

ВЕСЦІ НАЦЫЯНАЛЬнай АКАДЭМІІ НАВУК БЕЛАРУСІ

СЕРЫЯ БІЯЛАГІЧНЫХ НАВУК. 2018. Т. 63, № 3

ИЗВЕСТИЯ НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК БЕЛАРУСИ

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК. 2018. Т. 63, № 3

Журнал основан в 1956 г. как «Весці Акадэміі навук БССР. Серыя біялагічных навук»,
с 1992 г. – «Весці Акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук»,
с 1998 г. – современное название

Выходит четыре раза в год

Учредитель – Национальная академия наук Беларуси

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

*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, № 3.

Выходит на русском, белорусском и английском языках

Редактор *В. Г. Колосовская*

Компьютерная верстка *О. Л. Смольской*

Подписано в печать 12.07.2018. Выход в свет 30.07.2018. Формат 60×84¹/₈. Бумага офсетная.

Печать цифровая. Усл. печ. л. 14,88. Уч.-изд. л. 16,4. Тираж 82 экз. Заказ 138.

Цена номера: индивидуальная подписка – 10,66 руб., ведомственная подписка – 25,67 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. 3

The Journal was founded in 1956 under the title
“Proceedings of the Academy of Sciences of BSSR. Biological series”,
since 1992 – “Proceedings of the Academy of Sciences of Belarus. Biological series”,
since 1998 it comes under its actual title

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. Volotovskii (*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
Vasilii 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. 3.

Printed in Russian, Belarusian and English languages

Editor *V. G. Kolosovskaya*
Computer imposition *V. L. Smolskaya*

Sent for press 12.07.2018. Output 30.07.2018. Format 60×84¹/₈. Offset paper.
Digital press. Printed sheets 14,88. Publisher's signatures 16,4. Circulation 82 copies. Order 138.
Number price: individual subscription – 10,66 byn., departmental subscription – 25,67 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

Аверина Н. Г., Козел Н. В., Щербаков Р. А., Радюк М. С., Мананкина Е. Е., Гончарик Р. Г., Шалыго Н. В. Влияние NaCl на продуктивность водоросли <i>Haematococcus pluvialis</i> и содержание в ее клетках фотосинтетических пигментов, активных форм кислорода и астаксантина	263
Мялик А. Н., Парфенов В. И. Синантропизация флоры Припятского Полесья как показатель ее антропогенной трансформации	276
Демянчик В. В., Никифоров М. Е. Изменение синантропного населения наземных позвоночных животных селитебных территорий юго-запада Беларуси за столетний период	286
Сысолятин Е. Н., Анисимова Н. В., Бабак О. Г., Анохина В. С., Романчук И. Ю., Кильчевский А. В. Анализ межсортового полиморфизма люпина желтого (<i>Lupinus luteus</i> L.) с использованием EST-SSR и SRAP-RGA маркеров	298
Пирог Т. П., Шевчук Т. А., Никитюк Л. В., Луцай Д. А., Палийчук О. И. Влияние условий культивирования на антимикробную и антиадгезивную активность поверхностно-активных веществ бактерий родов <i>Acinetobacter</i> , <i>Rhodococcus</i> и <i>Nocardia</i>	307
Усеня В. В. Послепожарное состояние и восстановление лесных фитоценозов на территории Республики Беларусь	316
Фомина Е. А., Малышев С. В., Куликович С. Н., Урбанович О. Ю. Полиморфизм промоторной области гена <i>TaSAP-A1</i> в коллекции сортов и линий озимой пшеницы (<i>Triticum aestivum</i> L.) и его влияние на агрономические признаки	328
Решетников В. Н., Чижик О. В. Липидный состав клеточных ядер каллусов растений разных систематических групп	335
Шапорева В. А., Змушко А. А., Колбанова Е. В. Влияние этиоляции и состава питательной среды на ризогенез растений-регенерантов подвоев яблони в культуре <i>in vitro</i>	339
Рыковский Г. Ф., Шабета М. С., Анискевич Г. И. Комплексный анализ рода <i>Bryum</i> Hedw. в составе бриофлоры Беларуси	350
Бородич Г. С. Опыт интродукции ириса карликового (<i>IRIS pumila</i>) и его сортов в Беларуси	358
Макаренко А. И. Параметры плодовитости чужеродных видов разноногих ракообразных (Crustacea, Amphipoda) из водотоков Беларуси	365

АГЛЯДЫ

Зинченко А. И., Щеколова А. С., Биричевская Л. Л. К вопросу о создании универсальной иммунотерапевтической противораковой вакцины	374
--	-----

ВУЧОНЫЯ БЕЛАРУСІ

Анатолий Георгиевич Лобанок (К 80-летию со дня рождения)	382
--	-----

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

CONTENTS

Averina N. G., Kozel N. V., Sherbakov R. A., Radyuk M. S., Manankina E. E., Goncharik R. G., Shalygo N. V. Effect of NaCl on <i>Hyematococcus pluvialis</i> productivity and content in its cells of photosynthetic pigments, active oxygen forms and astaxantine	263
Mialik A. M., Parfenov V. I. Synantropization flora of Pripyat Polesie as an indicator of its anthropogenic transformation	276
Demianchyk V. V., Nikiforov M. E. Change of the synanthropic complex of land vertebrate animals of the south-west of Belarus for the centenary period	286
Sysoliatin E. N., Anisimova N. V., Babak O. G., Anokhina V. S., Romanchuk I. Yu., Kilchevsky A. V. Estimation of EST-SSR and SRAP-RGA markers for genotyping yellow lupin (<i>Lupinus luteus</i> L.)	298
Pirog T. P., Shevchuk T. A., Nikituk L. V., Lutsai D. A., Paliichuk O. I. Influence of cultivation conditions on antimicrobial and anti-adhesive activity of surfactants of bacteria of <i>Acinetobacter</i> , <i>Rhodococcus</i> and <i>Nocardia</i> genera	307
Usenya V. V. Postfire condition and renewal of forest phytocenoses on the territory of the Republic of Belarus	316
Fomina E. A., Malyshev S. V., Kulinkovich S. N., Urbanovich O. Yu. The promoter region polymorphism of the <i>TASAP-A1</i> gene in the collection of winter wheat (<i>Triticum aestivum</i> L.) varieties and lines and its influence on agronomic traits	328
Reshetnikov V. N., Chizhik O. V. Lipid composition of calluses cell nuclei of plants of different systematic groups	335
Shaporeva V. A., Zmushko A. A., Kolbanova E. V. Effect of etiolation and medium composition on rhizogenesis of apple rootstock microplants in <i>in vitro</i> culture	339
Rykovsky G. F., Shabeta M. S., Aniskevich G. I. Integrated analysis of the genus <i>Bryum</i> Hedw. in the brioflora of Belarus	350
Borodich G. S. Experience of introduction of iris dwarf (<i>Iris pumila</i>) and its varieties in Belarus	358
Makaranka A. I. Parameters of the fecundity of amphipod crustacean alien species (Crustacea, Amphipoda) from watercourses of Belarus	365

REVIEWS

Zinchenko A. I., Shchokolova A. S., Birichevskaya L. L. On the problem of development of the universal immunotherapeutic anticancer vaccine	374
--	-----

SCIENTISTS OF BELARUS

Anatoly Georgievich Lobanok (To the 80th Anniversary)	382
--	-----

ISSN 1029-8940 (Print)
 ISSN 2524-230X (Online)
 УДК 581.1
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-263-275>

Поступила в редакцию 10.05.2018
 Received 10.05.2018

**Н. Г. Аверина, Н. В. Козел, Р. А. Щербаков, М. С. Радюк,
 Е. Е. Мананкина, Р. Г. Гончарик, Н. В. Шалыго**

Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ВЛИЯНИЕ NaCl НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ВОДОРОСЛИ *HAEMATOCOCCUS PLUVIALIS* И СОДЕРЖАНИЕ В ЕЕ КЛЕТКАХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ, АКТИВНЫХ ФОРМ КИСЛОРОДА И АСТАКСАНТИНА

Аннотация. Изучено влияние NaCl (25, 50, 100, 200 и 300 мМ) на продуктивность *Haematococcus pluvialis* (штамм IBCE H-17) по таким показателям, как сухая биомасса, содержание белка, фотосинтетических пигментов, а также астаксантина и активных форм кислорода (АФК). Установлено, что NaCl в низких и средних концентрациях (25, 50 и 100 мМ) в среде культивирования стимулировал накопление сухой биомассы в течение первых 7 сут выращивания в среднем в 1,3 раза по сравнению с контролем (стандартной средой Рудика). Через 12 сут инкубации стимуляция составила в среднем 33 % при использовании 25 и 50 мМ соли. Содержание белка в расчете на сухой вес падало, составляя в среднем 70 % от контроля на 7-е сутки инкубации при использовании 50–300 мМ соли и 55 % на 12-е сутки при концентрации соли 100–300 мМ. При выращивании водоросли в течение 7 сут на растворах, содержащих NaCl, падало и общее содержание фотосинтетических пигментов – хлорофиллов (Хл) *a* и *b*, а также каротиноидов – неоксантина, виолаксантина, лютеина и β-каротина. Хл *b* оказался более устойчивым к засолению по сравнению с Хл *a*. Из всех пигментов наибольшее отрицательное воздействие NaCl оказывал на β-каротин. Стрессовые условия, создаваемые NaCl, приводили к генерации АФК. В частности, через 7 сут культивирования общее содержание АФК в варианте «NaCl-100» в 1,7 раза превышало таковое в контрольной культуре и в 3,0 раза было выше контроля в 12-суточной культуре. Отмечено существенное положительное влияние засоления на содержание астаксантина. Максимальный эффект наблюдали при использовании 100 мМ NaCl. Через 7 сут инкубации содержание астаксантина превышало контрольные показатели в 2,8 раза, а через 12 сут – в 20,5 раза. Количество клеток водоросли через 7 сут инкубации в варианте «NaCl-100» уменьшалось в среднем на 33 %, в то время как диаметр клеток возрастал на 29 %.

Ключевые слова: *Haematococcus pluvialis*, NaCl, сухой вес, количество и размер клеток, белок, фотосинтетические пигменты, реактивные формы кислорода

Для цитирования: Влияние NaCl на продуктивность водоросли *Haematococcus pluvialis* и содержание в ее клетках фотосинтетических пигментов, активных форм кислорода и астаксантина / Н. Г. Аверина [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 263–275. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-263-275>

**N. G. Averina, N. V. Kozel, R. A. Sherbakov, M. S. Radyuk,
 E. E. Manankina, R. G. Goncharik, N. V. Shalygo**

Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

EFFECT OF NaCl ON *HYEMATOCOCCUS PLUVIALIS* PRODUCTIVITY AND CONTENT IN ITS CELLS OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS, ACTIVE OXYGEN FORMS AND ASTAXANTINE

Abstract. The effect of NaCl (25, 50, 100, 200 and 300 mM) on the productivity of the *Haematococcus pluvialis* strain IBCE H-17 on such parameters as dry biomass, content of protein, photosynthetic pigments, as well as astaxanthin and reactive oxygen species (ROS) was studied. It was found that NaCl at low and medium concentrations (25, 50 and 100 mM) in the culture medium stimulated the accumulation of dry biomass during the first 7 days of cultivation on average 1.3 times as compared to the control (Rudik's standard medium). After 12 days of incubation, stimulation averaged 33 % using 25 and 50 mM salt. The protein content on a dry weight basis fell, averaging 70 % of the control on the 7th day of incubation with 50–300 mM salt and 55 % on the 12th day for a salt concentration of 100–300 mM. When the algae was grown for 7 days on solutions containing NaCl, the total content of photosynthetic pigments – chlorophylls (Chl) *a* and *b* as well as the carotenoids neoxanthine, violaxanthin, lutein and β-carotene decreased. Chl *b* was more resistant to salinity than Chl *a*. Of all the pigments, NaCl exerts the greatest negative effect on β-carotene. Stress conditions created by NaCl led to the generation of ROS, in particular, after 7 days of cultivation the total ROS content in the “NaCl-100” variant was 1.7 times higher than that in the control culture and 3.0 times higher than the control in the 12-day culture. A significant positive effect of salinity on the content of astaxanthin was noted. The maximum effect was observed with 100 mM NaCl. After 7 days of incubation, the content of astaxanthin exceeded the control indices by 2.8 times, and after 12 days – by 20.5 times. The number of algae cells after 7 days of incubation in the “NaCl-100” variant decreased on average by 33 %, while the cell diameter increased by 29 %.

Keywords: *Haematococcus pluvialis*, NaCl, dry weight, number and size of cells, protein, photosynthetic pigments, reactive forms of oxygen

For citation: Averina N. G., Kozel N. V., Sherbakov R. A., Radyuk M. S., Manankina E. E., Goncharik R. G., Shalygo N. V. Effect of NaCl on *Haematococcus pluvialis* productivity and content in its cells of photosynthetic pigments, active oxygen forms and astaxanthine. *Vestsi Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 263–275 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-263-275>

Введение. В стрессовых условиях, таких, например, как воздействие постоянного или импульсного света высокой интенсивности либо высоких температур, добавление в культуральную среду NaCl, истощение азота, железа или фосфора в среде выращивания ряда водорослей, индуцируется накопление в клетках *Scenedesmus*, *Chlorella*, а также *Haematococcus pluvialis* (*H. pluvialis*) кетокаротиноида астаксантина [1–9]. Астаксантин – красный пигмент, широко используемый в сельском хозяйстве, пищевой, фармакологической промышленности, а также в косметологии благодаря его чрезвычайно высокой антиоксидантной активности, которая в определенных условиях значительно превышает таковую β -каротина и витамина Е [10, 11]. Наряду с этим астаксантин нашел применение и в медицине как препарат, обладающий нейропротекторными и иммуномодулирующими свойствами [12]. В клетках *H. pluvialis* содержание астаксантина составляет от 2 до 5 % от сухой массы водоросли [13, 14]. Химически синтезированный искусственный астаксантин, представляющий смесь из трех стереоизомеров, отличается от натурального структурно и обладает гораздо меньшей биоактивностью, чем натуральный пигмент [15, 16]. В связи с этим интерес к *H. pluvialis* в последние годы значительно возрос, что связано с его промышленным производством, а также с поиском способов увеличения общей продуктивности и выхода астаксантина. Штамм IBCE H-17 *H. pluvialis* из коллекции водорослей Института биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси не был изучен на предмет индукции накопления астаксантина в условиях избыточного засоления среды.

Цель данной работы – изучение возможности применения NaCl (25, 50, 100, 200 и 300 мМ) при выращивании водоросли *H. pluvialis* (штамм IBCE H-17) с целью повышения выхода астаксантина. Параллельно оценивали продуктивность гематококка по таким показателям, как сухой вес, количество и размер клеток, содержание белка, фотосинтетических пигментов – хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов, а также общее содержание активных форм кислорода (АФК).

Объекты и методы исследования. Объектом исследований служила альгологически чистая культура одноклеточной зеленой жгутиковой водоросли *H. pluvialis*, штамм IBCE H-17, из коллекции водорослей Института биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси [17]. Клетки гематококка эллипсоидные или удлинненно-яйцевидные, с гладкой оболочкой и двумя жгутиками, взятые из альгологической коллекции, стерильно пересевали на чашки Петри с агаризованной питательной средой ВВМ, подращивали на свету в течение 5–7 сут при температуре 23 ± 2 °С, после чего смывали с чашек Петри стерильной средой Рудика и выращивали в накопительном режиме при освещении светом люминесцентных ламп Philips TD-36/765, освещенности 15 мкмоль квантов/м²/с и режиме 14 ч света – 10 ч темноты при температуре в световом периоде 23 ± 2 °С, как описано в работе [16]. Через 4 сут выращивания суспензию гематококка, находящуюся на стадии активного роста, содержащую около 80 % подвижных клеток, использовали в экспериментах. На этой стадии в суспензию водорослей с оптической плотностью 0,3–0,4 при 560 нм добавляли NaCl таким образом, чтобы конечная концентрация соли в суспензии составляла 0 (контроль), 25, 50, 100, 200 и 300 мМ. В этих условиях водоросль культивировали в течение 12 сут, периодически подвергая ее анализу.

Количество клеток в культуре водоросли оценивали при помощи камеры Горяева и построения калибровочной кривой, как это описано в работе [18]. Диаметр клеток гематококка определяли с помощью микроскопа Nikon Eclipse TS100 с камерой Nikon DS-Fi2, используя программное обеспечение NIS-Elements Advanced Solutions v. 4.40 (Nikon, Япония). При этом проводили предварительную калибровку.

Продуктивность *H. pluvialis* определяли по изменению сухой биомассы, которую оценивали по поглощению и светорассеянию суспензий водоросли в красной и инфракрасной областях

спектра при 680 и 750 нм на спектрофотометре Solar PB-2201 (Беларусь). Поглощение при 680 нм соответствует максимуму поглощения Хл, а поглощение при 750 нм определяется в основном светорассеянием на клетках гематококка. Для количественного расчета сухой биомассы *H. pluvialis* использовали формулу, описанную Tomohisa Katsuda с соавт. в работе [8].

Для определения качественного и количественного состава фотосинтетических пигментов в клетках водоросли использовали метод высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Содержание хлорофиллов (Хл) и каротиноидов в образцах оценивали с помощью хроматографа высокого давления Shimadzu Prominence LC 20 (Япония) с хроматографической колонкой Nucleodur C18 Gravity (тип C18, размер частиц 3 мкм, длина 15 см) фирмы Macherey-Nagel (Германия). Экстракцию, разделение и идентификацию пигментов осуществляли, как описано в работе [18]. Содержание Хл *a*, *b* и каротиноидов определяли в мкг/г сухой массы либо на 1 л суспензии.

Для определения белка использовали промытую и осажденную путем центрифугирования сырую биомассу *H. pluvialis* (20–100 мг). Экстракцию белка осуществляли, как описано в работе [18], а его содержание (в мкг/г сухого веса) оценивали, используя метод Бредфорда [19].

Для определения содержания АФК промытую и осажденную путем центрифугирования (центрифуга Sigma 1-15K) сырую биомассу *H. pluvialis* (100 мг) растирали в жидком азоте и экстрагировали 1 мл 10 мМ трис-НСl, рН 7,2, затем центрифугировали 20 мин при 12 000 г на холоду. К 100 мкл супернатанта добавляли 900 мкл 10 мМ трис-НСl, рН 7,2, и 10 мкл 1 мМ раствора диацетата дихлорфлуоресцеина в диметилсульфоксиде. Пробы инкубировали в темноте в течение 10 мин, после чего регистрировали интенсивность флуоресценции при 524 нм и возбуждающем свете при 496 нм на спектрофлуориметре Solar PB-2201. По калибровочной кривой определяли содержание АФК в образцах, как описано в работе [20].

Количество астаксантина в клетках гематококка определяли методом ВЭЖХ с помощью хроматографа высокого давления Shimadzu Prominence LC 20. Для этого клетки гематококка осаждали на центрифуге при 12 000 г 10 мин. Осадок ресуспендировали в 4 Н НСl, нагревали суспензию при 70 °С в течение 5 мин, после чего ее центрифугировали при той же скорости и дважды промывали осадок 2 мл дистиллированной воды. После каждой промывки суспензию центрифугировали при 12 000 г в течение 10 мин. Промытый осадок ресуспендировали в 0,5 мл метанола, экстрагировали пигменты при встряхивании 30 мин на шейкере и центрифугировали при 12 000 г в течение 10 мин. Процедуру экстрагирования пигментов в 0,5 мл метанола повторяли еще раз. К 1,0 мл суммарного экстракта добавляли 20 мкл 1 М КОН и оставляли в темноте на 6 ч при комнатной температуре. Полученный экстракт использовали для хроматографии. Перед хроматографией супернатант еще раз центрифугировали в течение 10 мин при 12 000 г. Далее в вials для хроматографии вносили по 0,5 мл супернатанта и помещали их в камеру хроматографа. Объем инъекции – 20 мкл. Для разделения пигментов в колонке использовали растворы А (90 %-ный ацетонитрил, 9,9 %-ная дистиллированная вода и 0,1 %-ный триэтиламин) и В (100 %-ный этилацетат) с потоком 0,5 мл/мин. Пигменты регистрировали детектором с диодной матрицей по спектрам поглощения в диапазоне от 200 до 800 нм. Для визуализации профиля хроматограммы выделяли спектр поглощения при 475 нм. Площади пиков хроматограммы использовали для количественного определения пигментов [21].

В ходе обработки экспериментальных данных вычисляли среднее, стандартное отклонение среднего, достоверность различий между вариантами определяли с учетом коэффициента Стьюдента для принятого уровня значимости ($p = 0,05$) и данного числа степеней свободы. Представлены данные 6 опытов в двукратной биологической повторности. Для статистической обработки экспериментальных данных использовали пакеты программ Excel 2016, SigmaPlot 12.0 и статистические методы, принятые в области биологических исследований [22].

Результаты и их обсуждение. Засоление среды выращивания низкими и средними концентрациями NaCl (25, 50 и 100 мМ) стимулировало накопление сухой биомассы в течение первых 7 сут выращивания в среднем в 1,3 раза по сравнению с контролем (рис. 1). Через 12 сут инкубации стимуляция составила в среднем 33 % при использовании 25 и 50 мМ соли. На рис. 2 представлены результаты индивидуального опыта, согласно которым при использовании 25, 50 и 100 мМ NaCl сухой вес клеток возрос в среднем в 1,8 раза по сравнению с контрольной культурой,

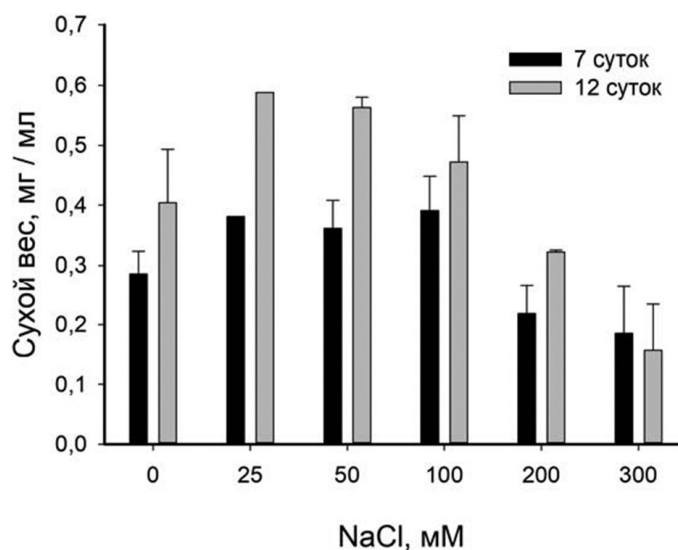


Рис. 1. Изменение сухого веса клеток водоросли *H. pluvialis* контрольной и опытных (NaCl 25, 50, 100, 200 и 300 mM) культур, выращиваемых в течение 7 и 12 сут на среде Рудика

Fig. 1. The change in the dry weight of *H. pluvialis* algae cells in the control and experimental (NaCl 25, 50, 100, 200 and 300 mM) cultures grown for 7 and 12 days on Rudik's medium

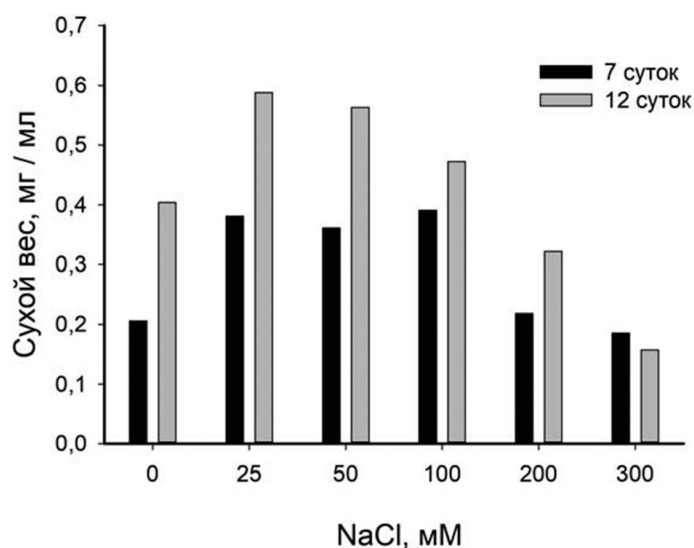


Рис. 2. Изменение сухого веса клеток водоросли *H. pluvialis* контрольной и опытных (NaCl 25, 50, 100, 200 и 300 mM) культур, выращиваемых в течение 7 и 12 сут на среде Рудика (результаты индивидуального опыта)

Fig. 2. Change in the dry weight of *H. pluvialis* algae cells in control and experimental (NaCl 25, 50, 100, 200 and 300 mM) cultures grown for 7 and 12 days on Rudik's medium (the results of individual experience are presented)

выращиваемой в течение 7 сут на среде Рудика без добавления соли. Через 12 сут выращивания положительный эффект действия соли составил 34 %. На рис. 1, 2 также показано, что возрастание концентрации соли до 200 и 300 mM приводило к резкому снижению сухой биомассы водоросли. Так, через 7 сут культивирования при использовании 300 mM NaCl сухой вес культуры клеток оставался практически на уровне контрольных значений (рис. 1, 2). Через 12 сут выращивания величина сухого веса в этом варианте составила в среднем 53 % от контроля.

