетными грамотами Верховного Совета БССР, Совета Министров Республики Беларусь и другими наградами.

Академик В. Н. Решетников проводит активную и плодотворную международную деятельность. Он инициатор сотрудничества со многими научными организациями России, Украины, Вьетнама, Казахстана, Кубы, Венгрии, Болгарии, Польши и др. По его предложению в 2012 г. был создан Совет ботанических садов России, Беларуси и Казахстана, а затем Совет ботанических садов стран СНГ, сопредседателем которых он неизменно является.

Владимир Николаевич не только талантливый ученый, прекрасный педагог и организатор науки, но и человек высокой культуры, богатого духовного мира, настоящий образец патриотизма и преданности любимому делу, что по праву снискало ему глубокое уважение и высокий авторитет у всех, кто работает рядом с ним и знает его как ученого и общественного деятеля.

Отделение биологических наук и коллектив Центрального ботанического сада сердечно поздравляют Владимира Николаевича Решетникова с юбилеем и желают крепкого здоровья на долгие годы, дальнейших творческих успехов на благо науки.

*А. В. Кильчевский, М. Е. Никифоров, И. О. Бородин, В. В. Титок,
И. К. Володько, Е. В. Спиридович, Л. В. Гончарова*