При выращивании водоросли в течение 7 сут на растворах, содержащих NaCl, падало и общее содержание фотосинтетических пигментов – Хл *a* и *b*, а также каротиноидов (рис. 3, 4). Ингибирование наблюдали уже при использовании 25 mM соли, и в случае Хл оно практически мало зависело от концентрации NaCl. Так, для Хл *b* при использовании 25, 50, 100, 200 и 300 mM соли содержание пигмента составило 69, 62, 77, 66 и 63 % от контроля, для Хл *a* наблюдалась

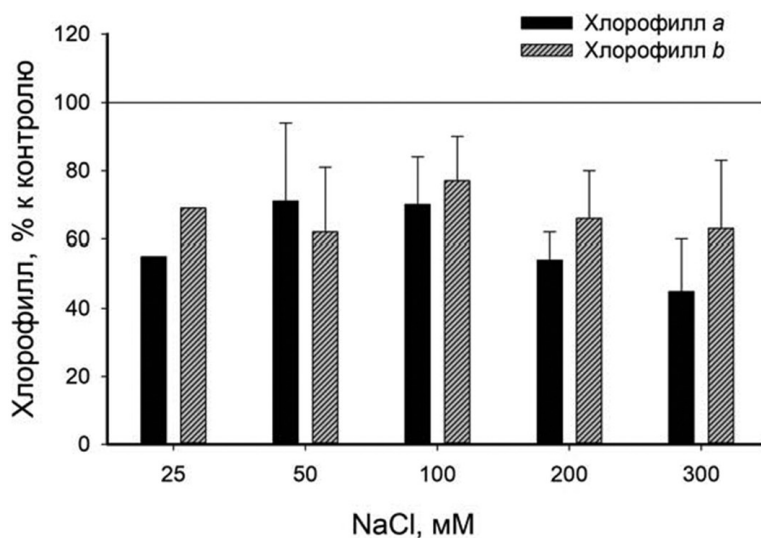


Рис. 3. Влияние NaCl на содержание Хл в клетках водоросли *H. pluvialis* контрольной и опытных (NaCl 25, 50, 100, 200 и 300 mM) культур, выращиваемых в течение 7 сут на среде Рудика
 Fig. 3. The effect of NaCl on the content of Chl in the cells of *H. pluvialis* algae of control and experimental (NaCl 25, 50, 100, 200 and 300 mM) cultures grown for 7 days on Rudik's medium

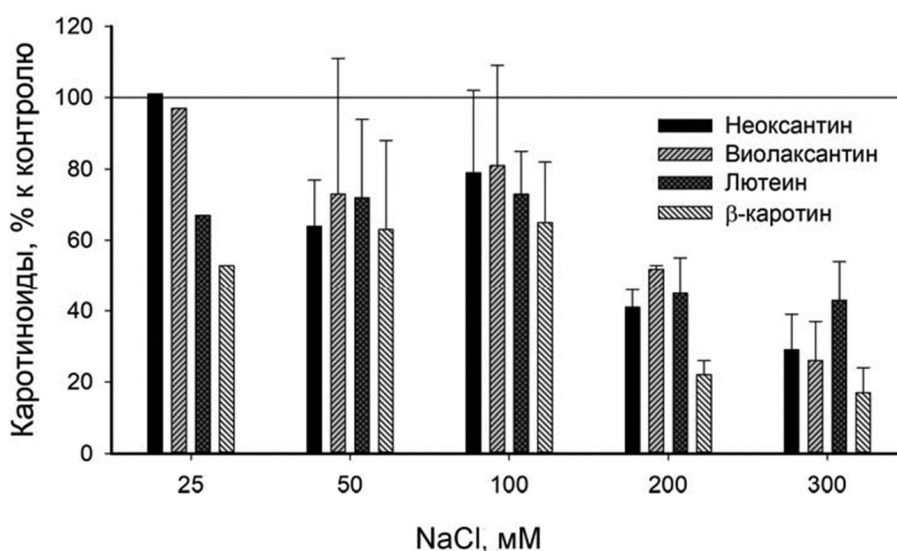


Рис. 4. Влияние NaCl на содержание каротиноидов в клетках водоросли *H. pluvialis* контрольной и опытных (NaCl 25, 50, 100, 200 и 300 mM) культур, выращиваемых в течение 7 сут на среде Рудика.
 Линией отмечено содержание пигментов в контрольной культуре, принятое за 100 %
 Fig. 4. Effect of NaCl on the content of carotenoids in *H. pluvialis* algae cells of control and experimental (NaCl 25, 50, 100, 200 and 300 mM) cultures grown for 7 days on Rudik's medium.
 The line corresponds to the pigment content in the control culture taken as 100 %

такая же тенденция. Следует отметить, что Хл *b* оказался более устойчивым к засолению по сравнению с Хл *a* (см. рис. 3). В контрольной культуре перед началом обработки NaCl были идентифицированы первичные каротиноиды – ксантофиллы: неоксантин (240 ± 70 мкг/л суспензии), виолаксантин (140 ± 43 мкг/л суспензии), лютеин (1345 ± 302 мкг/л суспензии), а также β-каротин (550 ± 119 мкг/л суспензии) с преобладанием двух последних каротиноидов. Максимальное ингибирующее действие на образование каротиноидов оказывало добавление 200 и 300 mM соли. Из всех каротиноидов наибольшее отрицательное воздействие засоление оказывало на β-каротин (рис. 4), содержание которого при использовании 200 и 300 mM соли через 7 сут культивирования составляло лишь 22 ± 4 и 17 ± 7 % соответственно от исходного контроля.

При использовании 25 мМ соли содержание белка в клетках водоросли, выращиваемой в течение 7 сут, составляло 0,538 мг/мг сухого веса и практически не отличалось от контроля (0,516 мг/мг сухого веса). Дальнейшее повышение концентрации NaCl до 50, 100, 200 и 300 мМ снижало содержание белка в среднем на 30 % независимо от используемой концентрации соли – 0,375; 0,316; 0,409; 0,356 мг/мг сухого веса соответственно (в среднем $0,364 \pm 0,019$ мг/мг сухого веса). Через 12 сут инкубации содержание белка снижалось как в контроле ($0,127 \pm 0,005$ мг/мг сухого веса), так и в опытных вариантах. При использовании 25 и 50 мМ соли содержание белка в клетках водоросли составило в среднем 84 % от контроля, а при добавлении 100, 200 и 300 мМ NaCl – в среднем 55 %.

Оценка содержания в клетках гематококка астаксантина, относящегося к вторичным каротиноидам, показала, что его накопление стимулировалось при всех изученных концентрациях соли в среде выращивания (рис. 5). Через 7 сут выращивания максимальное содержание астаксантина наблюдалось в варианте «NaCl-100» – 2,8 относительных единиц по сравнению с контролем, принятым за 1. Через 12 сут инкубации стимуляция в этом варианте достигла величины 20,5 единиц по сравнению с исходным контролем. В одном из опытов при использовании 100 мМ соли содержание астаксантина в 7- и 12-суточной культурах клеток составило 3,0 и 30,0 единиц соответственно по отношению к контролю, принятому в 7-суточной культуре за 1. Содержание астаксантина в вариантах «NaCl-200» и «NaCl-300» всегда было ниже, чем в варианте «NaCl-100», но значительно выше, чем в контроле (рис. 5).

Поскольку клетки гематококка начинали накапливать астаксантин в условиях стресса, проведена оценка общего содержания АФК в варианте с использованием 100 мМ соли (рис. 6). После 7 сут выращивания содержание АФК в варианте с добавлением соли в 1,7 раза превышало такое в контрольной культуре (рис. 6) и в 3,0 раза было выше контроля в 12-суточной культуре.

Далее было изучено влияние 100 мМ NaCl на содержание клеток *H. pluvialis* и их диаметр в разные периоды культивирования водоросли. Количественная оценка содержания клеток гематококка контрольных и опытных вариантов приведена в таблице. Оценка содержания клеток в 7-суточной контрольной культуре и выращиваемой на среде с добавлением 100 мМ NaCl показала значительное уменьшение (на 33 %) количества клеток в вариантах с избыточным засолением (см. таблицу). При этом размеры клеток в вариантах с использованием NaCl существенно возрастали, составляя в среднем 129 % от контроля (см. таблицу, рис. 7).

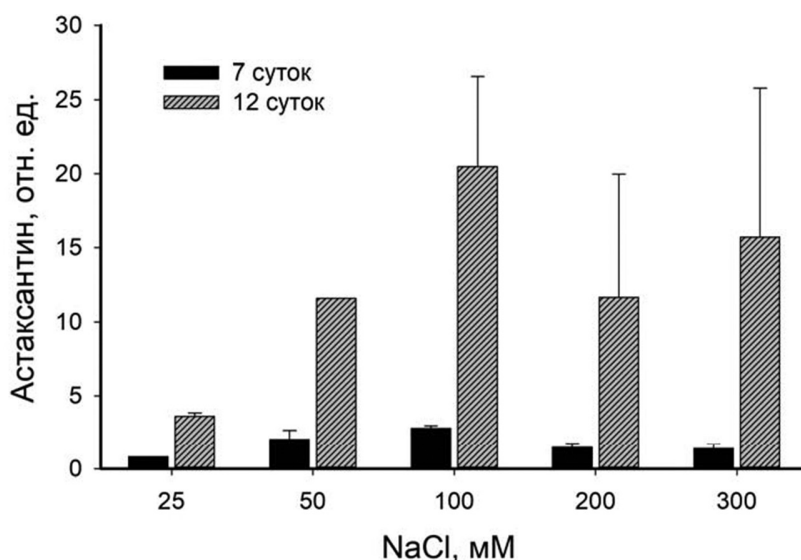


Рис. 5. Влияние NaCl на содержание астаксантина в клетках водоросли *H. pluvialis* опытных (NaCl 25, 50, 100, 200 и 300 мМ) культур, выращиваемых в течение 7 сут на среде Рудика

Fig. 5. The effect of NaCl on the content of astaxanthin in the cells of *H. pluvialis* algae of experimental (NaCl 25, 50, 100, 200 and 300 mM) cultures grown for 7 days on Rudik's medium

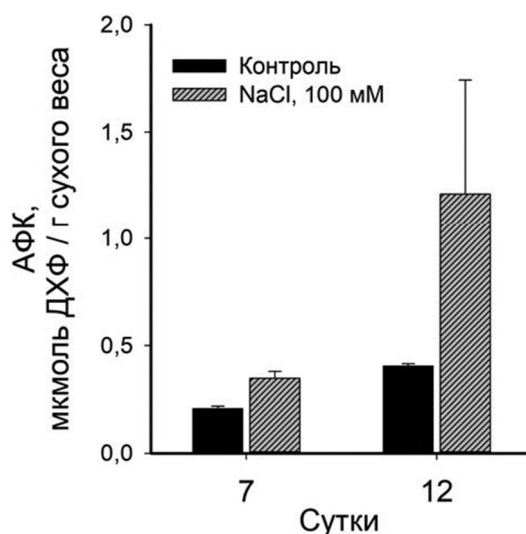


Рис. 6. Содержание АФК в клетках водоросли *H. pluvialis* контрольной и опытной (NaCl 100 мМ) культур, выращиваемых в течение 7 и 12 сут на среде Рудика

Fig. 6. The content of ROS in the cells of *H. pluvialis* algae by control and experimental (NaCl 100 mM) cultures grown for 7 and 12 days on Rudik's medium

Влияние NaCl (100 мМ) на диаметр и количество клеток водоросли *H. pluvialis*, выращиваемой в течение 7–25 сут, в 1 мл суспензии

The effect of NaCl (100 mM) on the diameter and number of *H. pluvialis* algae cells grown for 7 to 25 days per 1 ml of the suspension

Время инкубации	Вариант опыта	К-во клеток, тыс. кл/мл	Диаметр клеток	
			мкм	%
7 сут	Контроль	89	15,00	100
	NaCl 100 мМ	56	19,00	127
опыт 1	Контроль	115	14,27	100
	NaCl 100 мМ	106	22,10	155
опыт 2	Контроль	109	18,34	100
	NaCl 100 мМ	49	19,19	105
опыт 3	Контроль	114*	22,57	100
	NaCl 100 мМ	62*	33,49	148
25 сут	Контроль	157	17,86	100
	NaCl 100 мМ	146	21,05	118
12 сут	Контроль	157	17,86	100
	NaCl 100 мМ	146	21,05	118
опыт 4	Контроль	157	17,86	100
	NaCl 100 мМ	146	21,05	118

Примечание. * – количество клеток на 12-е сутки.

Таким образом, в стрессовых условиях, создаваемых избыточным содержанием в среде культивирования NaCl, клетки гематококка начинали накапливать астаксантин (см. рис. 5) для защиты от возросшего уровня внутриклеточного окислительного стресса, что выражалось в значительном увеличении по сравнению с контролем общего содержания АФК (рис. 6). Максимальное количество астаксантина накапливалось при использовании 100 мМ соли, что согласуется с результатами работы, в которой использовали штамм гематококка Flotow 34/7 [23]. Вместе с тем при такой концентрации соли и используемой освещенности наблюдали гибель в среднем 30 % клеток в течение 7–12 сут (см. таблицу). В стрессовых условиях накопления астаксантина гибель клеток гематококка отмечена в ряде работ, в которых использовали такие стрессоры, как свет высокой интенсивности [4, 24], NaCl и KCl [1, 5, 23, 24], дефицит азота, фосфора, железа, серы [1, 4, 9, 23, 24]. Например, около 50 % клеток гематококка погибли при использовании 103 мМ [23] и 138 мМ NaCl [1].

Выявленное нами увеличение размера клеток, накапливающих астаксантин (см. таблицу, рис. 7), по-видимому, связано с отмеченным рядом авторов замедлением или даже с прекращением в таких условиях клеточного деления, а следовательно, и с более продолжительным периодом

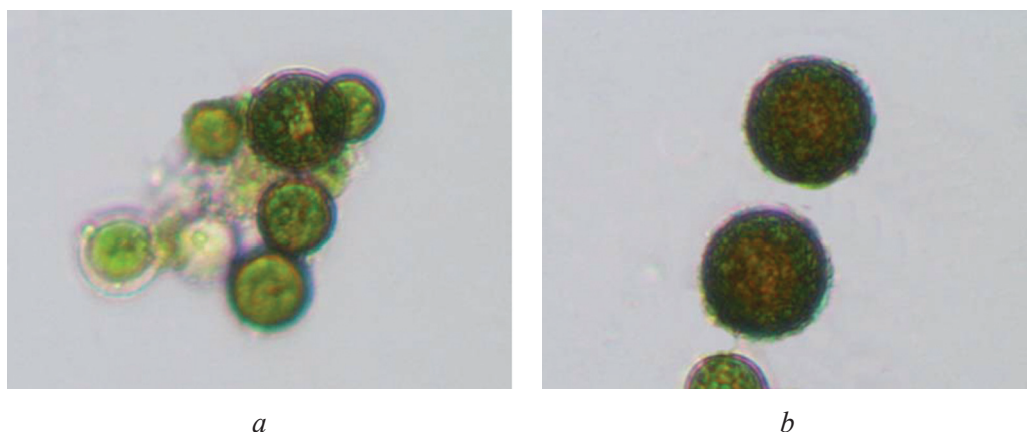


Рис. 7. Клетки водоросли *H. pluvialis* контрольной (а) и опытной (b, NaCl 100 мМ) культур, выращиваемых в течение 7 сут на среде Рудика

Fig. 7. Cells of *H. pluvialis* algae control (a) and experimental (b, NaCl 100 mM) cultures grown for 7 days on Rudik's mediu

клеточного роста [4, 24]. Увеличение размера клеток даже при снижении их количества (вариант «NaCl-100») могло быть причиной повышения продуктивности водоросли по сравнению с контролем по такому показателю, как сухой вес вещества (см. рис. 1, 2). В работе [25] также отмечено повышение биомассы гематококка на 7-е и 9-е сутки выращивания водоросли на среде с низким содержанием NaCl (17,1 мМ). Положительное влияние низких концентраций соли на целый ряд морфометрических показателей растений (например, таких, как прорастание семян, масса проростков, длина корешков и надземной части проростков ячменя и гречихи), установленное в ряде работ [26, 27], может быть связано с действием NaCl как питательного компонента. С другой стороны, выявленное нами положительное влияние NaCl на такие биохимические показатели, как синтез 5-аминолевулиновой кислоты и возрастание содержания гема в растениях ячменя и огурца [28–30], может указывать на стимуляцию дыхательного процесса с целью генерации дополнительной энергии для поддержания ростовых процессов в стрессовых условиях, создаваемых засолением.

Использование NaCl для накопления астаксантина описано в целом ряде работ и предпринято в основном с целью разработки биотехнологий его производства [1, 5–7, 24]. Однако механизмы действия соли на метаболизм астаксантина почти не изучены [26, 31]. Ранее на высших растениях нами показано, что избыточное засоление, создаваемое NaCl, ингибирует экспрессию гена нитратредуктазы, снижает содержание и активность фермента, подавляя тем самым ассимиляцию неорганического азота и его превращение в органическую форму [32–34]. В единственной работе Dong с соавт. [35, на китайском языке], проведенной на гематококке, отмечено падение активности нитратредуктазы при выращивании водоросли в условиях высокой засоленности среды. Авторы предположили, что одним из механизмов индукции накопления астаксантина под действием NaCl является ингибирование поступления в клетки водоросли неорганического азота, его внутриклеточный дефицит и индукция накопления астаксантина, как это наблюдается в экспериментах с дефицитом азота в среде выращивания гематококка [9, 35]. Использование нами классических приемов и метода оценки активности нитратредуктазы [32–34] в клетках гематококка, к сожалению, показало чрезвычайно низкую активность фермента как в контрольных, так и в «солевых» препаратах, что не позволило количественно оценить активность белка. Вместе с тем падение активности нитратредуктазы в условиях засоления среды, отмеченное в работе [32], могло бы объяснить и наблюдаемое нами падение содержания хлорофилла и белка при всех используемых концентрациях соли (см. рис. 3), поскольку первым органическим соединением, ассимилировавшим неорганический азот нитратредуктазой, является глутаминовая кислота – предшественник хлорофилла в биосинтезе [36]. Глутаминовая кислота является также ключевой аминокислотой, участвующей в биологической азотфиксации и синтезе белков. Этот вывод поддерживают и результаты работы [37], согласно которым при выращивании гематококка в течение 15 сут в условиях дефицита азота наблюдалось активное накопление астаксантина

и 50 %-ное падение содержания хлорофилла по сравнению с его исходным количеством. В то же время накопление астаксантина в среде, дефицитной по фосфору, в этих же условиях не приводило к изменению содержания хлорофилла в гематококке, что указывает на специфическое действие дефицита внутриклеточного азота на систему синтеза хлорофилла. Вызванное действием NaCl падение содержания хлорофилла по мере накопления астаксантина в клетках водоросли *H. Pluvialis* (штаммы Steptoe и SAG 19-A) наблюдали также в работах [1, 25].

Заклучение. Изучение молекулярно-генетических механизмов действия NaCl на систему синтеза астаксантина показало стимуляцию под действием соли экспрессии генов как начальных ферментов системы синтеза каротиноидов – фитоинсинтазы и фитоиндесатуразы, а также генов, продукты которых непосредственно участвуют в синтезе астаксантина – β -каротинкетотазы и β -каротингидролазы, что сопровождалось активным накоплением астаксантина [25, 38]. Отмеченная в ряде работ индукция каротиногенеза под действием соли практически полностью обеспечивалась накоплением вторичных каротиноидов, а именно астаксантина и его производных [9, 39]. В период накопления астаксантина в присутствии NaCl нами установлено падение содержания участвующих в фотосинтезе первичных каротиноидов – неоксантина, лютеина, виолаксантина и β -каротина. По-видимому, в условиях стресса, вызванного засолением, активность биосинтетической ветви, ведущей к образованию неоксантина и виолаксантина из β -каротина, подавляется, в то время как вторая ветвь, ведущая к синтезу из β -каротина вторичных кетокаротиноидов – адониксантина, астаксантина и его производным, активируется. Наиболее низкое содержание β -каротина по сравнению с другими каротиноидами может свидетельствовать о его активном потреблении во второй биосинтетической ветви, что подтверждается повышенной экспрессией генов β -каротинкетотазы и β -каротингидролазы при избытке NaCl [25, 38]. Сведения об активности ферментов, участвующих в образовании первичных каротиноидов, в частности эпоксидазы (Zer 1), в условиях действия NaCl отсутствуют.

Несомненно, что использование биохимических и молекулярно-генетических подходов является наиболее перспективным и может лечь в основу генно-инженерных преобразований *H. pluvialis* с целью усиления синтеза астаксантина. Наши дальнейшие исследования будут посвящены поиску новых индукторов каротиногенеза в клетках *H. pluvialis*, а также активно развиваемому в настоящее время направлению, в основу которого положено использование сочетанного действия нескольких стрессовых факторов, значительно усиливающих выход астаксантина [1, 2, 5, 6, 35].

Список использованных источников

1. Optimization of biomass, total carotenoids and astaxanthin production in *Haematococcus pluvialis* Flotow strain Steptoe (Nevada, USA) under laboratory conditions / A. Cifuentes [et al.] // Biol. Res. – 2003. – Vol. 36, N 3–4. – P. 343–357. <https://doi.org/10.4067/s0716-97602003000300006>
2. Aburai, N. Effect of light level and salinity on the composition and accumulation of free and ester-type carotenoids in the aerial microalga *Scenedesmus* sp. (Chlorophyceae) / N. Aburai, D. Sumida, K. Abe // Algal Res. – 2015. – Vol. 8. – P. 30–36. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2015.01.005>
3. High-light and sodium chloride stress differentially regulate the biosynthesis of astaxanthin in *Chlorella zofingiensis* (Chlorophyceae) / Y. Li [et al.] // J. of Phycology. – 2009. – Vol. 45, N 3. – P. 635–641. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00689.x>
4. He, P. Astaxanthin accumulation in the green alga *Haematococcus pluvialis*: effects of cultivation parameters / P. He, J. Duncan, J. Barber // J. of Integrative Plant Biology. – 2007. – Vol. 49, N 4. – P. 447–451. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2007.00468.x>
5. Study on the effect of salt concentration on growth and astaxanthin accumulation of microalga *Haematococcus pluvialis* as the initial basis for two phase culture of astaxanthin production / L.T. Tam [et al.] // TAP CHI SINH HOK. – 2012. – Vol. 34, N 2. – P. 213–223. <https://doi.org/10.15625/0866-7160/v34n2.964>
6. Kobayashi, M. Light-independent, astaxanthin production by the green microalga *Haematococcus pluvialis* under salt stress / M. Kobayashi, Y. Kurimura, Y. Tsuji // Biotechnol. Lett. – 1997. – Vol. 19, N 6. – P. 507–509. <https://doi.org/10.1023/A:1018372900649>
7. Astaxanthin production from the green alga *Haematococcus pluvialis* with different stress conditions / B. Cordero [et al.] // Biotechnol. Lett. – 1996. – Vol. 18, N 2. – P. 213–218. <https://doi.org/10.1007/BF00128682>
8. Effect of flashing light emitting diodes on cell growth and astaxanthin production of *Haematococcus pluvialis* / T. Katsuda [et al.] // J. Bioscience Bioengineering. – 2006. – Vol. 102, N 5. – P. 442–446. <https://doi.org/10.1263/jbb.102.442>
9. Changes in pigment profile in the green alga *Haematococcus pluvialis* exposed to environmental stresses / S. Boussiba [et al.] // Biotechnol. Lett. – 1999. – Vol. 21, N 7. – P. 601–604. <https://doi.org/10.1023/A:1005507514694>

10. Shimidzu, N. Carotenoids as singlet oxygen quenchers in marine organisms / N. Shimidzu, M. Goto, W. Miki // Fisheries Science. – 1996. – Vol. 62, N 1. – P. 134–137. <https://doi.org/10.2331/fishsci.62.134>
11. Astaxanthin, a carotenoid with potential in human health and nutrition / G. Hussein [et al.] // J. of Natural Products. – 2006. – Vol. 69, N 3. – P. 443–449. <https://doi.org/10.1021/np050354+>
12. Guerin, M. Haematococcus astaxanthin: applications for human health and nutrition / M. Guerin, M. E. Huntley, M. Olaizola // Trends Biotechnol. – 2003. – Vol. 21, N 5. – P. 210–216. [https://doi.org/10.1016/s0167-7799\(03\)00078-7](https://doi.org/10.1016/s0167-7799(03)00078-7)
13. Johnson, E. A. Microbial carotenoids / E. A. Johnson, W. A. Schroeder // Downstream Processing Biosurfactants Carotenoids / ed. A. Flechter. – Berlin, 1995. – P. 119–178.
14. Krishna, K. B. Secondary carotenoid production in green algae / K. B. Krishna, P. Mohanty // J. Sci. Ind. Res. – 1998. – Vol. 57, N 2. – P. 51–63.
15. Higuera-Ciajara, I. Astaxanthin: a review of its chemistry and applications / I. Higuera-Ciajara, L. Félix-Valenzuela, F. Goycoolea // Critical Rev. in Food Science and Nutrition. – 2006. – Vol. 46, N 2. – P. 185–196. <https://doi.org/10.1080/10408690590957188>
16. Yuan, J.-P. Identification of astaxanthin isomers in *Haematococcus lacustris* by HPLC-photodiode array detection / J.-P. Yuan, F. Chen // Biotechnol. Tech. – 1997. – Vol. 11, N 7. – P. 455–459. <https://doi.org/10.1023/A:1018441411746>
17. Каталог генетического фонда хозяйственно полезных видов водорослей / сост. : С. С. Мельников [и др.]. – Минск : Беларусь. наука, 2011. – 101 с.
18. Влияние 5-аминолевулиновой кислоты на продуктивность и пигментный состав водоросли *Haematococcus pluvialis* / Н. Г. Аверина [и др.]. // Вес. Нац. акад. Беларусі. Сер. біял. навук. – 2017. – № 4. – С. 21–32.
19. Bradford, M. A. Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding / M. A. Bradford // Anal. Biochem. – 1976. – Vol. 72, N 1–2. – P. 248–254. <https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>
20. Jambunathan, N. Determination and detection of reactive oxygen species (ROS), lipid peroxidation, and electrolyte leakage in plants / N. Jambunathan // Plant stress tolerance. Methods and protocols / ed. R. Sunkar. – London, 2010. – P. 291–297.
21. Yuan, J.-P. Hydrolysis kinetics of astaxanthin esters and stability of astaxanthin of *Haematococcus pluvialis* during saponification / J.-P. Yuan, F. Chen // J. Agric. Food. Chem. – 1999. – Vol. 47, N 1. – P. 31–35. <https://doi.org/10.1021/jf980465x>
22. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – 3-е изд., испр. – Минск : Вышэйш. шк., 1973. – 320 с.
23. Harker, M. Factors responsible for astaxanthin formation in the chlorophyte *Haematococcus pluvialis* / M. Harker, A. J. Tsavalos, A. J. Young // Bioresource Technology. – 1996. – Vol. 55, N 3. – P. 207–214. [https://doi.org/10.1016/0960-8524\(95\)00002-x](https://doi.org/10.1016/0960-8524(95)00002-x)
24. Boussiba, S. Astaxanthin accumulation in the green alga *Haematococcus pluvialis* / S. Boussiba, A. Vonshak // Plant and Cell Physiology. – 1991. – Vol. 32, N 7. – P. 1077–1082. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078171>
25. Regulation of carotenoid biosynthetic genes expression and carotenoid accumulation in the green algae *Haematococcus pluvialis* under nutrient stress conditions / R. Vidhyavathi [et al.] // J. Exp. Bot. – 2008. – Vol. 59, N 6. – P. 1409–1418. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern048>
26. Гордеева, И. В. Влияние низких концентраций раствора NaCl на прорастание семян *Hordeum vulgare* L. / И. В. Гордеева // Междунар. науч.-исслед. журн. – 2016. – Вып. 12 (54), ч. 1. – С. 14–17.
27. Гордеева, И. В. Влияние низких концентраций хлорида натрия на всхожесть семян и развитие проростков гликофитных растений (на примере *Fagopyrum esculentum*) / И. В. Гордеева // Сахаровские чтения 2017 года: экологические проблемы XXI века : материалы 17-й Междунар. науч. конф., 18–19 мая 2017 г., г. Минск : в 2 ч. / ред. : С. А. Маскевич (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 2017. – Ч. 2. – С. 22–24.
28. Аверина, Н. Г. Механизмы формирования устойчивости растений ячменя к солевому стрессу под действием 5-аминолевулиновой кислоты / Н. Г. Аверина [и др.] // Физиология растений. – 2010. – Т. 57, № 6. – С. 849–856.
29. Влияние солевого стресса на систему биосинтеза гема в альбино-ткани растений ячменя (*Hordeum vulgare*), обработанных стрептомицином / Н. Г. Аверина [и др.] // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2011. – № 1. – С. 62–66.
30. Формирование устойчивости этилированных проростков огурца (*Cucumis sativus* L.) к солевому стрессу / С. Л. Чирук [и др.] // Актуальные проблемы экологии : материалы VII Междунар. науч.-практ. конф., Гродно, 26–28 окт. 2011 г. / редкол. : Н. П. Канунникова (отв. ред.) [и др.]. – Гродно, 2011. – С. 226–228.
31. Steinbrenner, J. Regulation of two carotenoid biosynthesis genes coding for phytoene synthase and carotenoid hydrolase during stress-induced astaxanthin formation in the green algae *Haematococcus pluvialis* / J. Steinbrenner, H. Linden // Plant Physiology. – 2001. – Vol. 125, N 2. – P. 810–817. <https://doi.org/10.1104/pp.125.2.810>
32. Аверина, Н. Г. Молекулярные механизмы регуляции нитратредуктазы экзогенной 5-аминолевулиновой кислотой в проростках ячменя, выращенных в условиях засоления хлоридом натрия / Н. Г. Аверина, З. Бейзае, Р. А. Щербак // Докл. Нац. акад. наук Беларусі. – 2015. – Т. 59, № 4. – С. 95–101.
33. Beyzaei, Z. Involvement of nitrate reductase in the ameliorating effect of 5-aminolevulinic acid on NaCl-stressed barley seedlings / Z. Beyzaei, N. G. Averina, R. A. Sherbakov // Acta Physiologiae Plantarum. – 2015. – Vol. 37, N 2. – Art. 11. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1752-0>
34. Mechanism of salt stress inducing astaxanthin synthesis / O. Dong [et al.] // Chem. Engineering. – 2007. – Vol. 35, N 1. – P. 45–47.
35. Metabolite profiling and integrative modeling reveal metabolic constraints for carbon partitioning under nitrogen starvation in the green algae *Haematococcus pluvialis* / L. Recht [et al.] // J. Biol. Chem. – 2014. – Vol. 289, N 44. – P. 30387–30403. <https://doi.org/10.1074/jbc.m114.555144>

36. Аверина, Н. Г. Биосинтез тетрапирролов в растениях / Н. Г. Аверина, Е. Б. Яронская. – Минск : Беларус. навука, 2012. – 413 с.
37. Boussiba, S. Changes in pigments profile in the green alga *Haematococcus pluvialis* exposed to environmental stresses / S. Boussiba [et al.] // *Biotechnol. Lett.* – 1999. – Vol. 21, N 7. – P. 601–604. <https://doi.org/10.1023/A:1005507514694>
38. Huang, J.-C. Stress-related differential expression of multiple β -carotene ketolase genes in the unicellular green alga *Haematococcus pluvialis* / J.-C. Huang, F. Chen, G. Sandmann // *J. Biotechnol.* – 2006. – Vol. 122, N 2. – P. 176–185. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2005.09.002>
39. Kumar, C. Studies on production potential of astaxanthin by *Haematococcus pluvialis* : Ph. D. thesis / C. Kumar. – New Delhi, 2014. – 170 p.

References

- Cifuentes A., González M., Vargas S., Hoeneisen M., González N. Optimization of biomass, total carotenoids and astaxanthin production in *Haematococcus pluvialis* Flotow strain Steptoe (Nevada, USA) under laboratory conditions. *Biological Research*, 2003, vol. 36, no. 3–4, pp. 343–357. <https://doi.org/10.4067/s0716-97602003000300006>
- Aburai N., Sumida D., Abe K. Effect of light level and salinity on the composition and accumulation of free and ester-type carotenoids in the aerial microalga *Scenedesmus sp.* (Chlorophyceae). *Algal Research*, 2015, vol. 8, pp. 30–36. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2015.01.005>
- Li Y., Huang J., Sandmann G., Chen F. High-light and sodium chloride stress differentially regulate the biosynthesis of astaxanthin in *Chlorella zofingiensis* (Chlorophyceae). *Journal of Phycology*, 2009, vol. 45, no. 3, pp. 635–641. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00689.x>
- He P., Duncan J., Barber J. Astaxanthin accumulation in the green alga *Haematococcus pluvialis*: effects of cultivation parameters. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2007, vol. 49, no. 4, pp. 447–451. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2007.00468.x>
- Tam L. T., Hoang D. D., Mai D. T. N., Thu N. N. H., Anh H. T. L., Hong D. D. Study on the effect of salt concentration on growth and astaxanthin accumulation of microalga *Haematococcus pluvialis* as the initial basis for two phase culture of astaxanthin production. *TAP CHI SINH HOK*, 2012, vol. 34, no. 2, p. 964. <https://doi.org/10.15625/0866-7160/v34n2.964>
- Kobayashi M., Kurimura Y., Tsuji Y. Light-independent, astaxanthin production by the green microalga *Haematococcus pluvialis* under salt stress. *Biotechnology Letters*, 1997, vol. 19, no. 6, pp. 507–509. <https://doi.org/10.1023/A:1018372900649>
- Cordero B., Otero A., Patiño M., Arredondo B. O., Fabregas J. Astaxanthin production from the green alga *Haematococcus pluvialis* with different stress conditions. *Biotechnology Letters*, 1996, vol. 18, no. 2, pp. 213–218. <https://doi.org/10.1007/BF00128682>
- Katsuda T., Shimahara K., Shiraishi H., Yamagami K., Ranjbar R., Katoh S. Effect of flashing light emitting diodes on cell growth and astaxanthin production of *Haematococcus pluvialis*. *Journal of Bioscience Bioengineering*, 2006, vol. 102, no. 5, pp. 442–446. <https://doi.org/10.1263/jbb.102.442>
- Boussiba S., Bing W., Yuan J.-P., Zarka A., Chen F. Changes in pigment profile in the green alga *Haematococcus pluvialis* exposed to environmental stresses. *Journal of Biotechnology Letters*, 1999, vol. 21, no. 7, pp. 601–604. <https://doi.org/10.1023/A:1005507514694>
- Shimidzu N., Goto M., Miki W. Carotenoids as singlet oxygen quenchers in marine organisms. *Fisheries Science*, 1996, vol. 62, no. 1, pp. 134–137. <https://doi.org/10.2331/fishsci.62.134>
- Hussein G., Sankava U., Goto H., Matsumoto K., Watanabe H. Astaxanthin, a carotenoid with potential in human health and nutrition. *Journal of Natural Products*, 2006, vol. 69, no. 3, pp. 443–449. <https://doi.org/10.1021/np050354+>
- Guerin M., Huntley M. E., Olaizola M. *Haematococcus* astaxanthin: applications for human health and nutrition. *Trends in Biotechnology*, 2003, vol. 21, no. 5, pp. 210–216. [https://doi.org/10.1016/s0167-7799\(03\)00078-7](https://doi.org/10.1016/s0167-7799(03)00078-7)
- Johnson E. A., Schroeder W. A. Microbial carotenoids. *Advances in Biochemical Engineering. Downstream Processing Biosurfactants Carotenoids*. Berlin, 1995, pp. 119–178.
- Krishna K. B., Mohanty P. Secondary carotenoid production in green algae. *Journal of Scientific and Industrial Research*, 1998, vol. 57, no. 2, pp. 51–63.
- Higuera-Ciajara I., Félix-Valenzuela L., Goycoolea F. Astaxanthin: a review of its chemistry and applications. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2006, vol. 46, no. 2, pp. 185–196. <https://doi.org/10.1080/10408690590957188>
- Yuan J.-P., Chen F. Identification of astaxanthin isomers in *Haematococcus lacustris* by HPLC-photodiode array detection. *Biotechnology Techniques*, 1997, vol. 11, no. 7, pp. 455–459. <https://doi.org/10.1023/A:1018441411746>
- Mel'nikov S. S., Manankina E. E., Budakova E. A., Shalygo N. V. *Catalog of the genetic fund of economically useful species of algae*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2011. 101 p. (in Russian).
- Averina N. G., Sheherbakov R. A., Kozel N. V., Manankina E. E., Goncharik R. G., Shalygo N. V. Influence of 5-aminolevulinic acid on the production and pigment composition of algae *Haematococcus pluvialis*. *Vesti Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2017, no. 4, pp. 21–32 (in Russian).
- Bradford M. A. Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 1976, vol. 72, no. 1–2, pp. 248–254. <https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>
- Jambunathan N. Determination and detection of reactive oxygen species (ROS), lipid peroxidation, and electrolyte leakage in plants. *Plant stress tolerance. Methods and protocols*. London, 2010, pp. 291–297.
- Yuan J.-P., Chen F. Hydrolysis kinetics of astaxanthin esters and stability of astaxanthin of *Haematococcus pluvialis* during saponification. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1999, vol. 47, no. 1, pp. 31–35. <https://doi.org/10.1021/jf980465x>

22. Rokitski P. F. *Biological statistics*. 3rd ed. Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1973. 320 p. (in Russian).
23. Harker M., Tsavalos A. J., Young A. J. Factors responsible for astaxanthin formation in the chlorophyte *Haematococcus pluvialis*. *Bioresource Technology*, 1996, vol. 55, no. 3, pp. 207–214. [https://doi.org/10.1016/0960-8524\(95\)00002-x](https://doi.org/10.1016/0960-8524(95)00002-x)
24. Boussiba S., Vonshak A. Astaxanthin accumulation in the green alga *Haematococcus pluvialis*. *Plant and Cell Physiology*, 1991, vol. 32, no. 7, pp. 1077–1082. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078171>
25. Vidhyavathi R., Venkatachalam L., Sarada R., Ravishankar G. A. Regulation of carotenoid biosynthetic genes expression and carotenoid accumulation in the green algae *Haematococcus pluvialis* under nutrient stress conditions. *Journal of Experimental Botany*, 2008, vol. 59, no. 6, pp. 1409–1418. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern048>
26. Gordeeva I. V. Effect of NaCl solution of low concentrations on seed germination of *Hordeum vulgare* L. *Mezhdunarodnyi nauchno-issledovatel'skii zhurnal* [International Research Journal], 2016, iss. 12 (54), pt. 1, pp. 14–17 (in Russian).
27. Gordeeva I. V. Effect of sodium chloride of low concentrations on seed germination and seedlings development of glycophyte plants (using the example of *Fagopyrum esculentum*). *Sakharovskie chteniya 2017 goda: ekologicheskie problemy XXI veka: materialy 17-i mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii (18–19 maya 2017 goda, Minsk). Chast' 2* [Sakharov readings 2017: environmental problems of the XXI century: materials of the 17th International scientific conference (May 18–19, 2017, Minsk). Pt. 2]. Minsk, 2017, pp. 22–24 (in Russian).
28. Averina N. G., Gritskevich E. R., Vershilovskaya I. V., Usatov A. V., Yaronskaya E. B. Mechanisms of salt stress tolerance development in barley plants under the influence of 5-aminolevulinic acid. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2010, vol. 57, no. 6, pp. 792–798. <https://doi.org/10.1134/S1021443710060075>
29. Averina N. G., Gritskevich E. R., Samovich T. V., Usatov A. V., Yaronskaya E. B. Influence of salt stress on the heme biosynthesis system in the albino tissue of barley plants (*Hordeum vulgare*) treated with streptomycin. *Vestsi Natsyyanal'nei akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2011, vol. 1, pp. 62–66 (in Russian).
30. Chiruk S. L., Vershilovskaya I. V., Samovich T. V., Obuhovskaya L. V., Yaronskaya E. B., Averina N. G. Formation of sustainability of etiolated cucumber seedlings (*Cucumis sativus* L.) to salt stress. *Aktual'nye problemy ekologii: materialy VII Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (Grodno, 26–28 oktyabrya 2011 g.)* [Actual problems of ecology: materials of the VII International scientific and practical conference (Grodno, October 26–28, 2011)]. Grodno, 2011, pp. 226–228 (in Russian).
31. Steinbrenner J., Linden H. Regulation of two carotenoid biosynthesis genes coding for phytoene synthase and carotenoid hydrolase during stress-induced astaxanthin formation in the green algae *Haematococcus pluvialis*. *Plant Physiology*, 2001, vol. 125, no. 2, pp. 810–817. <https://doi.org/10.1104/pp.125.2.810>
32. Averina N. G., Beizai Z., Shcherbakov R. A. Molecular mechanisms of regulation of nitrate reductase with exogenous 5-aminolevulinic acid in barley seedlings grown under salinization with NaCl. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2015, vol. 59, no. 4, pp. 95–101 (in Russian).
33. Beyzaei Z., Averina N. G., Shcherbakov R. A. Involvement of nitrate reductase in the ameliorating effect of 5-aminolevulinic acid on NaCl-stressed barley seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, vol. 37, no. 2, art. 11. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1752-0>
34. Dong O., Zhao X. M., Xing X. Y., Gong J. X. Mechanism of salt stress inducing astaxanthin synthesis. *Chemical Engineering*, 2007, vol. 35, no. 1, pp. 45–47.
35. Recht L., Töpfer N., Batushansky A., Sikron N., Gibon Y., Fait A., Nikoloski Z., Boussiba S., Zarka A. Metabolite profiling and integrative modeling reveal metabolic constraints for carbon partitioning under nitrogen starvation in the green algae *Haematococcus pluvialis*. *Journal of Biological Chemistry*, 2014, vol. 289, no. 44, pp. 30387–30403. <https://doi.org/10.1074/jbc.m114.555144>
36. Averina N. G., Yaronskaya E. B. *Biosynthesis of tetrapyrroles in plants*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2012. 413 p. (in Russian).
37. Boussiba S., Wang B., Yuan J.-P., Zarka A., Chen F. Changes in pigments profile in the green alga *Haematococcus pluvialis* exposed to environmental stresses. *Biotechnology Letters*, 1999, vol. 21, no. 7, pp. 601–604. <https://doi.org/10.1023/A:1005507514694>
38. Huang J.-C., Chen F., Sandmann G. Stress-related differential expression of multiple β -carotene ketolase genes in the unicellular green alga *Haematococcus pluvialis*. *Journal of Biotechnology*, 2006, vol. 122, no. 2, pp. 176–185. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2005.09.002>
39. Kumar C. *Studies on production potential of astaxanthin by Haematococcus pluvialis*. Ph. D. thesis. New Delhi, 2014. 170 p.

Информация об авторах

Аверина Наталья Георгиевна – д-р биол. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: averina@ibp.org.by

Козел Николай Владимирович – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kmu@tut.by

Information about the authors

Nataliya G. Averina – D. Sc. (Biol.), Professor, Chief 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: averina@ibp.org.by

Nikolai V. Kozel – Ph. D. (Biol.), Senior 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: kmu@tut.by

Шербак *Ростислав Александрович* – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: sherbakov@ibp.org.by

Радюк *Мечислав Степанович* – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: radmes@mail.ru

Мананкина *Елена Евгеньевна* – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: room454@mail.ru

Гончарик *Руслан Геннадьевич* – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: rusgon@mail.ru

Шальго *Николай Владимирович* – член-корреспондент, д-р биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: shalygo@ibp.org.by

Rostislav A. Sherbakov – 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: sherbakov@ibp.org.by

Mechislav S. Radyuk – Ph. D. (Biol.), Senior 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: radmes@mail.ru

Elena E. Manankina – 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: room454@mail.ru

Ruslan G. Goncharik – Junior 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: rusgon@mail.ru

Nikolai V. Shalygo – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Assistant Professor, Head of the Laboratory. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: shalygo@ibp.org.by

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 581.9
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-276-285>

Поступила в редакцию 21.02.2018
Received 21.02.2018

А. Н. Мялик¹, В. И. Парфенов²

¹Полесский аграрно-экологический институт НАН Беларуси, Брест, Республика Беларусь

²Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
Минск, Республика Беларусь

СИНАНТРОПИЗАЦИЯ ФЛОРЫ ПРИПЯТСКОГО ПОЛЕСЬЯ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ЕЕ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ

Аннотация. В статье рассматриваются особенности синантропного компонента флоры Припятского Полесья, представленного 810 видами сосудистых растений, способными произрастать в антропогенно-нарушенных местообитаниях. Из них 563 (69,5 %) вида являются адвентивными (антропофитами), а 247 (30,5 %) – аборигенными (апофитами). Среди последних наиболее значительной (136 таксонов) является группа гемиапофитов, которые способны активно распространяться в нарушенных местообитаниях, не теряя при этом своих позиций в составе естественных экосистем. Географическая структура апофитов флоры Припятского Полесья указывает на их достаточно широкий тип ареала и слабую зональную приуроченность. У антропофитов более сложный генезис в отношении времени и способа заноса, а также степени натурализации в условиях естественных экосистем южной части Беларуси. Их основу составляет группа видов, имеющих древнесредиземноморское происхождение. Биоморфологические особенности синантропных видов, а также влияние на них таких факторов окружающей среды, как увлажненность и трофность почв, показывают, что в процессе синантропизации и антропогенной трансформации природная флора и естественный растительный покров приобретают черты, характерные для фитохорионов более южных территорий.

Ключевые слова: флора, синантропизация, антропогенная трансформация, Припятское Полесье, апофиты, антропофиты

Для цитирования: Мялик, А. Н. Синантропизация флоры Припятского Полесья как показатель ее антропогенной трансформации / А. Н. Мялик, В. И. Парфенов // Вес. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 276–285. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-276-285>

А. М. Mialik¹, V. I. Parfenov²

¹Polesie Agrarian Ecological Institute of the National Academy of Sciences of Belarus, Brest, Republic of Belarus

²V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

SYNANTROPIZATION FLORA OF PRIPYAT POLESIE AS AN INDICATOR OF ITS ANTHROPOGENIC TRANSFORMATION

Abstract. The article deals with the peculiarities of the synanthropic component of the flora of the Pripyat Polesie – a natural region located in the southern part of Belarus. It is represented by 810 species of vascular plants that can grow in disturbed human habitats. Among the synanthropic species, 563 taxons (69.5 % of their total number) are adventitious (or anthropophytes), and 247 (or 30.5 %) are aboriginal (apophytes) in relation to the flora under consideration. The geographic structure of the apophytes of the flora of Pripyat Polesie indicates their wide range and weak zonal confinement. Anthropophytes have a more complex genesis with respect to the time and manner of skidding, as well as the degree of naturalization in the natural ecosystems of the southern part of Belarus. They are based on a group of plant species of ancient mediterranean origin. The biomorphological features of the synanthropic species, as well as their relation to environmental factors such as moisture and soil fertility, show that in the process of synanthropization and anthropogenic transformation, the natural flora and natural vegetation cover acquire features characteristic of phytophores in more southern areas.

Keywords: flora, synantropization, anthropogenic transformation, Pripyat Polesie, apophytes, anthropophytes

For citation: Mialik A. M., Parfenov V. I. Synantropization flora of Pripyat Polesie as an indicator of its anthropogenic transformation. *Vestsi Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya byalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 276–285 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-276-285>

Введение. Главным экологическим последствием антропогенных воздействий на природную фитосреду Припятского Полесья, как и любого другого природного региона, является синантропизация растительного покрова и флоры этой территории. Рядом авторов данный процесс

рассматривается как проникновение в местную флору занесенных человеком видов, которые вместе с аборигенными таксонами заселяют синантропные и нарушенные местообитания. Однако большинство исследователей под синантропизацией флоры и растительного покрова понимают более глубокие и необратимые изменения ее естественного состава и структуры, что в итоге приводит к обеднению аборигенного ядра флоры, его космополизации и унификации [1, 2]. В связи с этим вопросы, касающиеся изучения синантропных флор природных регионов, подвергшихся существенным антропогенным воздействиям, весьма актуальны и представляют значительный теоретический и практический интерес.

В пределах южной части Беларуси одним из природных регионов, испытывавших на протяжении второй половины XX в. существенные антропогенные воздействия, является Припятское Полесье – отдельный физико-географический округ, расположенный в центральной части Белорусского Полесья [3]. Растительный мир этой территории в наибольшей мере отражает флористические особенности всего Полесского региона, а также может быть индикатором изменения природных условий в зоне полесской хорологической дизъюнкции, представляющей собой разделительное пространство в ареалах многих холодостойких бореальных и теплолюбивых субмеридиональных видов растений [4]. Тем самым флора Припятского Полесья может быть использована как удобный модельный объект для изучения антропогенной трансформации растительного покрова в зоне так называемого «трансконтинентального бореального экотона» – переходной полосы, разделяющей бореальный (таежно-лесной) и суббореальный (лесостепной и степной) пояса растительности [5].

Цель настоящей работы – выявить особенности синантропного компонента флоры Припятского Полесья как индикатора ее антропогенной трансформации.

Методика и объекты исследования. Наиболее существенным последствием антропогенных воздействий на естественную флору и растительный покров является появление новых заносных таксонов, а также адаптация аборигенных видов и растительного покрова в целом к условиям среды, видоизмененным или созданным в результате деятельности человека [2]. В соответствии с этим при выделении синантропного компонента во флоре Припятского Полесья нам близка позиция В. В. Протопоповой [6], согласно которой к синантропной флоре относятся все спонтанно произрастающие на антропогенных местообитаниях виды, проникающие в трансформированные полуестественные растительные сообщества или ставшие компонентами определенных естественных сообществ, распространению которых способствует антропогенный прессинг.

Поскольку в создании синантропного компонента флоры принимают участие как адвентивные, так и аборигенные виды (апофиты, произрастающие в нарушенных человеком местообитаниях), оценить уровень синантропизации флоры, а также степень ее антропогенной трансформации можно по следующим показателям: индексу синантропизации (I_{syn}) – доли синантропных видов (как апофитов, так и антропофитов) по отношению к общему числу видов; индексу апофитизации (I_{ap}) – доли апофитов по отношению к общему числу синантропных видов; индексу адвентизации (I_{adv}) – доли адвентивных видов (антропофитов) по отношению к общему числу видов [7].

Уровень синантропизации флоры определяли по коэффициенту синантропизации (K_s), используя формулу, предложенную Е. П. Прокопьевым [8]:

$$K_s = \frac{a_i}{a_i + b_i} \cdot 100,$$

где a_i – встречаемость синантропных видов, %; b_i – встречаемость видов гемерофобов, %.

Под гемерофобами понимаются виды, отрицательно реагирующие на антропогенные воздействия и являющиеся тем самым индикаторами естественного состояния растительного покрова. Данный коэффициент, варьируясь в диапазоне от 0 до 100 %, указывает на различные стадии антропогенной трансформации флоры: $K_s = 0-20$ % – I стадия (слабая трансформация); $K_s = 21-40$ % – II стадия (умеренная трансформация); $K_s = 41-60$ % – III стадия (средняя трансформация); $K_s = 61-80$ % – IV стадия (сильная трансформация); $K_s = 81-100$ % – V стадия (очень сильная трансформация) [8].

Специфические черты синантропного компонента флоры выявляли также с помощью применяемых при анализе флористических систем стандартных методик, позволяющих определить таксономическую и географическую структуру слагающих видов и их эколого-биологические особенности. Совместное использование данных подходов дает возможность установить изменения, произошедшие в естественной флоре в результате антропогенных воздействий.

При составлении списка синантропных видов флоры Припятского Полесья использованы материалы различных гербарных коллекций (Института экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси (MSK), Белорусского государственного университета (MSKU), Брестского государственного университета имени А. С. Пушкина (BRTU), Гомельского государственного университета имени Ф. Скорины (GMU), Центрального ботанического сада НАН Беларуси (MSKH), Ботанического института имени В. Л. Комарова РАН (LE), а также результаты собственных исследований, выполненных на данной территории на протяжении 2009–2017 гг.

Результаты и их обсуждение. Согласно нашим подсчетам, синантропный компонент флоры Припятского Полесья насчитывает 810 видов, которые относятся к 409 родам и 99 семействам. В их число включены как аборигенные, так и адвентивные виды, произрастающие в пределах антропогенных местообитаний (обочины дорог, сельскохозяйственные угодья и т. д.) и нарушенных полустественных растительных сообществ (пустыри, окраины населенных пунктов и т. д.). В соответствии с этим индекс синантропизации (I_{syn}) природной флоры Припятского Полесья имеет показатель 0,56, что свидетельствует о существенном участии в ее формировании синантропных видов (810 видов из 1450 в настоящее время приурочены к антропогенно-нарушенным местообитаниям). По этому показателю флора Припятского Полесья близка к флоре расположенного рядом Брестского Полесья ($I_{syn} = 0,53$) [9], а также несколько превосходит флору Волынской области Украины ($I_{syn} = 0,39$) [10].

Спектр ведущих семейств синантропной флоры Припятского Полесья показан на рис. 1. Главные позиции в нем занимают семейства Compositae, Gramineae и Rosaceae, в связи с чем рассматриваемая синантропная флора относится к Rosaceae-типу. В целом таксономическая структура синантропной флоры Припятского Полесья более близка к ее адвентивному компоненту [11] и относится к Cruciferae-подтипу. Характерное для бореальных флор семейство Сурегасеа представлено только 8 видами и находится на 17-й позиции в спектре. Анализ 15 ведущих семейств показывает, что в создании синантропной флоры участвуют преимущественно адвентивные виды южного происхождения, что подтверждается высокими позициями термофильных семейств – Fabaceae, Chenopodiaceae, Umbeliferae и ряда других. В целом в составе 10 ведущих семейств насчитывается 493 вида, что составляет 60,9 % от их общего числа.

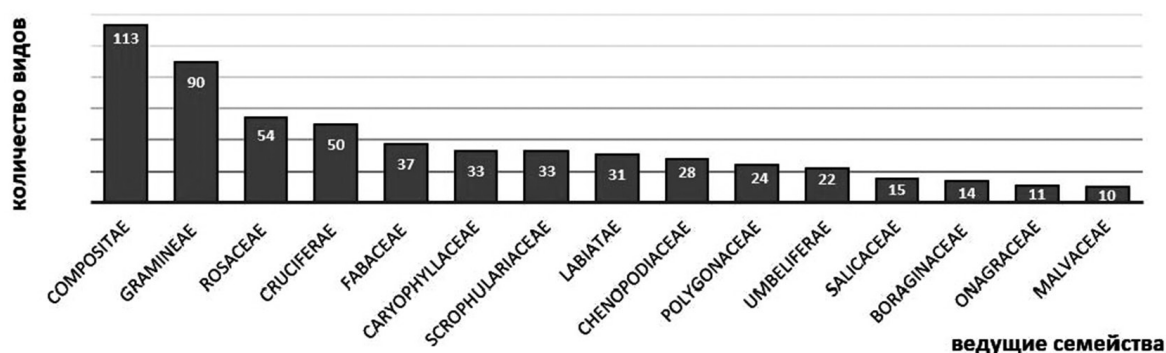


Рис. 1. Спектр ведущих семейств синантропной флоры Припятского Полесья
Fig. 1. Spectrum of the leading families of synanthropic flora of Pripjat Polesie

Анализ спектра ведущих семейств синантропной флоры Припятского Полесья показывает, что для данной территории лучшую адаптационную активность на антропогенных местообитаниях имеют семейства, свойственные для аридных территорий: Chenopodiaceae, Polygonaceae, Labiatae, Cruciferae, Gramineae, Rosaceae, а также Caryophyllaceae. Схожие закономерности характерны для синантропных флор и других регионов – например, для южной части Приволжской возвышенности [12].

По видовой насыщенности и порядку расположения ведущих семейств синантропная флора Припятского Полесья схожа с синантропными флорами других территорий, в частности с Магаданской областью России [13], Средним Уралом [14], южной частью Приволжской возвышенности [12], юго-востоком Украины [11]. В сравнении с синантропной флорой Беларуси [15] для Припятского Полесья установлен более многочисленный по количеству видов синантропный компонент (810 видов против 731). У него также несколько другая таксономическая структура, что проявляется в высоких позициях семейства Fabaceae и более низких – семейств Scruciferae и Chenopodiaceae. Выявленные различия можно объяснить существенными изменениями в растительном покрове и флоре Беларуси за последние 30 лет, вызванными заносом ряда новых видов и их последующей натурализацией.

Представленные в составе синантропной флоры виды растений относятся к двум противоположным флоргенетическим группам (табл. 1). Наиболее многочисленной (563 вида, или 69,5 % от их общего числа) является группа антропофитов, представленная адвентивными растениями. Группа апофитов насчитывает только 247 аборигенных таксонов, что составляет 30,5 % от общего числа синантропных видов. В соответствии с этим I_{ap} флоры Припятского Полесья, оценивающий вклад аборигенных видов в синантропную флору данного региона, равен 0,30 (для синантропной флоры расположенной рядом Вольнской области Украины этот показатель равен 0,57 [10]). Среди видов-апофитов в зависимости от особенностей и способностей произрастать в пределах антропогенных местообитаний выделяют три группы растений: спонтанеофиты, гемиапофиты и антропофиты [6].

Т а б л и ц а 1. Распределение синантропных видов по флоргенетическим группам
Table 1. Distribution of synanthropic species by florogenetic groups

Показатель	Антропофиты	Апофиты		
		Эвапофиты	Спонтанеофиты	Гемиапофиты
К-во видов	563	21	90	136
% от общего числа	69,5	2,6	11,1	16,8
Всего	563	247		

К эвапофитам, или облигатным апофитам, относятся те аборигенные виды, которые встречаются преимущественно в пределах нарушенных местообитаний и нередко могут распространяться человеком как адвентивные растения. В составе синантропной флоры таких видов 21, что составляет всего 2,6 % от ее общего видового состава. В их числе такие широко распространенные таксоны, как *Erophila verna* (L.) DC., *Filago arvensis* L., *Tussilago farfara* L. и ряд других. Флоргенетический статус некоторых из них является весьма спорным, поскольку многие из видов этой группы нередко приводятся как археофиты для флор сопредельных территорий.

Всего 90 синантропных видов аборигенного происхождения относятся к группе спонтанеофитов, или случайных (неустойчивых) апофитов. Они представлены, как правило, наиболее фитоценологически устойчивыми видами, которые произрастали в естественных растительных сообществах до их преобразования человеком: *Campanula glomerata* L., *Prunella vulgaris* L., *Vale-riana officinalis* L. и др. Некоторые из видов этой группы (*Anthericum ramosum* L., *Stachys recta* L., *Silene lithuanica* Zapal. и др.) в пределах нарушенных местообитаний находят более подходящие для своего роста условия ввиду ослабленных конкурентных связей и более благоприятного термического режима. Однако встречаются они, как правило, небольшими группами или весьма непродолжительное время.

Наиболее многочисленной группой среди апофитов являются растения, способные активно распространяться по нарушенным местообитаниям, не теряя при этом своих позиций в составе естественных экосистем. Они объединены в группу факультативных апофитов, или гемиапофитов. В составе синантропной флоры Припятского Полесья таких видов 136, или 16,8 % от их общего числа. Наиболее многочисленными из них являются эвритопные виды с широкой экологической амплитудой: *Carex hirta* L., *Bromopsis inermis* (Jeys) Holub, *Leucanthemum vulgare* Lam. и ряд других.

Рассматривая географическую структуру апофитов флоры Припятского Полесья согласно схеме геоэлементов по Н. В. Козловской [16], следует отметить, что практически все они имеют достаточно широкий тип ареала и слабую зональную приуроченность. В соответствии с этим наиболее многочисленными являются евразийские (*Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *Poa trivialis* L., *Verbascum thapsus* L. и др.), голарктические плюризональные (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Ranunculus repens* L., *Rubus idaeus* L. и др.), а также европейско-сибирские бореально-температные виды (*Hypericum maculatum* Crantz, *Salix caprea* L., *Trifolium medium* L. и др.). Схожие особенности географической структуры апофитов установлены Д. И. Третьяковым [15] и для синантропной флоры Беларуси.

Более сложный генезис у группы антропофитов, которые проникли на территорию Припятского Полесья разными путями из различных регионов Земли. Отличаются эти виды и по времени иммиграции, в связи с чем среди них различают археофиты и неофиты. Наиболее многочисленной (358 таксонов) является группа последних видов, занос которых на изучаемую территорию произошел с начала XVI в.: *Acer tataricum* L., *Amaranthus albus* L., *Helianthus tuberosus* L. и др. Группа археофитов представлена 205 видами, проникшими до начала эпохи Великих географических открытий. В их числе широко распространенные сорные и рудеральные растения: *Lamium album* L., *Urtica urens* L., *Viola arvensis* Murray и ряд других.

Рассматривая пути проникновения антропофитов, следует отметить, что среди них преобладают случайно занесенные виды – ксенофиты *Alyssum calycinum* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Linaria vulgaris* Mill. и многие другие. Всего в составе этой группы 344 таксона, что составляет более 61 % антропофитов, выявленных во флоре Припятского Полесья. К группе эргазиофитов (видов, целенаправленно занесенных на данную территорию человеком в результате хозяйственной деятельности) относится 219 таксонов. Большинство из них (*Acer negundo* L., *Hesperis rycnотricha* Borb. et Degen, *Syringa vulgaris* L. и др.) смогли не только прочно закрепиться в местах интродукции, но и распространиться в пределах синантропных местообитаний и даже естественных экосистем.

Географическая структура синантропных видов адвентивного происхождения также весьма специфична и представлена различными флоргенетическими группами. Спектр первичных ареалов этих видов представлен на рис. 2.

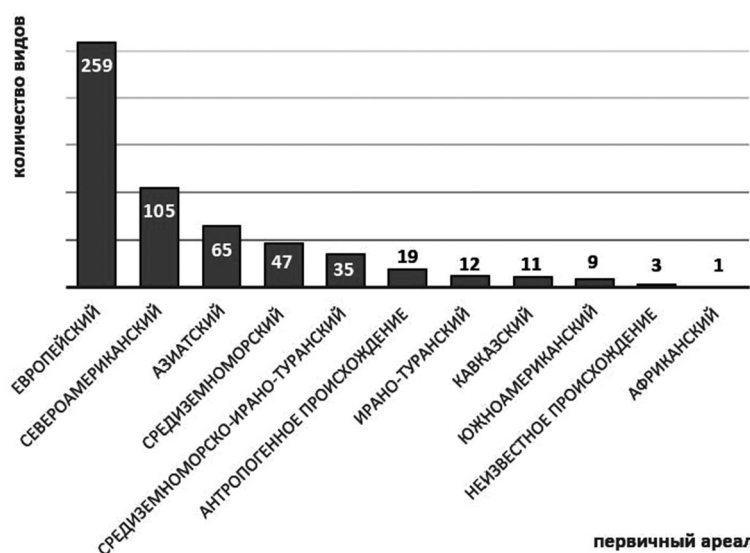


Рис. 2. Спектр первичных ареалов синантропных видов адвентивного происхождения

Fig. 2. Spectrum of primary ranges of synanthropic species of adventitious origin

Основу адвентивной фракции синантропного компонента флоры (до 40 %) составляет группа видов, имеющих древнесредиземноморское происхождение. Они представлены таксонами, родиной которых является южная часть Европы (*Galeopsis ladanum* L., *Malva excisa* Rchb., *Spergularia rubra* (L.) J. et C. Presl и др.), Средиземноморье (*Centaurea cyanus* L., *Euphorbia peplus* L.,

Papaver somniferum L. и др.), Ирано-Туранская область (*Aegilops strangulata* (Eig) N. N. Tzvelev, *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Thlaspi arvense* L. и др.). Доля североамериканских видов (*Amaranthus albus* L., *Amorpha fruticosa* L., *Xanthoxalis dillenii* (Jacq.) Holub и др.) составляет около 13 %, а азиатских (*Elymus sibiricus* L., *Spiraea chamaedryfolia* L., *Typha laxmannii* L. и др.) – только 8 %. Участие других флоргенетических групп (южноамериканских, африканских и др.) не превышает 2 %. В целом географическая структура синантропных видов адвентивного происхождения флоры Припятского Полесья близка к таковой адвентивной флоры данного региона и соответствует географической структуре синантропного компонента всей флоры Беларуси [15].

Синантропные виды имеют также ряд эколого-биологических особенностей, что позволяет им произрастать в пределах антропогенно-преобразованных местообитаний, которым свойственны специфические условия увлажнения, трофического и термического режимов почв, их различного механического и гранулометрического состава. В табл. 2 показано распределение синантропных видов согласно системе биоморфологических групп растений по К. Раункиеру [17].

Т а б л и ц а 2. Биоморфологическая структура синантропного компонента флоры Припятского Полесья согласно системе жизненных форм К. Раункиера

Table 2. Biomorphological structure of the synanthropic component of the flora of the Pripyat Polesie in the system of life forms of C. Raunkiaer

Жизненная форма	Компонент синантропной флоры					
	спонтанный		аборигенный		адвентивный	
	к-во видов	%	к-во видов	%	к-во видов	%
Фанерофиты	115	14,2	36	14,9	79	13,9
Хамефиты	20	2,47	12	4,98	8	1,4
Гемикриптофиты	341	42,1	134	55,6	207	36,4
В том числе: водные	3	0,4	1	0,4	2	0,3
Геофиты	45	5,6	21	8,7	24	4,2
В том числе: водные	8	0,99	4	1,7	4	0,7
Гидрофиты	3	0,4	0	0,0	3	0,5
Терофиты	285	35,2	38	15,8	247	43,5
В том числе: водные	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Всего	810	100	241	100	568	100

Анализ табл. 2 показывает, что в сложении синантропного компонента флоры ведущая роль принадлежит группе гемикриптофитов – различным многолетним травянистым растениям. Среди них более многочисленны длиннокорневищные (*Hypericum maculatum* Crantz, *Mentha arvensis* L., *Tanacetum vulgare* L. и др.) и короткокорневищные (*Agrimonia eupatoria* L., *Geum urbanum* L., *Plantago major* L. и др.) растения, обладающие высокой вегетативной подвижностью, что позволяет им быстро распространяться в пределах антропогенно-нарушенных местообитаний, где конкурентные связи ослаблены. Широко представлены в этой группе также стержнекорневые (*Medicago falcata* L., *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh., *Taraxacum officinale* F. H. Wigg. и др.) и плотнодерновинные (*Dactylis glomerata* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench и др.) виды растений, наиболее приспособленные к произрастанию на субстратах с уплотненной или нарушенной почвой.

Доля терофитов в составе синантропной флоры менее значима – всего 35,2 %; при этом однолетние растения наиболее многочисленны в составе ее адвентивного компонента. Для всех однолетников (как антропофитов, так и апофитов) характерны обильная семенная продуктивность, высокая жизненность и быстрый рост. Все это позволяет таким видам, как *Atriplex patens* (Litv.) Pjin, *Chenopodium rubrum* L., *Persicaria hydropiper* (L.) Delarbre и др., быстро распространяться в пределах субстратов с нарушенным почвенным и растительным покровом.

Участие хамефитов, гидрофитов и геофитов в создании синантропного компонента флоры незначительное и в сумме не превышает 9 %. Группа фанерофитов представлена 115 видами,

среди которых наиболее многочисленны деревья и кустарники, отличающиеся способностью к быстрому вегетативному и генеративному размножению и распространению: *Grossularia reclinata* (L.) Mill., *Rubus nessensis* Hall, *Sambucus nigra* L. и многие другие.

Характерные особенности синантропного компонента флоры выявлены с помощью экологического анализа слагающих его видов. На рис. 3 представлен спектр гидроморф видов-апофитов согласно экологическим шкалам, предложенным Я. П. Дидуком [18].

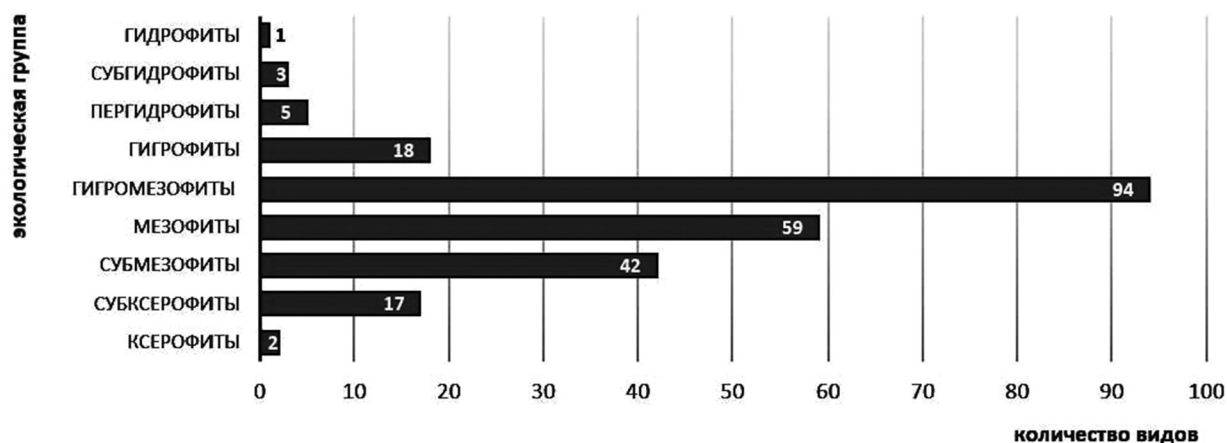


Рис. 3. Спектр гидроморф видов-апофитов
Fig. 3. Spectrum of hydromorphs of apophyte species

Анализ спектра гидроморф показывает, что в отношении режима увлаженности почв среди видов-апофитов наиболее многочисленными являются гигромезофиты (*Aegopodium podagraria* L., *Padus avium* Mill., *Ranunculus acris* L. и др.), мезофиты (*Carex hirta* L., *Fragaria vesca* L., *Oberna behen* (L.) Ikonn. и др.) и субмезофиты (*Asparagus officinalis* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Trifolium arvense* L. и др.), а также таксоны предпочитающие влажнолуговой, сухолуговой и луговостепной типы местообитаний. Таким образом, спектр гидроморф синантропной флоры указывает на общую ксерофитизацию флоры и растительного покрова Припятского Полесья, произошедшую под воздействием антропогенных факторов.

Анализ спектра трофоморф в отношении трофности субстрата (его обеспеченности питательными элементами) показал, что среди апофитов присутствуют виды различных экологических групп (рис. 4). Однако наиболее многочисленными являются виды, менее требовательные к уровню плодородия почв: семиэвтрофы (*Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Rumex acetosella* L., *Turritis glabra* L. и др.), мезотрофы (*Jasione montana* L., *Leontodon hispidus* L., *Silene nutans* L. и др.) и семиолиготрофы (*Anthoxanthum odoratum* L., *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv., *Silene lithuanica* Zapal. и др.). В сумме они составляют более 78 % от всех апофитов, что соответствует особенностям бедных песчаных почв синантропных местообитаний, характерных для территории Припятского Полесья.

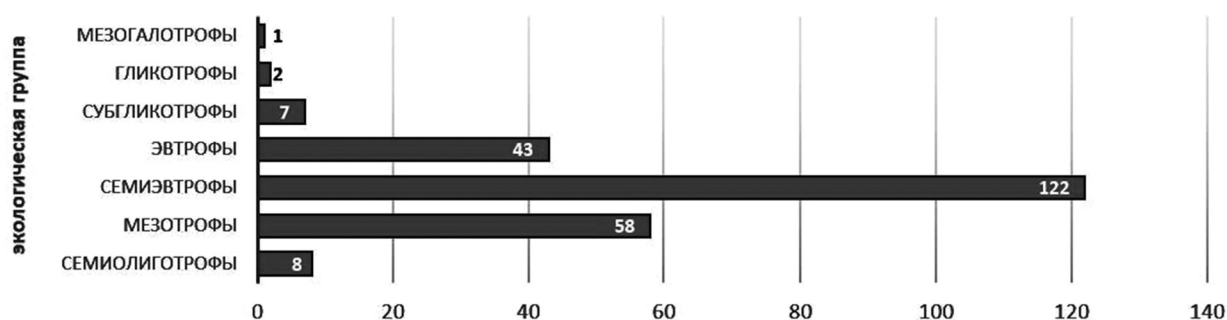


Рис. 4. Спектр трофоморф видов-апофитов
Fig. 4. Spectrum of trophomorphs of apophyte species

Среди других экологических факторов, влияющих на возможность произрастания отдельных видов растений и их распространение, особое значение имеет также режим континентальности климата (рис. 5). Согласно представленным на рис. 5 данным, для синантропной флоры Припятского Полесья в целом свойственен сдвиг спектра омброморф в сторону континентальности, что подтверждается более высоким участием субконтинентальных (*Cerastium arvense* L., *Thalictrum lucidum* L., *Verbascum thapsus* L. и др.) и континентальных (*Artemisia campestris* L., *Dianthus borbasii* Vandas, *Eryngium planum* L. и др.) видов в сравнении с аборигенной флорой Припятского Полесья [19].

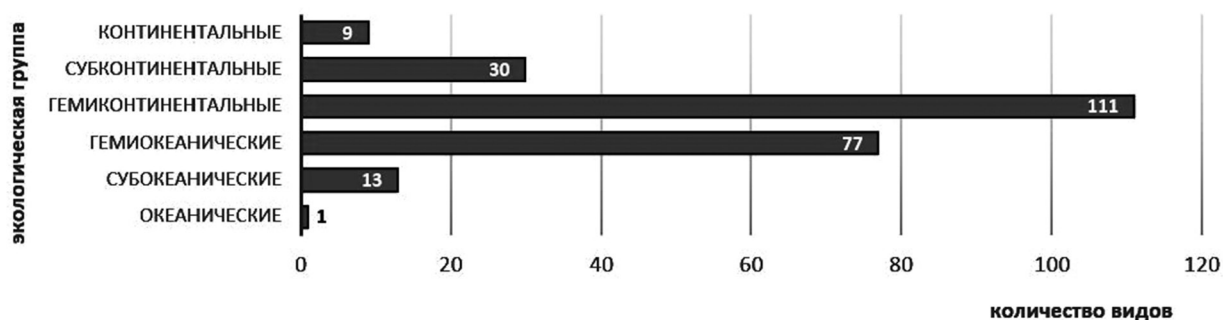


Рис. 5. Спектр омброморф видов-апофитов

Fig. 5. Spectrum of ombromorph of apophyte species

В отношении термического режима местообитаний виды-апофиты распределены по экологическим группам следующим образом (рис. 6). Спектр термоморф демонстрирует, что в сложении синантропной флоры основное участие принимают теплолюбивые виды – субмезотермофиты (*Dianthus deltoides* L., *Hypericum perforatum* L., *Trifolium aureum* Pollich и др.) и мезотермофиты (*Chondrilla juncea* L., *Herniaria glabra* L., *Trifolium fragiferum* L. и др.), экологические требования которых соответствуют субмеридиональному и меридиональному зональному режимам тепла.

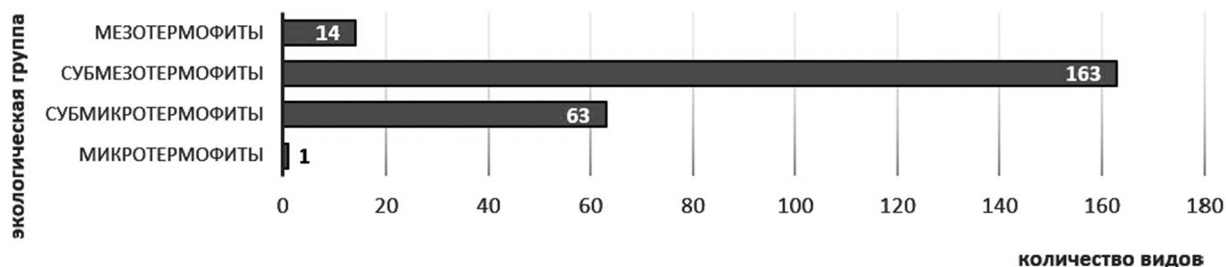


Рис. 6. Спектр термоморф видов-апофитов

Fig. 6. Spectrum of thermomorphs of apophyte species

Таким образом, экологический анализ видов-апофитов показал, что в результате синантропизации естественная флора и растительный покров приобретают черты, характерные для фитоценозов более южных территорий. Все это проявляется в преобладании в составе синантропной флоры теплолюбивых и засухоустойчивых апофитов, предпочитающих субконтинентальные климатические условия.

Обобщающим показателем, позволяющим оценить общий уровень синантропизации флоры Припятского Полесья, является коэффициент синантропизации (K_s). Учитывая, что встречаемость синантропных видов в составе природной флоры этого региона равна 55,86 % (810 видов из 1450), а видов-гемерофобов – 44,1 % (640 видов из 1450), $K_s = 55,94$ %, что соответствует III стадии средней антропогенной трансформации флоры.

Заключение. Таким образом, в результате синантропизации флоры Припятского Полесья произошло увеличение числа как аборигенных (апофитов), так и адвентивных (антропофитов) видов, способных произрастать по антропогенно преобразованным местообитаниям. Увеличение доли последних в составе флоры в итоге стало причиной изменения ее естественной структуры, что проявляется в утрате флорой своих региональных особенностей и в ее унификации.

Коэффициент синантропизации, равный 55,94 %, указывает, с одной стороны, на сохранение природной флорой Припятского Полесья своих естественных черт, а с другой – на преобладание в последние десятилетия антропогенных процессов развития флоры над природными, что проявляется в ее антропогенной трансформации.

Список использованных источников

1. Бурда, Р. И. Антропогенная трансформация флоры / Р. И. Бурда. – Киев : Наук. думка, 1991. – 168 с.
2. Горчаковский, П. Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование / П. Л. Горчаковский // Экология. – 1984. – № 5. – С. 3–16.
3. Нацыянальны атлас Беларусі / Кам. па зямел. рэсурсах, геадэзіі і картаграфіі пры Савеце Міністраў Рэсп. Беларусь. – Мінск : Белкартаграфія, 2002. – 292 с.
4. Parfenov, V. I. The Polesian chorological disjunction in Europe / V. I. Parfenov // Acta Botanica Fennica. – 1999. – N 162. – P. 129–132.
5. Коломыц, Э. Г. Бореальный экотон и географическая зональность : атлас-монография / Э. Г. Коломыц. – М. : Наука, 2005. – 390 с.
6. Протопопова, В. В. Синантропная флора Украины и пути ее развития / В. В. Протопопова. – Киев : Наук. думка, 1991. – 202 с.
7. Горчаковский, П. Л. Синантропизация растительного покрова в условиях заповедного режима / П. Л. Горчаковский, Е. В. Козлова // Экология. – 1998. – № 3. – С. 171–177.
8. Прокопьев, Е. П. Программа и методика исследований флоры сосудистых растений особо охраняемых природных территорий г. Томска / Е. П. Прокопьев, Т. А. Рыбина, И. Е. Мерзлякова // Вестн. Томск. гос. ун-та. – 2009. – № 322. – С. 243–247.
9. Савчук, С. С. Состояние и тенденции развития флоры Брестского Полесья как природной модели антропогенной динамики биоразнообразия : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.01 / С. С. Савчук ; Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси. – Минск, 2013. – 23 с.
10. Коцун, Л. О. Синантропізація флори Волинської області / Л. О. Коцун, І. І. Кузьмішина // Біол. вісн. Мелітоп. держ. пед. ун-та ім. Б. Хмельницького. – 2016. – № 1. – С. 416–427.
11. Мялик, А. Н. Особенности современного состава адвентивного компонента флоры Припятского Полесья / А. Н. Мялик // Изучение адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: итоги, проблемы, перспективы : материалы V междунар. науч. конф. (Ижевск, 6–8 сент. 2017 г.) / под ред. О. Г. Барановой, А. Н. Пузырева. – М. ; Ижевск, 2017. – С. 87–90.
12. Березуцкий, М. А. Антропогенная трансформация флоры и растительности / М. А. Березуцкий, А. С. Кашин. – Саратов : Наука, 2008. – 100 с.
13. Лысенко, Д. С. Синантропная флора Магаданской области / Д. С. Лысенко. – Магадан : Ин-т биол. проблем Севера Дальневост. отд-ния Рос. акад. наук, 2012. – 111 с.
14. Третьякова, А. С. Синантропная флора Среднего Урала / А. С. Третьякова, В. А. Мухин. – Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 2001. – 148 с.
15. Третьяков, Д. И. Роль синантропного компонента в формировании флоры Белоруссии : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Д. И. Третьяков ; Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича Акад. наук БССР. – Минск, 1990. – 20 с.
16. Козловская, Н. В. Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны / Н. В. Козловская. – Минск : Наука и техника, 1978. – 128 с.
17. Raunkiaer, C. Plant life forms / C. Raunkiaer. – Oxford : Clarendon Press, 1937. – 104 p.
18. Didukh, Ya. P. The ecological scales of the species of ukrainian flora and their use in synphytoindication / Ya. P. Didukh. – Kyiv : Phytosociocenter, 2011. – 176 p.
19. Мялик, А. Н. Экологический анализ аборигенной флоры Припятского Полесья / А. Н. Мялик // Изв. Гомельск. гос. ун-та имени Ф. Скорины. Естеств. науки. – 2016. – № 3 (96). – С. 40–47.

References

1. Burda R. I. *Anthropogenic transformation of the flora*. Kiev, Naukova dumka Publ., 1991. 168 p. (in Russian).
2. Gorchakovskii P. L. Anthropogenic changes in vegetation: monitoring, assessment, forecasting. *Ekologiya = Ecology*, 1984, no. 5, pp. 3–16 (in Russian).
3. *National atlas of Belarus*. Minsk, Belkartagrafiya Publ., 2002. 292 p. (in Russian).
4. Parfenov V. I. The Polesian chorological disjunction in Europe. *Acta Botanica Fennica*, 1999, no. 162, pp. 129–132.
5. Kolomyts E. G. *Boreal ecotone and geographical zoning*. Moscow, Nauka Publ., 2005. 390 p. (in Russian).
6. Protopopova V. V. *The synanthropic flora of Ukraine and its developmental paths*. Kiev, Naukova dumka Publ., 1991. 202 p. (in Russian).
7. Gorchakovskii P. L., Kozlova Ye. V. Synanthropization of the vegetation cover under protected regime conditions. *Ekologiya = Ecology*, 1998, no. 3, pp. 171–177 (in Russian).

8. Prokop'ev E. P., Rybina T. A., Merzlyakova I. E. Program and technique for studying flora of vascular plants of specially protected natural territories in Tomsk. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta = Bulletin of Tomsk State University*, 2009, no. 322, pp. 243–247 (in Russian).
9. Savchuk S. S. *The state and development tendencies of the flora of Bresckaje Paliessie as a natural model of anthropogenic dynamics of biodiversity*. Abstract of Ph. D. diss. Minsk, 2013. 23 p. (in Russian).
10. Kotsun L. O., Kuz'mishina I. I. Sinantropization of the flora of the Volyn region. *Biologichnii visnik Melitopol's'kogo derzhavnogo pedagogichnogo universiteta imeni Bogdana Khmel'nits'kogo = Biological Bulletin of Bogdan Chmelniitskiy Melitopol State Pedagogical University*, 2016, no. 1, pp. 416–427 (in Ukrainian).
11. Myalik A. N. Peculiarities of the contemporary composition of the adventive component of the flora of the Prypiackaje Paliessie. *Izuchenie adventivnoi i sinantropnoi flor Rossii i stran blizhnego zarubezh'ya: itogi, problemy, perspektivy: materialy V mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii (Izhevsk, 6–8 sentyabrya 2017 g.)* [The study of adventive and synanthropic floras of Russia and the CIS countries: results, problems, prospects: materials of the V International scientific conference (Izhevsk, September 6–8, 2017)]. Izhevsk, 2017, pp. 87–90 (in Russian).
12. Berezutskiy M. A., Kashin A. S. *Anthropogenic transformation of flora and vegetation*. Saratov, Nauka Publ., 2008. 100 p. (in Russian).
13. Lysenko D. S. *The synanthropic flora of the Magadan Region*. Magadan, Institute of Biological Problems of the North of the Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 2012. 111 p. (in Russian).
14. Tret'yakova A. S., Mukhin V. A. *The synanthropic flora of the Middle Urals*. Yekaterinburg, Yekaterinburg Publ., 2001. 148 p. (in Russian).
15. Tret'yakov D. I. *The role of the synanthropic component in the formation of the flora of Belarus*. Abstract of Ph. D. diss. Minsk, 1990. 20 p. (in Russian).
16. Kozlovskaya N. V. *Flora of Belarus, patterns of its formation, scientific bases of use and protection*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1978. 128 p. (in Russian).
17. Raunkiaer C. *Plant life forms*. Oxford, Clarendon Press, 1937. 104 p.
18. Didukh Ya. P. *The ecological scales of the species of ukrainian flora and their use in synphytoindication*. Kyiv, Phytosociocenter Publ., 2011. 176 p.
19. Mialik A. N. Ecological analysis of aboriginal flora of Pripyat Polesye. *Izvestiya Gomel'skogo gosudarstvennogo universiteta imeni F. Skoriny. Yestestvennyye nauki = News of Gomel State University named after F. Skaryna. Natural Sciences*, 2016, no. 3 (96), pp. 40–47 (in Russian).

Информация об авторах

Мялик Александр Николаевич – мл. науч. сотрудник. Полесский аграрно-экологический институт НАН Беларуси (ул. Московская, д. 204/1-1, 224020, г. Брест, Республика Беларусь). E-mail: aleksandr-myalik@yandex.by

Парфенов Виктор Иванович – академик, д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: nan.botany@yandex.by

Information about the authors

Aliaksandr M. Mialik – Junior researcher. Polesie Agrarian Ecological Institute of the National Academy of Sciences of Belarus (204/1-1, Moskovskaya Str., 224020, Brest, Republic of Belarus). E-mail: aleksandr-myalik@yandex.by

Viktor I. Parfenov – Academician, D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Laboratory. 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: nan.botany@yandex.by

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 574.3+597/599:914/919:930.1

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-286-297>

Поступила в редакцию 06.04.2018

Received 06.04.2018

В. В. Демянчик¹, М. Е. Никифоров²

¹*Полесский аграрно-экологический институт НАН Беларуси, Брест, Республика Беларусь*

²*Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь*

ИЗМЕНЕНИЕ СИНАНТРОПНОГО НАСЕЛЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ СЕЛИТЕБНЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЮГО-ЗАПАДА БЕЛАРУСИ ЗА СТОЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Аннотация. В течение последнего столетия в результате синантропизации фауны позвоночных животных в селитебном ландшафте юго-запада Беларуси численность обитающих там видов млекопитающих увеличилась не менее чем на 28 %, птиц – на 129 %. В целом синантропное население позвоночных включает 42 вида млекопитающих, 104 вида птиц, 3 вида пресмыкающихся и 12 видов земноводных. Кроме облигатных синантропов, объединяемых в синантропный экологический комплекс, в селитебных экосистемах широко представлена группа спорадично-синантропных видов (101 вид), в современной структуре которой многочисленные виды составляют 13 %, обычные – 45, редкие – 35, очень редкие – 7 %. Использование предлагаемого нами показателя степени синантропизации, рассчитываемого для таксономических или экологических групп позвоночных, позволяет констатировать, что в настоящее время в юго-западной части Беларуси синантропизации в наибольшей степени подвержены земноводные (степень синантропизации 0,62), в наименьшей – рептилии (0,22), а птицы и млекопитающие занимают промежуточное положение (соответственно 0,29 и 0,36).

Новые виды позвоночных животных, расселяющиеся на территории Брестской области в последнее столетие с северного и северо-восточного направлений, относятся в основном к эвритопным видам, с южного и юго-западного – к синантропным видам.

Ключевые слова: позвоночные животные, синантропные виды, селитебные территории, юго-запад Беларуси, столетний период

Для цитирования: Демянчик, В. В. Изменение синантропного населения наземных позвоночных животных селитебных территорий юго-запада Беларуси за столетний период / В. В. Демянчик, М. Е. Никифоров // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 286–297. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-286-297>

V. V. Demianchyk¹, M. E. Nikiforov²

¹*Polesie Agrarian Ecological Institute of the National Academy of Sciences of Belarus, Brest, Republic of Belarus*

²*Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus*

CHANGE OF THE SYNANTHROPIC COMPLEX OF LAND VERTEBRATE ANIMALS OF THE SOUTHWEST OF BELARUS FOR THE CENTENARY PERIOD

Abstract. The increasing of the number of the species of mammals there was not less than 28 %, for birds – 129 % within the last century owing to the synanthropization of fauna of vertebrate animals in residential landscape of the southwest of Belarus. The synanthropic population of *Vertebrata* includes 42 species of mammals, 104 species of birds, 3 species of reptiles and 12 species of amphibiouses in general. Except the obligate synanthropic species, that integrated in synanthropic ecological complex in residential ecosystems the group of sporadic and synanthropic species (101 species) is widely provided in which modern structure numerous species make 13 %, usual – 45, rare – 35, very rare – 7 %. The synanthropization exponent (offered in article) calculated for taxonomical or ecological groups of *Vertebrate* allows to note that now in southwest part of Belarus to process of synanthropization amphibiouses are most subject (extent of synanthropization 0.62), to the smallest – reptile (0.22), and birds and mammals are intermediate (respectively 0.29 and 0.36).

The new species of vertebrate animals which are settled in the territory of the Brest region in the last century from the northern and northeast directions belong generally to eurytopic species, southern and southwest – to synanthropic species.

Keywords: vertebrate animals, synanthropic species, residential territories, southwest of Belarus, centenary period

For citation: Demianchyk V. V., Nikiforov M. E. Change of the synanthropic complex of land vertebrate animals of the southwest of Belarus for the centenary period. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 286–297 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-286-297>

Введение. Земли населенных пунктов (селитебные территории), так же как и природные территории, являются местами обитания или временного пребывания десятков видов позвоночных животных. Учитывая высокие темпы происходящей урбанизации населенных пунктов Беларуси, особенно на современном этапе, а также отсутствие полноценного анализа последствий этого процесса для фауны селитебных территорий и антропогенного ландшафта в целом, актуальность комплексной аналитической работы такого плана очевидна.

Наиболее приспособленные к урбанизированной среде виды обычно выделяют в так называемый синурбанистический, или синантропный, комплекс. Изучение этой экологической группы животных представляет особый интерес прежде всего в связи с тем, что состав видов данной группы подвержен значительным и достаточно быстрым изменениям в последние десятилетия в результате активного развития населенных пунктов, изменения их структуры, размеров, архитектуры, усиления влияния транспорта и других элементов. Значительное увеличение численности ряда синантропных видов (например, некоторых видов птиц из семейств Голубиные, Врановые, Утиные и Чайковые, а также грызунов) имеет определенное значение и в аспекте биологической безопасности. Урбанизированный ландшафт является также средой активного распространения чужеродных и инвазивных видов.

Вместе с тем экологическая группа животных – обитателей селитебных территорий сама по себе неоднородна. Как минимум, она объединяет виды с разной степенью синантропизации, т. е. в большей или меньшей мере приспособившиеся к обитанию рядом с человеком. Среди них как виды-синантропы, издавна освоившие урбанизированную среду обитания, так и виды, недавно поселившиеся в населенных пунктах, но в то же время широко представленные в природных местообитаниях. Кроме того, продолжается внедрение в населенные пункты Беларуси все новых видов, в том числе синантропных, в процессе расширения их ареалов из более южных широт и других сопредельных регионов умеренной зоны.

Ранее нами предложена градация видов животных по их связи с селитебным ландшафтом [1]. К собственно синантропному экологическому комплексу нами отнесены виды животных, которые исключительно или преимущественно населяют селитебные местообитания, т. е. считаются облигатными видами-синантропами (например, зеленая жаба *Bufo viridis*, домовый воробей *Passer domesticus*, белобрюхая белозубка *Crocidura leucodon* и др.). Другие виды, не относящиеся к видам-синантропам, но проходящие в настоящее время различные стадии синантропизации (что вызывает особый исследовательский интерес), названы нами спорадично-синантропными (серая жаба *Bufo bufo*, обыкновенный дубонос *Coccothraustes coccothraustes*, крот обыкновенный *Talpa europaea* и др.). Третья группа видов, обнаруживаемых в населенных пунктах, но не соответствующих в репродуктивный период критериям включения их в первые две группы, – случайные обитатели селитебного ландшафта, т. е. отнесены к эвритопно-синантропным видам (обыкновенный клест *Loxia curvirostra*, малая кутора *Neomys anomalus* и др.). Для них в условиях населенных пунктов характерны, как правило, редкая встречаемость и лишь спорадичное размножение. В четвертую группу включены виды, активно избегающие селитебные территории и вообще антропогенный ландшафт (глухарь *Tetrao urogallus*, рябчик *Bonasa bonasia*, серый журавль *Grus grus*, многие крупные виды ястребиных и др.)

Цель настоящей работы – изучение как в современном, так и в ретроспективном плане спорадично-синантропных видов наземных позвоночных животных юго-запада Беларуси, изменение состава и статуса которых в наибольшей степени отражает происходящие сейчас процессы синантропизации и урбанизации видов дикой фауны. Эти виды, так же как и виды синантропного экологического комплекса, обозначены и проанализированы как синантропное население селитебных территорий. Для удобства проведения сравнений разработаны количественные показатели – отражающие степень синантропности и степень синантропизации индексы, позволяющие определить таксономические, экологические, территориальные и другие группы позвоночных животных.

Материалы и методы исследования. Регулярные полевые исследования и эпизодические наблюдения проведены на 12 стационарах в 85 населенных пунктах Брестской области на юго-западе Беларуси. Исходные данные получены с помощью методов учета на маршрутах

и постоянных площадках наблюдений, также проведен целевой поиск скрытноживущих видов, изучены остатки питания хищных птиц и зверей, проанализированы данные литературы и различных ведомств.

Так как в работах других авторов экспертная оценка встречаемости видов дана по условной шкале, а не в виде результатов количественных учетов их численности, при проведении сравнительного анализа за весь изучаемый исторический период нами был осуществлен аналогичный подход. Для сравнительной характеристики обилия видов на исследованной территории в течение трех временных промежутков использован показатель статуса относительной численности (на основании условных категорий встречаемости) конкретных видов в целом для региона и отдельно для селитебных экосистем. Первая условная градация статусов относительной численности (многочисленный, обычный и т. д.) была применена на юго-западе Беларуси в начале XX в. [2]. В последующем в орнитологических работах авторы в целом придерживались такой же градации [3, 4]. Этот же принцип экспертной оценки статуса относительной численности соблюден и в настоящей работе при обобщении данных последнего изучаемого десятилетия.

Таким образом, результаты учетов и оценки частоты встречаемости привязаны к единой шкале, устанавливающей статус относительной численности (категорию встречаемости) вида со следующими градациями: размножение не установлено; размножение известно, но статус численности неясен; единичные регистрации; редкий (малочисленный); обычный; многочисленный (массовый); регистрация без фактов размножения. Состав видов, охваченных исследованиями и включенных в анализ, определяли исходя из ранее предложенной нами классификации, устанавливающей 4 градации видов по их отношению к селитебному ландшафту: виды-синантропы, спорадично-синантропные, эвритопно-синантропные и антропофобные виды [1]. Для характеристики синантропного населения позвоночных животных в целом и для расчета индексов синантропности и синантропизации использованы количественные данные, приведенные в предыдущей нашей работе [1].

Результаты и их обсуждение. В разные периоды XX в. на юго-западе Беларуси проводились более или менее репрезентативные исследования видового состава и оценки встречаемости (или статуса численности) позвоночных животных различных таксономических групп в основных ландшафтах, включая селитебные экосистемы [2–11]. Кроме того, в отношении птиц выполнен более глубокий анализ фауногенеза Беларуси и Восточной Европы в послеледниковый период, а также динамики орнитофауны в XX в. [9]. Изучение многолетних изменений в структуре синантропных и других экологических комплексов позвоночных животных проводилось и в сопредельных с Беларусью регионах [12–16]. Все это позволило нам дать сравнительную ретроспективную оценку изменений синантропного населения позвоночных за столетний период, прежде всего для юго-запада Беларуси.

В 1903–1910 гг. в д. Выжловичи (совр. Пинский район) и других местах южной части Брестской области проводил многолетние исследования В. Н. Шнитников [2]. В его книге содержатся не только оригинальные данные по птицам в первое десятилетие XX в., но и предпринята попытка ретроспективно оценить многолетнюю динамику численности видов птиц и других позвоночных животных на основании свидетельств местных натуралистов. Кроме того, этим автором на основании региональных фаунистических исследований впервые предложена биотопическая классификация видов птиц для территории Беларуси. К синантропным животным («мирским захребетникам» или близким к ним) В. Н. Шнитников уже тогда относил 29 видов птиц.

Первые данные о распределении и экологии позвоночных животных, главным образом птиц, приведены более чем в двух десятках статей немецких орнитологов и натуралистов, исследовавших юго-западную часть Беларуси в 1915–1918 гг., а именно бассейны рек Щара, Ясельда, Пина, Мухавец, окрестности Выгонощанского озера и Беловежской пуши. Статусы численности (категории встречаемости) выявленных видов птиц обобщены в большой обзорной статье О. Цедлица [17].

В середине XX в. исследования состава орнитофауны снова заметно активизировались [3, 4]. Кроме того, в этот период проведен ряд специальных исследований и других классов позвоночных животных на юго-западе Беларуси [5, 10, 11]. Данные перечисленных выше работ использо-

вали для сравнения с современными сведениями, полученными нами в течение последнего десятилетия. В табл. 1 на основании полученных нами, в том числе ранее [1, 7], данных отражено количество зарегистрированных в регионе видов позвоночных животных по состоянию на начало XXI в. с распределением по экологическим группам в зависимости от местообитания в антропогенном ландшафте в соседстве с человеком.

Как следует из табл. 1, к настоящему времени синантропное население позвоночных (синантропы и спорадично-синантропные виды) включает 42 вида млекопитающих, 104 вида птиц, 3 вида пресмыкающихся и 12 видов земноводных.

Таблица 1. Таксономическая структура экологических групп (по уровню синантропизации) позвоночных животных Брестской области в XXI в.

Table 1. Taxonomical structure of ecological groups (synantropization degree) of vertebrate animals in the Brest region in XXI century

Таксономический класс	К-во всех зарегистрированных в регионе видов	Размножающиеся виды							
		Всего		Эвритропно-синантропные и антропофобные виды		Спорадично-синантропные виды		Виды-синантропы	
		<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Амфибии	12	12	4,2	–	–	9	9,0	3	5,0
Рептилии	7	7	2,5	4	3,2	3	2,9	–	–
Птицы	278	197	69,1	93	75,0	69	68,3	35	58,3
Млекопитающие	71	69	24,2	27	21,8	20	19,8	22	36,7
Все наземные позвоночные животные	368	285	100	124	100	101	100	60	100

В селитебных местообитаниях довольно значительное количество (101 из 285) в общем составе размножающихся в регионе видов фауны составляет группа спорадично-синантропных видов, которые наряду с обитанием в естественных природных местообитаниях формируют устойчивые репродуктивные группировки в селитебном ландшафте. Это свидетельствует об активном развитии адаптации видов различных таксонов к условиям антропогенного ландшафта, в том числе и к урбанизированной среде. Логичное объяснение этому – все возрастающие темпы трансформации как естественных местообитаний, так и селитебных территорий и усиление урбанизации в зонах крупных и больших городов. Очевидно, что за период, охватываемый данными исследованиями, в регионе произошли существенные изменения в ландшафтно-экологической структуре селитебных экосистем: многократно увеличилась площадь городской застройки, появились новые типы зданий и сооружений (кирпичные, железобетонные многоэтажные строения), а также твердые покрытия дорог, улиц, площадей; исчезли или исчезают традиционные типы устройства сельских окрестностей, хозяйственных построек, бытовой инфраструктуры приусадебных участков. Характерные биотопические элементы и факторы среды современных населенных пунктов – моторный транспорт, закрытые канализационные сети, централизованные места сбора отходов, твердые дорожные покрытия, водоемы очистных сооружений, электроосвещение, мачтовые конструкции, каналы, мосты, животноводческие и иные технологические комплексы, промышленные зоны – в начале ушедшего столетия были редки или встречались в единичных населенных пунктах. Во второй половине XX в. протяженность искусственной гидрографической сети региона увеличилась более чем в 100 раз.

В табл. 2 приведены результаты обобщения литературных и собственных данных по составу и относительной численности спорадично-синантропных видов по состоянию на начало и середину XX в., а также на начало XXI в. Как следует из табл. 2, в течение прошедшего столетия в Брестской области появилось более 30 регионально новых видов позвоночных животных, в основном в связи с расширением их ареалов [3–6, наши данные]. Всего к началу XXI в. на юго-западе Беларуси установлено размножение 101 спорадично-синантропного вида. При этом в начале XX в. здесь отмечалось только 35 их видов, т. е. к настоящему времени их количество увеличилось почти в 3 раза (табл. 2). Однако такая существенная разница в числе видов

объясняется отчасти недостаточностью или отсутствием литературных данных по биотопической приуроченности прежде всего амфибий, рептилий и млекопитающих в начале XX в. Поэтому в табл. 2 мы применили обозначение «?» для тех случаев, когда литературных данных нет, но вид возможно или даже совершенно определенно обитал, но об этом нет упоминаний в литературных источниках или такие работы просто отсутствуют. Что касается птиц, то информация по ним за рассматриваемый ранний период достаточно полная [2–4, 5, 9, 17], поэтому отсутствие в публикациях данных о регистрации тех или иных видов птиц в гнездовой период в селитебном ландшафте может рассматриваться как факт, что они там действительно тогда не обитали.

Т а б л и ц а 2. Статусы относительной численности (категория встречаемости) спорадично-синантропных видов наземных позвоночных животных юго-запада Беларуси по оценкам в разные временные интервалы с 1907 по 2016 г.

T a b l e 2. The statuses of relative number (category of occurrence) of sporadically-synanthropic species of land vertebrate animals in the southwest of Belarus by estimates in different time intervals from 1907 to 2016

Спорадично-синантропный вид	Годы (десятилетия), статус относительной численности [источники информации]					
	1907–1917 гг.		1958–1968 гг.		2004–2016 гг.	
	для региона в целом	для селитебных экосистем	для региона в целом	для селитебных экосистем	для региона в целом	для селитебных экосистем
Краснобрюхая жерлянка <i>Bombina bombina</i>	0 [2]	?	+++ [10]	+++ [10]	+++	+++
Обыкновенная чесночница <i>Pelobates fuscus</i>	0 [2]	?	+++ [10]	+++ [10]	+++	+++
Серая жаба <i>Bufo bufo</i>	++++ [2]	?	+++ [5, 10]	+++ [5, 10]	+++	+++
Обыкновенная квакша <i>Hyla arborea</i>	++++ [2]	?	++ [5, 10]	0	+++	++
Озерная лягушка <i>Rana ridibunda</i>	++++ [2]	?	+++ [5, 10]	0	+++	+++
Прудовая лягушка <i>Rana lessonae</i>	+++ [2]	?	+++ [5, 10]	0	+++	+++
Травяная лягушка <i>Rana temporaria</i>	+++ [2]	?	++ [5]	0	++++	+++
Остромордая лягушка <i>Rana arvalis</i>	?	?	++++ [5, 10]	+++ [5, 10]	++++	+++
Обыкновенный тритон <i>Triturus vulgaris</i>	+++ [2]	?	+++ [10]	++ [10]	++	++
Прыткая ящерица <i>Lacerta agilis</i>	+++ [2]	?	+++ [5]	? [5]	+++	+++
Живородящая ящерица <i>Lacerta vivipara</i>	+++ [2]	?	+++ [5]	0	++	++
Обыкновенный уж <i>Natrix natrix</i>	++++ [2]	?	+++ [5]	0	+++	++
Большая поганка <i>Podiceps cristatus</i>	++ [2, 17]	–	++ [3], +++ [4]	?	++	++
Серая цапля <i>Ardea cinerea</i>	+ [17]	++ [2, 17]	+ [4], ++ [3]	+ [4], ++ [3]	+++	+++
Малая выпь <i>Ixobrychus minutus</i>	++ [2, 17]	+ [2]	0+ [3], 0++ [4]	?	++	+++
Большая выпь <i>Botaurus stellaris</i>	++ [2, 17]	++ [2]	0 [3], 0 [4]	?	++	+
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	++++ [2, 17]	–	+++ [3, 4]	?	+++	+++
Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i>	++++ [2, 17]	++++ [2, 17]	+++ [3, 4]	?	++	+++
Болотный лунь <i>Circus aeruginosus</i>	+++ [2, 17]	–	– [3], +++* [4]	?	+++	+
Обыкновенная пустельга <i>Falco tinnunculus</i>	++ [2, 17]	–	+++ [3], ++ [4]	?	++	++
Кобчик <i>Falco vespertinus</i>	++ [2]	+++ [2]	– [3, 4]	?	+*	+*
Серая куропатка <i>Perdix perdix</i>	+++ [2, 17]	+++ [2, 17]	+++ [3]	+++ [4]	+++	+++
Перепел <i>Coturnix coturnix</i>	+++ [2, 17]	+ [17]	+++ [3, 4]	?	++	+
Камышица <i>Gallinula chloropus</i>	+++ [2, 17]	++ [2]	+* [3], +++ [4]	+ [4]	+++	++
Лысуха <i>Fulica atra</i>	+++ [2], ++ [17]	–	+ [3], +++ [4]	+ [4]	+++	+++
Коростель <i>Crex crex</i>	+++ [2, 17]	++ [2, 17]	+++ [3, 4]	?	++	++
Погоныш <i>Porzana porzana</i>	++++ [2, 17]	++ [2, 17]	+++ [3, 4]	?	+++	+++
Малый зуек <i>Charadrius dubius</i>	+++ [2, 17]	+++ [2, 17]	+ [3], +++ [4]	?	+++	+++
Чибис <i>Vanellus vanellus</i>	++++ [2, 17]	–	+++ [3, 4]	0 [3]	+++	++
Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	++++ [2, 17]	+* [2, 17]	+++ [3, 4]	0 [4]	+++	++
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i>	++++ [2, 17]	++ [2, 17]	++ [3], +++ [4]	?	+	+
Травник <i>Tringa totanus</i>	++++ [2, 17]	++ [2, 17]	++ [3], +++ [4]	?	+++	+
Сизая чайка <i>Larus canus</i>	+* [17]	–	+* [4]	?	++	+
Озерная чайка <i>Chroicocephalus ridibundus</i>	++++* [2, 17]	–	– [3], + [4]	?	++++	++++
Речная крачка <i>Sterna hirundo</i>	++ [2, 17]	–	– [3], + [4]	?	+++	++

Продолжение табл. 2

Спорадично-синантропный вид	Годы (десятилетия), статус относительной численности [источники информации]					
	1907–1917 гг.		1958–1968 гг.		2004–2016 гг.	
	для региона в целом	для селитебных экосистем	для региона в целом	для селитебных экосистем	для региона в целом	для селитебных экосистем
Белошекая крачка <i>Chlidonias hybrida</i>	–	–	–	–	+	+
Черная крачка <i>Chlidonias niger</i>	++++ [17]	–	–[3], +++ [4]	?	++	++
Белокрылая крачка <i>Chlidonias leucopterus</i>	+++ [2]	–	+ [3], + [4]	?	++	+
Вяхирь <i>Columba palumbus</i>	++ [2], +++ [17]	+* [17]	+++ [3], ++ [4]	?	+++	+++
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i>	+++ [2, 17]	+++ [2]	+++ [3, 4]	+++ [3, 4]	+++	++
Серая неясыть <i>Strix aluco</i>	+++ [2, 17]	++ [2,17]	+++ [3, 4]	0 [4], ++ [3]	+++	++
Ушастая сова <i>Asio otus</i>	++ [2, 17]	++* [2, 17]	++ [3, 4]	?	+++	+++
Вертишейка <i>Jynx torquilla</i>	+++ [2, 17]	+++ [2, 17]	+++ [3, 4]	+++ [3, 4]	+++	+++
Пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i>	++++ [2, 17]	–	+++ [3, 4]	+++ [3, 4]	++++	+++
Малый дятел <i>Dendrocopos minor</i>	+++ [2, 17]	+++ [2, 17]	+++ [3, 4]	+ [3]	+++	++
Полевой жаворонок <i>Alauda arvensis</i>	++++ [2, 17]	–	++++ [3, 4]	0 [4]	++++	++
Береговая ласточка <i>Riparia riparia</i>	++++ [2], ++ [17]	+++ [2]	+++ [3, 4]	?	+++	++
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	+++ [2, 17]	–	+++ [3, 4]	?	+++	+++
Желтоголовая трясогузка <i>Motacilla citreola</i>	–	–	–	–	++	++
Зарянка <i>Erithacus rubecula</i>	+++ [2, 17]	–	+++ [3, 4]	?	++++	++
Обыкновенный соловей <i>Luscinia luscinia</i>	++++ [2, 17]	+++ [2]	+++ [3, 4]	++ [3]	+++	+++
Луговой чекан <i>Saxicola rubetra</i>	++ [2], +++ [17]	–	+++ [3, 4]	?	+++	+++
Черный дрозд <i>Turdus merula</i>	+++ [2, 17]	+++ [2]	+++ [3, 4]	?	++++	+++
Певчий дрозд <i>Turdus philomelos</i>	+++ [2, 17]	+ [17]	+++ [3, 4]	?	++++	++
Речной сверчок <i>Locustella fluviatilis</i>	+++ [2, 17]	+++ [2]	+* [3, 4]	?	+++	++
Болотная камышевка <i>Acrocephalus palustris</i>	+++ [2, 17]	–	+* [3, 4]	?	++++	+++
Дроздовидная камышевка <i>Acrocephalus arundinaceus</i>	++++ [2] +++ [17]	–	++ [3], +++ [4]	?	+++	+++
Тростниковая камышевка <i>Acrocephalus scirpaceus</i>	+++ [2, 17]	–	+* [3, 4]	?	+++	+++
Серая славка <i>Sylvia communis</i>	+++ [2, 17]	+++ [2]	++ [3], +++ [4]	++ [3]	+++	+++
Славка-черноголовка <i>Sylvia atricapilla</i>	+++ [2, 17]	+++ [2, 17]	+++ [3, 4]	++ [3, 4]	+++	+++
Ястребиная славка <i>Sylvia nisoria</i>	+++ [2], +++ [17]	+++ [2, 17]	++ [3], +++ [4]	++ [4]	++	++
Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	+++ [2, 17]	+++ [2]	+++ [3, 4]	++ [3]	+++	++
Пеночка-теньковка <i>Phylloscopus collybita</i>	+++ [2, 17]	–	+++ [3, 4]	?	++++	+++
Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i>	++ [2, 17]*	–	+++ [3], 0 [4]	?	++	++
Лазоревка <i>Parus caeruleus</i>	+++ [2, 17]	++ [2, 17]	+++ [3, 4]	++ [3]	+++	++++
Белая лазоревка <i>Parus cyanus</i>	++ [2, 17]	–	+ [4]	?	+	+
Большая синица <i>Parus major</i>	+++ [2, 17]	–	+++ [3, 4]	++ [3, 4]	++++	++++
Обыкновенный ремез <i>Remiz pendulinus</i>	++ [2]	–	++ [4]	?	++	++
Обыкновенная иволга <i>Oriolus oriolus</i>	+++ [2, 17]	+++ [2]	+++ [3, 4]	++ [3, 4]	+++	++
Обыкновенный поползень <i>Sitta europaea</i>	+++ [2, 17]	–	+++ [3, 4]	0 [3]	+++	++
Обыкновенная пищуха <i>Certhia familiaris</i>	+++ [2, 17]	+++ [2]	++ [3, 4]	?	+++	++
Обыкновенный жулан <i>Lanius collurio</i>	+++ [2, 17]	+++ [2]	+++ [3, 4]	+ [3], +++ [4]	+++	+++
Сорока <i>Pica pica</i>	++ [2, 17]	–	++ [3, 4]	?	+++	++++
Серая ворона <i>Corvus corone</i>	+++ [2, 17]	–	++ [3], +++ [4]	?	+++	++++
Сойка <i>Garrulus glandarius</i>	++++ [2, 17]	–	+++ [3, 4]	?	++++	+++
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i>	++++ [2, 17]	0 [2]	++++ [3, 4]	+++ [3, 4]	++++	++++
Обыкновенная чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i>	+++ [2, 17]	–	+* [3]	+* [3]	+++	++
Обыкновенный дубонос <i>Coccothraustes coccothraustes</i>	+++ [2] ++ [17]	+++ [2]	+* [3], 0* [4]	+ [3]	+++	+++
Обыкновенная овсянка <i>Emberiza citrinella</i>	++++ [2, 17]	+++ [2, 17]	+++ [3, 4]	+++ [3], ++ [4]	++++	++++
Тростниковая овсянка <i>Emberiza schoeniclus</i>	+++ [2, 17]	–	+++ [3, 4]	?	++	++
Садовая овсянка <i>Emberiza hortulana</i>	+++ [2, 17]	+++ [2, 17]	+++ [3], + [4]	+++ [3]	+	+
Обыкновенный крот <i>Talpa europaea</i>	0 [2]	?	+++ [11]	+++ [11]	+++	++++
Обыкновенная бурозубка <i>Sorex araneus</i>	0 [2]	?	+++ [11]	++ [11]	+++	+++

Окончание табл. 2

Спорадично-синантропный вид	Годы (десятилетия), статус относительной численности [источники информации]					
	1907–1917 гг.		1958–1968 гг.		2004–2016 гг.	
	для региона в целом	для селитебных экосистем	для региона в целом	для селитебных экосистем	для региона в целом	для селитебных экосистем
Малая бурозубка <i>Sorex minutus</i>	0 [2]	?	+++ [11]	0 [11]	+++	+++
Обыкновенная кутора <i>Neomis fodiens</i>	0 [2]	?	+++ [11]	++ [11]	+++	++
Бурый ушан <i>Plecotus auritus</i>	0 [2]	?	0 [11]	0 [11]	+++	+++
Рыжая вечерница <i>Nyctalus noctula</i>	0 [2]	?	+++ [11]	+ [11]	+	+++
Енотовидная собака <i>Nyctereutes procyonoides</i>	–	–	+++ [11]	–	++++	+
Ласка <i>Mustela nivalis</i>	+++ [2]	?	+++ [11]	+++ [11]	+++	++
Речной бобр <i>Castor fiber</i>	0 [2]	–	++ [11]	– [5, 11]	+++	+++
Обыкновенная белка <i>Sciurus vulgaris</i>	0 [2]	?	+++ [11]	?	+++	+++
Полевая мышь <i>Apodemus agrarius</i>	0 [2]	?	++++ [11]	0 [11]	++++	++++
Желтогорлая мышь <i>Apodemus flavicollis</i>	?	?	+++ [11]	0 [11]	++++	+++
Европейская мышь <i>Apodemus silvaticus</i>	0 [2]	?	0 [11]	?	+++	+++
Лесная мышь <i>Apodemus uralensis</i>	?	?	?	?	++	++
Мышь-малютка <i>Micromys minutus</i>	0 [2]	?	0 [11]	?	+++	+++
Водяная полевка <i>Arvicola amphibius</i>	0 [2]	?	++++ [11]	+++ [11]	++	+
Полевка-экономка <i>Microtus oeconomus</i>	?	?	0 [11]	0 [11]	++++	+++
Обыкновенная полевка <i>Microtus arvalis</i>	0 [2]	?	+++ [11]	+++ [11]	++++	+++
Подземная полевка <i>Microtus subterraneus</i>	?	?	+ [11]	?	++	++
Ондатра <i>Ondatra zibethicus</i>	–	–	0 [11]	?	++	++
Всего отмечено спорадично-синантропных видов в селитебных местообитаниях		37		46		101

Примечание. Статус относительной численности в селитебных экосистемах: «–» – вид отсутствует; 0 – размножение известно, но неясен статус численности; + – единичные регистрации; ++ – редкий (малочисленный); +++ – обычный; ++++ – многочисленный (массовый); * – регистрации без фактов размножения; ? – сведения о регистрациях отсутствуют.

По сравнению с началом XX в. синантропное население (виды-синантропы и спорадично-синантропные виды) гнездящихся птиц увеличилось в целом на 59 видов, что обусловлено, во-первых, проникновением на территорию Брестской области регионально новых видов-синантропов и их гнездованием (кольчатая горлица *Streptopelia decaocto*, сирийский дятел *Dendrocopos syriacus*, горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros*, европейский вьюрок *Serinus serinus* и др. [1, 4]); во-вторых, появлением в регионе новых спорадично-синантропных видов на гнездовании и формированием их синантропных группировок (сизая чайка *Larus canus*, озерная чайка *Chroicocephalus ridibundus*, белошекая крачка *Chlidonias hybrida*, обыкновенная чечевича *Carpodacus erythrinus*, желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola* (табл. 2)); в-третьих, формированием устойчивых синантропных группировок аборигенных гнездящихся видов, также перешедших в разряд спорадично-синантропных видов (крякva *Anas platyrhynchos*, большая поганка *Podiceps cristatus*, болотный лунь *Circus aeruginosus*, обыкновенная пустельга *Falco tinnunculus*, перепел *Coturnix coturnix*, камышница *Gallinula chloropus*, лысуха *Fulica atra*, коростель *Crex crex*, погоныш *Porzana porzana*, чибис *Vanellus vanellus*, травник *Tringa totanus*, речная крачка *Sterna hirundo*, черная крачка *Chlidonias niger*, белокрылая крачка *Chlidonias leucopterus* и др. (табл. 2)).

Несмотря на преобладание в настоящее время у птиц синантропизации как экологического тренда, у отдельных их видов отмечается и обратный процесс – уход популяций или вида в целом от синантропности к нативности. Примером может служить серая цапля *Ardea cinerea*, которая по месту гнездования в начале XX в. была исключительно синантропным видом, а сейчас стала типичным представителем спорадично-синантропных видов с тенденцией к эвритопности [1, 2, 17, наши данные]. По определению И. М. Громова и М. А. Ербаева [14], такие популяции, так же как у крыс и других млекопитающих, называются экзантропными. У серой цапли причиной экзантропизации является изменение направленности антропоического фактора – от защиты к преследованию со стороны человека, поскольку в начале XX в. редкие гнездовые колонии

серой цапли сохранялись только в парках крупных магнатских имений [2, 17], где к ним относились благосклонно. В последние же десятилетия серая цапля преследуется охотниками как нежелательный вид для рыбного хозяйства, поэтому основные гнездовья ее находятся в труднодоступных естественных биотопах.

Из состава синантропного населения в настоящее время исключены кобчик *Falco vesprtinus*, а также вид-синантроп – сплюшка *Otus scops* (причина – исчезновение этих птиц в качестве регулярно гнездящихся в регионе видов). Однако следует отметить, что в 2013–2016 гг. получены сведения о единичных случаях регистрации особей этих видов и даже сезонной инвазии кобчика на юго-западе Беларуси.

Население позвоночных животных селитебных местообитаний за столетие увеличилось также не менее чем на 10 видов млекопитающих, т. е. на 28 % от видового состава этой группы в начале XX в. Это произошло за счет проникновения на территорию Брестской области и натурализации здесь ряда регионально новых видов-синантропов (серый ушан *Plecotus austriacus*, средиземноморский нетопырь *Pipistrellus kuhlii*); синантропизации ряда аборигенных видов и формирования их устойчивых синантропных группировок (рыжая вечерница *Nyctalus noctula*, речной бобр *Castor fiber*, обыкновенная белка *Sciurus vulgaris*, рыжая полевка *Myodes glareolus* и др.), а также образования синантропных группировок некоторыми вселенцами (енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides*, ондатра *Ondatra zibethicus*) (табл. 2).

В зоогеографическом плане обращает на себя внимание тот факт, что почти все виды позвоночных животных, недавно проникшие на территорию Брестской области с юга и запада (фазан *Phasianus colchicus*, кольчатая горлица *Streptopelia decaocto*, сипуха *Tyto alba*, сирийский дятел *Dendrocopos syriacus*, полевой конек *Anthus campestris*, горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros*, черноголовый чекан *Saxicola torquatus*, европейский вьюрок *Serinus serinus*, малая белозубка *Crocidura suaveolens*, белобрюхая белозубка *Crocidura leucodon*, серый ушан *Plecotus austriacus*, средиземноморский нетопырь *Pipistrellus kuhlii*), относятся к видам-синантропам [1]. Исключением стала только белошекая крачка *Chlidonias hybrida*, которая появилась в регионе исследований с западного направления и отнесена к группе спорадично-синантропных видов. Виды северо-восточного или восточного направлений расселения в регионе (белая лазоревка *Parus cyanus*, желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola*, обыкновенная чечевица *Carpodacus erythrinus*), напротив, относятся в основном к группе спорадично-синантропных (табл. 2).

Кроме изменения видового состава для синантропного населения позвоночных животных юго-запада Беларуси за столетний период было характерно и изменение относительной численности разных видов. Насколько можно судить по состоянию спорадично-синантропных видов амфибий и рептилий, издавна регистрируемых в селитебном ландшафте, в течение последних 50 лет их относительная численность увеличилась по меньшей мере у 7 из 12 видов (табл. 2). Среди птиц, которые составляют основную долю спорадично-синантропных видов позвоночных региона, значительно увеличилась численность большой *Botaurus stellaris* и малой *Ixobrychus minutus* выпи, кряквы *Anas platyrhynchos*, лысухи *Fulica atra*, болотного луня *Circus aeruginosus*, обыкновенной пустельги *Falco tinnunculus*. Еще в середине XX в. численность этих видов в селитебных экосистемах региона была крайне низкая, а в настоящее время она выше и продолжает увеличиваться не в нативных местообитаниях, а именно в их селитебных аналогах. Увеличение численности в селитебных станциях характерно также для 14 мелких видов воробьиных птиц, обитающих в древесно-кустарниковых и прибрежных станциях, – желтой трясогузки *Motacilla flava*, зарянки *Erithacus rubecula*, лазоревки обыкновенной *Parus caeruleus*, мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, тростниковой камышевки *Acrocephalus scirpaceus*, обыкновенной чечевицы *Carpodacus erythrinus* и др. (табл. 2).

В последние 50 лет среди спорадично-синантропных видов млекопитающих наиболее значительно увеличилась численность в селитебных экосистемах рыжей вечерницы, обыкновенной белки и 5 видов мелких мышевидных грызунов – полевой мыши *Apodemus agrarius*, желтогорлой мыши *Apodemus flavicollis*, европейской мыши *Apodemus sylvaticus*, мыши-малютки *Micromys minutus* и полевки-экономки *Microtus oeconomus* (табл. 2).

Сравнение статусов относительной численности 101 спорадично-синантропного вида позвоночных животных (табл. 2) в последнее десятилетие показало следующие результаты: для региона в целом многочисленные виды составили 18,8 %, обычные – 54, редкие (малочисленные) – 21, очень редкие (единичные) – 6 %. Для селитебных экосистем эти виды распределились в ином порядке: многочисленные – 9 %, обычные – 43, редкие – 35, очень редкие – 13 %. Сравнительный анализ показал вполне закономерное преобладание (48 %) редких и очень редких видов спорадично-синантропных представителей фауны именно в селитебных экосистемах. В регионе в целом этот показатель составил только 27 %.

Из приведенных выше данных следует, что синантропизация животного населения региона или фауны в целом представляет собой процесс, который происходит во времени и пространстве, а его параметры могут характеризовать как их текущую адаптированность, так и их адаптируемость к антропогенному ландшафту. В связи с этим на основании расчета соотношения числа видов-синантропов и эвритопно-синантропных видов с общим числом видов таксона (табл. 3) нами предлагается показатель степени синантропизации (DS), выводимый из двух простых, но, на наш взгляд, показательных индексов: индекса синантропности таксона ($I_{\text{син}}$) как отношения числа размножающихся видов-синантропов (CB) к общему числу размножающихся видов (PB) ($I_{\text{син}} = \frac{CB}{PB}$) и индекса синантропизации ($I'_{\text{син}}$) как отношения числа спорадично-синантропных видов (CC) к общему числу размножающихся в регионе видов таксона, за исключением видов-синантропов ($I'_{\text{син}} = \frac{CC}{PB - CB}$).

Индекс синантропности отражает долю синантропных видов в составе какой-либо таксономической или экологической группы в конкретном регионе, в то время как индекс синантропизации показывает активность процесса синантропизации среди остальных, кроме синантропных, видов естественных местообитаний в регионе на современном этапе. На основании данных индексов количественно рассчитывается степень синантропизации как фауны в целом, так и отдельных таксономических или экологических групп животных по формуле $DS = \frac{I_{\text{син}} + I'_{\text{син}}}{2}$.

Показатель степени синантропизации стремится к 1.

Т а б л и ц а 3. Оценка синантропизации и синантропности таксономических групп позвоночных животных на территории Брестской области за последнее десятилетие
T a b l e 3. Estimation of synantropization and synanthropic of taxonomical groups of vertebrate animals in the territory of the Brest region for the last decade

Показатель	Таксономический класс позвоночных							
	Амфибии		Рептилии		Птицы		Млекопитающие	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Число размножающихся видов	12	100	7	100	197	100	69	100
В том числе:								
эвритопно-синантропные и антропофобные виды	–	–	4	57,1	93	47,2	27	39,1
спорадично-синантропные виды	9	75,0	3	42,9	69	35,0	20	29,0
виды-синантропы [1]	3	25,0	–	–	35	17,8	22	31,9
Индекс синантропности	0,25		0		0,17		0,31	
Индекс синантропизации	1		0,43		0,42		0,41	
Степень синантропизации	0,62		0,22		0,29		0,36	

В табл. 3 показаны значения названных индексов и в целом степени синантропизации по классам позвоночных животных. Наибольшее значение ($DS = 0,62$) степени синантропизации характерно для амфибий, так как все виды этого класса на территории Брестской области в той или иной мере проявляют тяготение к населенным пунктам. В силу упомянутых выше факторов индекс синантропности у рептилий оказался нулевым, а степень синантропизации имеет минимальное значение из всех классов наземных позвоночных. В группе млекопитающих преобладание видов-синантропов по сравнению со спорадично-синантропными видами, а также

наибольший индекс синантропности достигаются за счет мелких млекопитающих – грызунов и насекомоядных, а также рукокрылых – специфической группы позвоночных животных.

Анализ изменения состава и статуса относительной численности видов исследуемых таксонов в селитебных местообитаниях позволяет оценить общую синантропизацию позвоночных региона, определяемую долей и соотношением числа синантропных и спорадично-синантропных видов в общем составе видов на уровне таксономических классов на исследуемой территории. Исходя из данных табл. 3, среди наземных позвоночных животных наибольшая степень синантропизации свойственна амфибиям, так как все представители этого класса животных относятся либо к видам-синантропам, либо к спорадично-синантропным. Одна из экологических причин высокой степени синантропизации амфибий – наличие оптимальных зимовальных стадий и нерестовых мелководий именно в населенных пунктах. Почти для половины видов амфибий Брестской области, зимующих на суше, северная и северо-восточная границы ареала проходят в 100–400 км от границ Брестской области. За исключением 4 зимующих в водоемах видов лягушек, зимовки остальных 9 видов амфибий проходят в наземных стадиях: норах, пнях, лесной подстилке, антропогенных убежищах. С учетом того, что в некоторые зимы промерзание почвы даже на крайнем юго-западе региона (г. Брест) достигает 1 м и более (зима 2012–2013 гг.), гибель амфибий в естественных стадиях зимой может быть весьма высока.

Синантропизации амфибий способствует и трофический фактор. До недавнего времени в сельских населенных пунктах с развитым приусадебным животноводством амфибии и рептилии имели более разнообразную, обильную и доступную кормовую базу за счет скопления различных беспозвоночных (копрофагов, некрофагов, фитофагов) на таких благоприятных для охоты местах, как выгоны, места прогона скота и прочие участки с деградированным травянистым покровом [10, наши данные]. Благодаря сооружению каналов, прудов и расширению территорий селитебных экосистем в XX в. наблюдалось заметное продвижение на север ареалов остромордой лягушки *Rana arvalis*, краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* [12]. Все из 112 обследованных нами мест водоемов скота на стационарах исследований в пределах населенных пунктов использовались амфибиями для нереста (откладки икры). Наряду с микроклиматическим и кормовым факторами сохранению наземных амфибий в селитебных местообитаниях способствовало и доброжелательное отношение людей, выражающееся в традиционном «табу» на истребление этих животных.

Все виды рептилий, за исключением болотной черепахи *Emys orbicularis*, также зимуют на суше. Однако виды змей, в силу негативного отношения людей, не смогли сформировать синантропные группировки. Исключением в некоторых местах может считаться уж обыкновенный *Natrix natrix*, но и его численность практически всегда резко возрастает в уже обезлюдивших приречных деревнях (Бобровичи, Коробье, Большая Соя). Наиболее устойчивая зимовальная группировка ужа численностью более 100 особей на площади в 100 м² обнаружена нами под строением склада ядохимикатов и минеральных удобрений около д. Орхово Брестского района, т. е. на территории, доступ к которой для людей ограничен.

Одним из значительных факторов, сдерживающих заселение селитебных территорий амфибиями и рептилиями, является хищничество по отношению к ним домашней птицы, прежде всего кур. Поэтому все медленно передвигающиеся виды амфибий и рептилий – жабы, тритоны, чесночница обыкновенная *Pelobates fuscus*, жерлянка краснобрюхая *Bombina bombina*, квакша обыкновенная *Hyla arborea*, живородящая ящерица *Lacerta vivipara*, лягушки – в условиях населенных пунктов ведут ночной, древесный или водный образ жизни. В обезлюдивших секторах деревень, напротив, представители амфибий и рептилий активны в разное время суток, причем к ним нередко присоединяются и антропофобные виды рептилий – гадюка обыкновенная *Vipera berus* и веретеница ломкая *Anguis fragilis* (деревни Близная, Бобровичи, Коробье, Стахово, Дубрава).

Таким образом, из 197 видов птиц, в течение последнего столетия отмеченных как гнездящиеся в Брестской области, к 2016 г. выделены 35 видов-синантропов, 69 спорадично-синантропных видов и 93 эвритопно-синантропных и антропофобных вида (см. табл. 1, 3). В течение XX в. на территории Брестской области наблюдалось не только увеличение числа, но и изменение

соотношения видов птиц в группах по степени синантропности. При этом достаточно быстрыми темпами происходили как переход аборигенных видов естественных биотопов к обитанию в урбанизированном ландшафте, так и пополнение состава сугубо синантропными видами, расселяющимися из-за пределов территории региона. За этот период число видов-синантропов птиц увеличилось от 21 до 35, а число спорадично-синантропных видов – от 37 до 69.

В отношении многих видов млекопитающих на начало XX в. нет точных сведений, но по данным более поздних литературных источников [5–7, 11, 12] их синантропизация также шла достаточно активно. При этом среди млекопитающих в настоящее время преобладают виды-синантропы, составляя 31,9 % от общего видового состава этой группы (табл. 3). В общем, за последнее столетие численность синантропных видов млекопитающих увеличилось не менее чем на 28 %, птиц – на 129 %.

Экологическая структура размножающейся совокупности видов наземных позвоночных животных региона в XXI в. выглядит следующим образом: всего видов-синантропов – 60 (21 % от всей совокупности), всего спорадично-синантропных видов – 101 (35 %), всего эвритопно-синантропных и антропофобных видов – 124 (44 %). Среди размножающихся 285 видов наземных позвоночных животных более половины составляют птицы (197 видов). В этом же классе и наибольшее абсолютное число видов синантропной экологической группы (виды-синантропы) – 35, спорадично-синантропных видов – 69.

Закключение. В течение последнего столетия в селитебных экосистемах юго-запада Беларуси наблюдается значительное увеличение числа обитающих там видов позвоночных животных, главным образом за счет млекопитающих и птиц. В современной структуре спорадично-синантропных видов наземных позвоночных животных региона (101 вид) многочисленные виды составляют 13 %, обычные – 45, редкие – 35, очень редкие – 7 %.

За последнее столетие на юго-западе Беларуси наблюдается заметный рост синантропизации видов наземных позвоночных животных. В течение этого периода численность синантропных и спорадично-синантропных видов млекопитающих увеличилась не менее чем на 28 %, птиц – на 129 % (от 45 до 104 видов).

Предлагаемый нами показатель степени синантропизации, рассчитываемый для таксономических или экологических групп позвоночных, позволяет констатировать, что в настоящее время в юго-западной части Беларуси процессу синантропизации в наибольшей степени подвержены земноводные (степень синантропизации 0,62), наименьшей – рептилии (0,22), а птицы и млекопитающие занимают промежуточное положение (соответственно 0,29 и 0,36).

Новые виды позвоночных животных, расселяющиеся на территорию Брестской области в последнее столетие с северного и северо-восточного направлений, относятся в основном к эвритопным видам, с южного и юго-западного – к синантропным видам.

Список использованных источников

1. Демянчик, В. В. Синантропный экологический комплекс позвоночных животных Белорусского Полесья, структура и критерии его выделения / В. В. Демянчик, М. Е. Никифоров // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2017. – № 3. – С. 7–17.
2. Шнитников, В. Н. Птицы Минской губернии / В. Н. Шнитников. – М. : Типолитограф. т-ва И. Н. Кушнеров и К^о, 1913. – 475 с.
3. Дацкевич, В. А. Исторический очерк и некоторые итоги орнитологических исследований в Беловежской пуше (1945–1985 гг.) / В. А. Дацкевич. – Витебск : Витеб. гос. ун-т, 1998. – 115 с.
4. Долбик, М. С. Птицы Белорусского Полесья / М. С. Долбик. – Минск : Изд-во Акад. наук БССР, 1959. – 268 с.
5. Воронин, Ф. Н. Фауна Белоруссии и охрана природы / Ф. Н. Воронин. – Минск : Выш. шк., 1967. – 417 с.
6. Бурко, Л. Д. Позвоночные животные Беларуси : учеб. пособие / Л. Д. Бурко, В. В. Гричик. – Минск : Белорус. гос. ун-т, 2005. – 391 с.
7. Демянчик, В. Т. Дикие животные в сооружениях человека / В. Т. Демянчик, В. В. Демянчик. – Брест : Альтернатива, 2008. – 204 с.
8. Красная книга Республики Беларусь. Животные: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных / редкол. : И. М. Качановский (пред.) [и др.]. – 4-е изд. – Минск : Беларус. энцыкл., 2015. – 320 с.
9. Никифоров, М. Е. Формирование и структура орнитофауны Беларуси / М. Е. Никифоров. – Минск : Белорус. наука, 2008. – 297 с.

10. Пикулик, М. М. Земноводные Белоруссии / М. М. Пикулик. – Минск : Наука и техника, 1985. – 484 с.
11. Сержанин, И. Н. Млекопитающие Беларуси / И. Н. Сержанин. – Минск: Изд-во Акад. наук БССР, 1961. – 320 с.
12. Гладков, Н. А. Животные культурных ландшафтов / Н. А. Гладков, А. К. Рустамов. – М. : Мысль, 1975. – 218 с.
13. Горбань, Л. И. Земноводні Шацького нацыянальнага прыроднага парку та іх охорона / Л. И. Горбань // Наук. вісн. Волинск. нац. ун-ту ім. Лесі Українкі. Сер. Біол. науки. – 2009. – № 2. – С. 198–200.
14. Громов, Е. М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / Е. М. Громов, М. А. Ербаева. – СПб. : Зоол. ин-т Рос. акад. наук, 1995. – 520 с.
15. Загороднюк, І. Ссавці східних областей України: склад та історичні зміни фауни / І. Загороднюк // Праці Теріологічної шк. – 2006. – Вип. 7. – С. 217–259.
16. Atlas ptaków lęgowych Lubelszczyzny / Ja. Wójcik [i in.]. – Lublin : Lubelskie t-wo ornitologiczne, 2005. – 511 s.
17. Zedlitz, O. Die Avifauna des westlichen Pripjet-Stümpfes im Lichte der Forschung Deutscher Ornithologen in dem Jahren 1915–1918 / O. Zedlitz // J. für Ornithologie. – 1920. – Jg. 68, N 2. – S. 177–235 ; N 3/4. – S. 350–388 ; 1921. – Jg. 69, N 1. – S. 50–90 ; N 3. – S. 269–406.

References

1. Demianchyk V. V., Nikiforov M. E. Synanthropic ecological complex and structure of the population of vertebrate animals of residential territories of Belarusian Polesye. *Vesti Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2017, no. 3, pp. 7–17 (in Russian).
2. Shnitnikov V. N. *Birds of Minsk province*. Moscow, Tipolitography of the partnership of I. N. Kushnerov and Co. Publ., 1913. 475 p. (in Russian).
3. Datskevich V. A. *Historical feature article and some results of ornithological researches in Bialowieza Forest (1945–1985 years)*. Vitebsk, Publishing house of Vitebsk State University, 1998. 115 p. (in Russian).
4. Dolbik M. S. *Birds of the Belarussian Polesie*. Minsk, Publishing house of Academy of Sciences of BSSR, 1959. 268 p. (in Russian).
5. Voronin F. N. *Fauna of Belarus and nature protection*. Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1967. 417 p. (in Russian).
6. Burko L. D., Grichik V. V. *Vertebrate animals of Belarus*. Minsk, Publishing house of Belarusian State University, 2005. 391 p. (in Russian).
7. Demianchyk V. T. Demianchyk V. V. *Wild animals in constructions of people*. Brest, Al'ternativa Publ., 2008. 204 p. (in Russian).
8. Kachanovskii I. M. *Red Data Book. Animals: the rare and under the threat of disappearance species of wild animals. 4th ed.* Minsk, Belaruskaya entsyklopedyya Publ., 2015. 320 p. (in Russian).
9. Nikiforov M. E. *Forming and structure of avifauna of Belarus*. Minsk, Belorusskaya nauka Publ., 2008. 297 p. (in Russian).
10. Pikulik M. M. *Amphibious of Belarus*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1985. 484 p. (in Russian).
11. Serzhanin I. N. *Mammals of Belarus*. Minsk, Publishing house of Academy of Sciences of BSSR, 1961. 320 p. (in Russian).
12. Gladkov N. A., Rustamov A. K. *Animals of cultural landscapes*. Moscow, Mysl' Publ., 1975. 218 p. (in Russian).
13. Gorban' L. I. Amphibious of Shatsky National park and their protection. *Naukovii visnik Volyns'kogo natsional'nogo universitetu imeni Lesi Ukrainki Seriya Biologichni nauki* [Proceedings of the Volyn National University named after Lesia Ukrainka. Series of Biological Sciences], 2009, no. 2, pp. 198–200 (in Ukrainian).
14. Gromov E. M., Erbaeva M. A. *Mammals fauna of Russia and adjacent territories. Hare and rodents*. Sankt Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 1995. 520 p. (in Russian).
15. Zagorodnyuk I. Mammals of the eastern regions of Ukraine: composition and historical changes. *Pratsi Teriologichnoi shkoli = Proceedings of the Theriological School*, 2006, iss. 7, pp. 217–259 (in Ukrainian).
16. Wójcik J., Biaduń W., Buczek T., Piotrowska M. *Atlas of nesting birds of the passerines of Lubelshchyna*. Lublin, Lublin ornithological community, 2005. 511 p. (in Polish).
17. Zedlitz O. Avifauna of the western Pripyat bogs in the vision of German ornithology researches in 1915–1918 years. *Journal für Ornithologie* [Journal of Ornithology], 1920, Jg. 68, no. 2, pp. 177–235, no. 3/4, pp. 350–388; 1921, Jg. 69, no. 1, pp. 50–90, no. 3, pp. 269–406 (in German).

Информация об авторах

Демянчык Віктор Віктаравіч – мл. науч. супрацоўнік. Палескі аграарна-экалагічны інстытут НАН Беларусі (ул. Маскоўская, 204/1-1, 224021, г. Брэст, Рэспубліка Беларусь). E-mail: koktebel.by@mail.ru

Нікіфорав Міхаіл Ефімавіч – акадэмік, д-р біол. навук, акадэмік-секратар. Научно-практычны цэнтр НАН Беларусі па біярэсурсам (ул. Акадэміцкая, 27, 220072, Мінск, Рэспубліка Беларусь). E-mail: nikif@tut.by

Information about the authors

Victor V. Demianchyk – Junior researcher. Polesie Agrarian Ecological Institute of the National Academy of Sciences of Belarus (204/1-1, Moscovskaya Str., 224021, Brest, Republic of Belarus). E-mail: koktebel.by@mail.ru

Michail E. Nikiforov – Academician, D. Sc. (Biol.), Academician-Secretary. Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nikif@tut.by

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 577.21:631.527:633.367

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-298-306>

Поступила в редакцию 26.02.2018

Received 26.02.2018

**Е. Н. Сысолятин¹, Н. В. Анисимова¹, О. Г. Бабак¹, В. С. Анохина²,
И. Ю. Романчук², А. В. Кильчевский¹**

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

²*Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь*

АНАЛИЗ МЕЖСОРТОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА ЛЮПИНА ЖЕЛТОГО (*LUPINUS LUTEUS* L.) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ EST-SSR И SRAP-RGA МАРКЕРОВ

Аннотация. Показана эффективность применения EST-SSR маркеров для дифференциации образцов люпина желтого. Отобраны EST-SSR маркеры с высокими и умеренными значениями PIC (0,64–0,49) – 2itg50945, 2itg03938, 2itg20349, 2itg14694, 2itg26293, 2itg45631, пригодные для выявления генетического полиморфизма.

Установлены достоверные корреляции фрагментов EST-SSR профилей с отдельными признаками продуктивности в расщепляющихся гибридных популяциях F₂ от межсортных скрещиваний люпина желтого.

Ключевые слова: люпин желтый, EST-SSR, SRAP-RGA, признаки продуктивности

Для цитирования: Анализ межсортного полиморфизма люпина желтого (*Lupinus luteus* L.) с использованием EST-SSR и SRAP-RGA маркеров / Е. Н. Сысолятин [и др.] // Вес. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биял. навук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 298–306. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-298-306>

E. N. Sysoliatin¹, N. V. Anisimova¹, O. G. Babak¹, V. S. Anokhina², I. Yu. Romanchuk², A. V. Kilchevsky¹

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

²*Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus*

ESTIMATION OF EST-SSR AND SRAP-RGA MARKERS FOR GENOTYPING YELLOW LUPIN (*LUPINUS LUTEUS* L.)

Abstract. 14 SRAP-RGA primer combinations and 8 EST-SSR markers were tested on the collection of 10 different yellow lupine samples. The most efficient primers for intravarietal differentiation of yellow lupine were distinguished according their parameters.

Reliable correlations were determined between the presence of EST-SSR fragments and some characteristics of productivity in hybrid (F₂) yellow lupine populations.

Keywords: yellow lupin, marker, EST-SSR, SRAP-RGA, traits of productivity

For citation: Sysoliatin E. N., Anisimova N. V., Babak O. G., Anokhina V. S., Romanchuk I. Yu., Kilchevsky A. V. Estimation of EST-SSR and SRAP-RGA markers for genotyping yellow lupin (*Lupinus luteus* L.). *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 298–306 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-298-306>

Введение. Среди актуальных задач агропромышленного комплекса Беларуси – производство качественных высокобелковых кормов. Главным источником обогащения кормов растительным белком являются бобовые культуры, в том числе представители рода *Lupinus*.

Люпин желтый (*L. luteus*) по содержанию белка в семенах и зеленой массе лидирует среди зернобобовых культур. Содержание протеина в семенах может достигать 42–44 %, в сухом веществе зеленой массы – 20 % [1, 2]. Высокое содержание белка, сбалансированного по аминокислотному составу, и практически полное отсутствие ингибиторов трипсина повышают кормовую ценность люпина желтого и определяют преимущества этой культуры в производстве разнообразных видов кормов – травянистых, зернофуража, комбикормов.

Люпин желтый неприхотлив в возделывании, благополучно произрастает без дополнительного внесения минеральных азотных удобрений. Высокая симбиотическая азотфиксация и способность полноценно развиваться на слабокислых почвах обеспечивают преимущество люпина по урожайности зерна, зеленой массы и сбору белка с гектара на бедных почвах по сравнению с другими бобовыми.

Учитывая многочисленные достоинства люпина желтого, очевидна необходимость расширения его посевных площадей и объемов производства. Необходимым условием этого процесса является создание новых современных высокопродуктивных сортов с заданными хозяйственными характеристиками.

Эффективность селекционных программ люпина может быть повышена за счет применения современных молекулярных технологий в сочетании с традиционными методами селекции. Основным препятствием является нехватка необходимых молекулярно-генетических инструментов для селекции люпина желтого. В связи с низким уровнем межсортового генетического полиморфизма у этого вида [2] существует потребность в разработке надежных методов генетической дифференциации для паспортизации образцов и маркирования их хозяйственно ценных признаков.

Повторяющиеся элементы в геноме благодаря своей вариабельности являются удобной мишенью при разработке молекулярных маркеров. Особенно эффективным для решения такого рода задач является использование EST-SSR (expressed sequence tag simple sequence repeat) маркеров. Этот метод основан на анализе микросателлитных повторов, расположенных внутри кодирующих последовательностей ДНК (EST). Об использовании такого типа маркеров сообщается для сельдерея [3], сорго [4], сои [5], хлопка [6], огурца [7], перца [8], ятрофы [9] и других культур. Имеется информация об оценке генетического разнообразия сортов люпина желтого на основе анализа полиморфизма внутривидовых микросателлитных повторов [10].

Внутривидовая локализация EST-SSR в сочетании с преимуществами микросателлитного анализа делает их эффективными высокоинформативными маркерами, удобными для генетико-селекционных исследований различных культур.

Успешным приемом разработки молекулярных маркеров хозяйственно значимых признаков является методика RGA-ПЦР (resistance gene analogs) с применением вырожденных праймеров к консервативным последовательностям генов, связанных с формированием устойчивости растений к заболеваниям (*R*-гены). Эти праймеры были использованы для выделения с помощью ПЦР аналогов генов устойчивости у желтого [11] и узколистного [12] люпина.

Разрешающая способность методов анализа с применением вырожденных праймеров повышается в комбинации с методом SRAP (sequence-related amplified polymorphism) [13], основанным на амплификации открытых рамок считывания. Так, исследование генома баклажана с использованием различных комбинаций RGA и SRAP праймеров показало высокую эффективность выявления полиморфизма по сравнению с отдельно применяемыми методами RGA и SRAP [14]. В работах с люпином узколистным нами показано, что преимущество метода SRAP-RGA по сравнению с методом генотипирования ISSR обусловлено более высоким значением показателя меры информационного полиморфизма (PIC) [15]. Учитывая вырожденную природу используемых праймеров, метод SRAP-RGA может быть применен на различных культурах для поиска полиморфизма и создания маркеров генов, определяющих устойчивость растений к заболеваниям.

Цель данной работы – оценить эффективность применения методов EST-SSR и SRAP-RGA для генотипирования образцов люпина желтого, выявить связь аллельного состава изученных маркеров с хозяйственно ценными признаками.

Материалы и методы исследования. Объектами исследования служили 10 образцов желтого люпина (*Lupinus luteus* L.) из коллекции БГУ: Надежный, Престиж, Демидовский, Tremosilla, БСХА 382, МЛ, БСХА 13, БСХА 19, Фотон, Владко.

В качестве источника ДНК использовали молодые верхушечные листья растений. Выделение ДНК осуществляли с помощью набора «Нуклеосорб» (ОДО «Праймтех») комплектации С. Растительную ткань предварительно гомогенизировали путем встряхивания с металлическими бусами. Концентрацию полученного раствора ДНК определяли методом спектрофотометрии на приборе NanoDrop 2000.

Для оценки генетического полиморфизма исследуемых образцов люпина желтого были отобраны EST-SSR маркеры, по которым ранее был обнаружен полиморфизм 2itg03938, 2itg27515, 2itg14694, 2itg45631, 2itg26293, 2itg13638, 2itg50945, 2itg20349 [10]. Список использованных в работе EST-SSR праймеров приведен в табл. 1.

Т а б л и ц а 1. EST-SSR маркеры, использованные для типирования люпина желтого

T a b l e 1. EST-SSR markers used in the study for genotyping yellow lupine

Маркер	Последовательность 5'–3' прямого и обратного праймера	Аннотация [10]
2itg03938	F: CATGTGGGAAGACCAGAAGC R: ACTACGCGCTGCTAATGTCC	Polygalacturonase
2itg27515	F: CATGCGTCCAATCTATCACC R: AGTGGGAAACAAGGAAGTGG	PPR-containing protein
2itg14694	F: AAGTAGGAAGATCGAATATGAACG R: GGGAAAATATCGAGGTTTTCATC	RNA-binding protein
2itg45631	F: AAACCGAATTGTGGATCAGC R: GGGGACTCTGGAAAATCAGG	Alphavirus core protein family
2itg26293	F: CCTGCAGTGGTAGAACCTGG R: GAAGCAAGGTCCACAGAAGG	18S ribosomal RNA gene
2itg13638	F: CCATGGTCATCATTAACCCC R: CGAGTCGAGTTCGTTTACCC	f-box family protein
2itg50945	F: CCAGAACAAGGAGAAGGTTCC R: TTCTTCTTCTCGCAGGC	Zinc finger, Transcription factor
2itg20349	F: ACTAAGGGAAAGGGATTCCGG R: CCAGGCAAGAACAAAAGAGG	LPA2 (low psii accumulation)

EST-SSR ПЦР проводили в реакционной смеси объемом 15 мкл, содержащей следующие компоненты: 1,5 ед. Taq-полимеразы (Dialat), 1×ПЦР-буфер, 2 мМ MgCl₂, 200 мкМ каждого dNTP, 250 пмоль/мкл прямого и обратного праймера, 2,5 мкл тотальной геномной ДНК. Режим амплификации выставляли согласно методике, приведенной в работе [10]. Результаты амплификации визуализировали с помощью капиллярного электрофореза.

Для SRAP-RGA ПЦР использовали праймеры к трансмембранному (TM) домену (5'-ARNGCTARNGGNARNCC-3') и р-loop домену (5'-GGNGGNGTNGGNAANACNAC-3') R-генов устойчивости к заболеваниям [11]. Каждый из этих праймеров был использован в различных комбинациях с 7 SRAP праймерами при постановке реакций амплификации, что в итоге дало 14 комбинаций праймеров. Список использованных SRAP праймеров представлен в табл. 2.

Т а б л и ц а 2. Список SRAP праймеров, использованных в работе

T a b l e 2. The list of SRAP primers, used in the study

Маркер	Последовательность 5'–3'	Ссылка
Me8	TGAGTCCAAACCGGACT	[14]
F12	CGAATCTTAGCCGGAGC	[16]
F16	GATCCAGTTACCGGCAC	[16]
Em12	GACTGCGTACGAATTCTC	[14]
Em5	GACTGCGTACGAATTAAC	[14]
r9	GACACCGTACGAATTTGA	[16]
r14	CGCACGTCCGTAATTAAC	[16]

Реакцию амплификации проводили в смеси объемом 20 мкл. Состав смеси был следующим: 1 ед. Taq-полимеразы (Dialat), 1×ПЦР-буфер, 5 мМ MgCl₂, 200 мкМ каждого dNTP, 500 пмоль/мкл SRAP праймера, 500 пмоль/мкл RGA праймера, 0,5 мкл тотальной геномной ДНК. Использовали рекомендованный N. Mutlu с соавт. [14] режим ПЦР. Полученные продукты амплификации разделяли с помощью агарозного гель-электрофореза (1,5 %-ный гель).

Результаты реакций амплификации были зарегистрированы для всех образцов и занесены в бинарную матрицу, где 0 обозначал отсутствие бэнда (фрагмента), а 1 – его наличие. Первоначальная оценка праймеров была осуществлена путем учета общего количества бэндов в профилях, а также количества полиморфных бэндов и их отношения к общему числу изученных бэндов в профиле.

Для оценки эффективности различных комбинаций праймеров использован параметр «мера информационного полиморфизма» (polymorphism information content, PIC) [17]. Индекс информационного содержания полиморфизма EST-SSR маркеров вычисляли по формуле

$$PIC_i = 1 - \sum_{j=1}^n P_{ji}^2,$$

где P – частота j паттерна для маркера i (суммирование распространяется на n паттернов) [18]. Для мультилокусных маркеров (SRAP-RGA) использовали формулу

$$PIC_i = 2f_i(1 - f_i),$$

где PIC_i – мера информационного полиморфизма локуса i ; f_i – частота, с которой встречался амплифицированный фрагмент; $(1 - f_i)$ – частота, с которой наблюдали отсутствие амплификации фрагмента [17, 19, 20].

Полученную бинарную матрицу использовали для построения филогенетического дерева по методу невзвешенного попарного среднего (UPGMA) с помощью программы DARwin v. 6.0.13 [21]. Дендрограмму строили исходя из данных об эффективности маркеров. Для определения достоверности построенного дерева проведен бутстрап-анализ с выборкой из 1000 реплик.

Результаты и их обсуждение. Капиллярный электрофорез полученных продуктов амплификации EST-SSR праймеров показал, что все 8 использованных маркеров давали четко детектируемые продукты амплификации. Число обнаруженных аллелей варьировалось от 2 (2itg27515, 2itg45631, 2itg13638) до 4 (2itg03938). Основные показатели эффективности дифференциации генотипов с помощью изученных EST-SSR праймеров представлены в табл. 3.

Т а б л и ц а 3. Основные показатели эффективности EST-SSR маркеров
T a b l e 3. Basic efficiency values of EST-SSR markers

Комбинация праймеров	n	PIC
2itg03938	4	0,57
2itg27515	2	0,17
2itg14694	3	0,54
2itg45631	2	0,49
2itg26293	3	0,5
2itg13638	2	0,17
2itg50945	3	0,64
2itg20349	3	0,55

П р и м е ч а н и е. n – общее количество обнаруженных аллелей, PIC – мера информационного полиморфизма.

По всем использованным EST-SSR маркерам среди изученных сортов желтого люпина был обнаружен полиморфизм. Высокий и умеренный уровень показателя PIC отмечен у маркеров 2itg50945, 2itg03938, 2itg20349, 2itg14694, 2itg26293, 2itg45631. Согласно общей тенденции, маркеры с большим количеством аллелей имеют более высокое значение PIC и, соответственно, оказываются более информативными [22]. Однако у маркера 2itg50945 с тремя аллелями значение PIC было выше, чем у маркера 2itg03938 с четырьмя аллелями. Причина этого в том, что аллели маркера 2itg50945 распределены в исследуемых образцах более равномерно [17], чем аллели маркера 2itg03938.

Индекс информационного содержания полиморфизма маркеров 2itg27515 и 2itg13638 был равен 0,17, что соответствует низкому уровню полиморфизма, поскольку у изученных с использованием этих маркеров образцов преобладал один аллель (216 п. н. в случае 2itg27515 и 193 п. н. в случае 2itg13638).

Результаты ДНК-типирования желтого люпина в виде генетических формул представлены в табл. 4.

Первоначальная оценка результатов генотипирования образцов желтого люпина с помощью 14 комбинаций SRAP-RGA праймеров показала, что при данных условиях амплификации со всеми комбинациями праймеров образуются четко детектируемые при гель-электрофорезе продукты. Количество фрагментов в полученных профилях варьировалось от 8 (в комбинации Em12/p-loop)

Т а б л и ц а 4. Результаты EST-SSR типирования люпина желтого

T a b l e 4. The results of EST-SSR genotyping of yellow lupine

Образец	Генетическая формула*
Надежный	A ₂₅₅ B ₂₁₆ C _{267,271} D _{150,155} E ₁₅₃ F _{173,193} G ₂₀₂ H _{188,191}
Престиж	A ₂₈₅ B ₂₁₆ C _{271,285} D _{150,155} E ₁₂₉ F ₁₉₃ G _{199,202} H _{188,191}
Демидовский	A _{249,255} B ₂₁₆ C ₂₇₁ D ₁₅₀ E ₁₅₃ F ₁₉₃ G ₂₀₂ H ₁₉₁
Tremosilla	A ₂₅₅ B ₂₁₆ C ₂₇₁ D _{150,155} E ₁₅₃ F ₁₉₃ G _{199,205} H ₁₈₈
БСХА382	A ₂₅₅ B ₂₁₆ C ₂₆₇ D _{150,155} E ₁₅₃ F ₁₉₃ G _{199,202,205} H _{188,191}
МЛ	A ₂₁₂ B _{207,216} C _{271,285} D ₁₅₅ E ₁₈₃ F ₁₉₃ G _{199,202} H _{181,188}
БСХА 13	A _{249,255} B ₂₁₆ C ₂₇₁ D _{150,155} E ₁₅₃ F ₁₉₃ G _{202,205} H _{188,191}
БСХА 19	A ₂₅₅ B ₂₁₆ C _{267,271} D _{150,155} E ₁₅₃ F ₁₉₃ G ₂₀₂ H _{188,191}
Фотон	A ₂₁₂ B ₂₁₆ C ₂₇₁ D _{150,155} E ₁₈₃ F ₁₉₃ G ₂₀₅ H _{188,191}
Владко	A ₂₅₅ B ₂₁₆ C ₂₈₅ D ₁₅₀ E ₁₅₃ F ₁₉₃ G _{199,202} H ₁₈₈

*A – 2itg03938, B – 2itg27515, C – 2itg14694, D – 2itg45631, E – 2itg26293, F – 2itg13638, G – 2itg50945, H – 2itg20349.

до 19 (в комбинации г14/ТМ). Тем не менее, полиморфные фрагменты были обнаружены только в комбинации Ме8/ТМ (рис. 1). Значение PIC при этом составило 0,5, поскольку единственный полиморфный фрагмент амплифицировался в 50 % случаев.

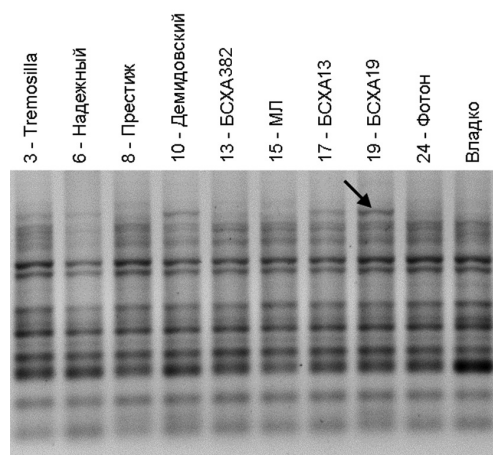


Рис. 1. SRAP-RGA профили разных сортов люпина желтого, комбинация праймеров Ме8/Тм

Fig. 1. SRAP-RGA profiles of different cultivars of yellow lupine, primer combination Me8/Tm

На основании суммарных результатов EST-SSR и SRAP-RGA анализа установлена степень генетического родства образцов коллекции люпина желтого путем построения филогенетического дерева (рис. 2).

Проведенный филогенетический анализ позволил выделить две пары образцов, образующих кластеры, с уровнем бутстрап поддержки более 50. В одну группу вошли образцы желтого люпина Демидовский и БСХА13, во вторую – БСХА19 и Надежный. Остальные сорта оказались генетически более близки, о чем свидетельствуют недостаточно высокие бутстрап значения ветвей.

Как показали проведенные нами исследования, EST-SSR анализ наиболее эффективен для дифференциации генотипов люпина желтого. В связи с этим представлялось интересным проследить возможные взаимосвязи фрагментов EST-SSR профилей с фенотипическими признаками, имеющими хозяйственное значение.

Для этого нами проанализированы три расщепляющиеся гибридные популяции F₂ от скрещиваний сортов люпина желтого Tremosilla × БСХА382, БСХА13 × Tremosilla, БСХА13 × Демидовский. Из этих гибридных популяций была взята случайная выборка растений, у которых учитывали следующие признаки продуктивности: количество бобов на растении, количество фенотипически здоровых и больных семян, масса семян с растения, масса 1000 семян, выживаемость растений в полевых условиях.

Корреляционный анализ гибридных популяций по методу Спирмена (табл. 5) выявил определенные зависимости между аллельным составом EST-SSR маркеров и учитываемыми фенотипическими признаками. В табл. 5 приведены значения ранговых корреляций Спирмена для тех

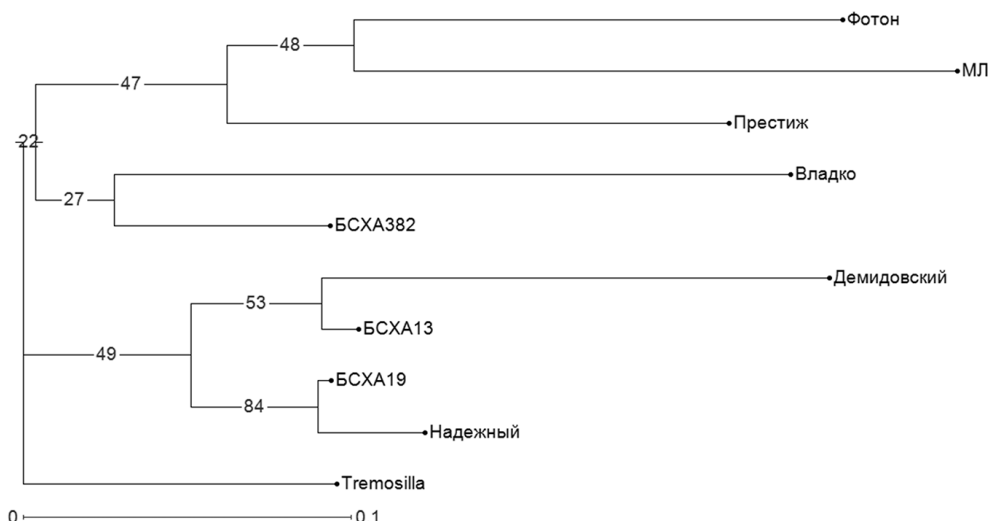


Рис. 2. Дендрограмма образцов желтого люпина, построенная по методу UPGMA на основании совокупных данных EST-SSR и SRAP-RGA анализа

Fig. 2. UPGMA dendrogram of yellow lupine, built on the basis of EST-SSR and SRAP-RGA analysis data

фрагментов EST-SSR профилей, которые показали статистически достоверную связь с изучаемыми нами признаками продуктивности.

Таблица 5. Значения коэффициентов корреляции признаков продуктивности с аллельным составом EST-SSR маркеров в гибридных популяциях F₂ люпина желтого

Table 5. Correlation of productivity traits and EST-SSR allele composition in different hybrid populations F₂ of yellow lupine

Маркер (длина фрагмента)	Коэффициент корреляции по Спирмену (r _s)					Выживаемость
	К-во на растении			Масса, г		
	бобов	больных семян	полноценных семян	семян с растения	1000 семян	
Популяция F ₂ Tremosilla × БСХА382 (23 растения)						
2itg27515 (213 п. н.)	0,61*	Н. о.	0,67*	0,72*	-0,41	0,02
2itg20349 (191 п. н.)	0,55*	Н. о.	0,64*	0,61*	-0,12	-0,10
Популяция F ₂ БСХА13 × Tremosilla (24 растения)						
2itg45631 (150 п. н.)	-0,18	0,59*	-0,10	-0,28	-0,18	-0,08
2itg20349 (188 п. н.)	-0,39	0,00	-0,45	-0,21	0,53*	-0,18
2itg50945 (199 п. н.)	Н. о.	Н. о.	Н. о.	Н. о.	Н. о.	-0,46*
Популяция F ₂ БСХА13 × Демидовский (20 растений)						
2itg45631 (155 п. н.)	-0,48*	-0,24	-0,40	-0,42	-0,04	0,13
2itg50945 (205 п. н.)	0,42	-0,15	0,58*	0,45	-0,30	0,14

Примечание. Н. о. – не определяли, * – различия достоверны при $p < 0,05$.

В популяции F₂ Tremosilla × БСХА382 большее количество бобов ($r_s = 0,55$), полноценных семян ($r_s = 0,64$) и более высокую массу семян с растения ($r_s = 0,61$) имели образцы, несущие аллель 2itg20349 длиной 191 п. н.

В популяции БСХА13 × Tremosilla более высокие значения массы 1000 семян отмечены у растений, имеющих в геномах аллель 2itg20349 длиной 188 п. н. ($r_s = 0,53$), а растения с аллелем 2itg50945 длиной 199 п. н. характеризовались более низкой выживаемостью ($r_s = -0,46$).

Присутствие в геноме аллеля 2itg45631 длиной 155 п. н. отрицательно влияло на количество бобов ($r_s = -0,48$) в популяции БСХА13 × Демидовский, а наличие аллеля 2itg50945 длиной 205 п. н. в этой популяции положительно коррелировало с количеством полноценных семян на растении ($r_s = 0,58$).

При корреляционном анализе всей совокупности гибридных растений без учета специфики комбинации скрещивания (табл. 6) статистически достоверно установлено наличие положительной взаимосвязи между присутствием в геноме образца аллели 2itg27515 (207 п. н.) и массой 1000 семян

($r_s = 0,27$). Растения, несущие аллель этого же маркера размером 213 п. н., формировали большее количество бобов ($r_s = 0,31$), фенотипически здоровых семян ($r_s = 0,40$) и имели более высокую массу семян с растения ($r_s = 0,35$). Присутствие в генотипе аллеля 2itg45631 (150 п. н.) положительно коррелировало с количеством больных семян на растении ($r_s = 0,35$).

Т а б л и ц а 6. Корреляции между EST-SSR маркерами и показателями продуктивности межсортных гибридов F_2 люпина желтого

Table 6. Correlation of productivity traits and EST-SSR allele composition in intervarietal hybrids F_2 of yellow lupine

Маркер (длина фрагмента)	Коэффициент корреляции Спирмена (r_s)				
	К-во на растении			Масса	
	бобов с семенами	больных семян	полноценных семян	семян с растения	1000 семян
2itg27515 (207 п. н.)	0,13	-0,11	0,15	0,24	0,27*
2itg27515 (213 п. н.)	0,31*	-0,21	0,40*	0,35	-0,23
2itg45631 (150 п. н.)	-0,05	0,35*	-0,07	-0,09	-0,04

Примечание. * – различия достоверны при $p < 0,05$.

Таким образом, выявлены статистически достоверные связи между присутствием в EST-SSR профилях определенных фрагментов и хозяйственно ценными признаками (количество и масса семян с растения, количество бобов на растении, количество больных семян). EST-SSR-маркеры 2itg27515 и 2itg45631 имеют перспективы использования в селекции люпина желтого для выявления высокопродуктивных растений.

Заключение. Результаты анализа рабочей коллекции сортов люпина желтого (*L. luteus* L.) с использованием 8 EST-SSR праймеров и 14 комбинаций SRAP-RGA праймеров позволяют заключить, что более эффективными для выявления внутривидового генетического полиморфизма являются EST-SSR маркеры. Подтверждена пригодность для дифференциации образцов люпина желтого EST-SSR маркеров 2itg50945, 2itg03938, 2itg20349, 2itg14694, 2itg26293, 2itg45631 с высокими и умеренными значениями PIC (0,64–0,49). Из 14 комбинаций SRAP-RGA праймеров 13 показали единообразие полученных ДНК-профилей, что свидетельствует о низком межсортном полиморфизме этой культуры и недостаточности для его выявления разрешающей способности метода SRAP-RGA.

Обнаружены достоверные корреляционные зависимости между фрагментами EST-SSR профилей и отдельными признаками продуктивности в межсортных гибридных популяциях F_2 люпина желтого. EST-SSR маркеры 2itg27515, 2itg45631 имеют перспективы использования в селекции люпина желтого для выявления высокопродуктивных генотипов и отбраковки нежелательных.

Список использованных источников

1. Привалов, Ф. И. Перспективы возделывания, селекции и семеноводства люпина в Беларуси / Ф. И. Привалов, В. Ч. Шор // Вес. Нац. Акад. навук Беларусі. Сер. аграр. навук. – 2015. – № 2. – С. 47–53.
2. Development of microsatellite markers in *Lupinus luteus* (Fabaceae) and cross-species amplification in other lupine species / L. B. P. Gonzalez [et al.] // Amer. J. of Botany. – 2010. – Vol. 97, N 8. – P. e72–e74. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000170>
3. Use of EST-SSR markers for evaluating genetic diversity and fingerprinting Celery (*Apium graveolens* L.) cultivars / N. Fu [et al.] // Molecules. – 2014. – Vol. 19, N 2. – P. 1939–1955. <https://doi.org/10.3390/molecules19021939>
4. Assessment of genetic diversity in the sorghum reference set using EST-SSR markers / P. Ramu [et al.] // Theoretical and Appl. Genetics. – 2013. – Vol. 126, N 8. – P. 2051–2064. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2117-6>
5. Determination of the genetic diversity of vegetable soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] using EST-SSR markers / G. Zhang [et al.] // J. of Zhejiang University. SCIENCE B. Biomedicine and Biotechnology. – 2013. – Vol. 14, N 4. – P. 279–288. <https://doi.org/10.1631/jzus.B1200243>
6. Development and characterization of genomic and expressed SSRs for levant cotton (*Gossypium herbaceum* L.) / S. N. Jena [et al.] // Theoretical and Appl. Genetics. – 2012. – Vol. 124, N 3. – P. 565–576. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1729-y>
7. Hu, J. Comparison of genomic SSR and EST-SSR markers for estimating genetic diversity in cucumber / J. Hu, L. Wang, J. Li // Biologia Plantarum. – 2011. – Vol. 55, N 3. – P. 577–580. <https://doi.org/10.1007/s10535-011-0129-0>
8. Identification and development of polymorphic EST-SSR markers by sequence alignment in pepper *Capsicum annuum* (Solanaceae) / Q. Kong [et al.] // Amer. J. of Botany. – 2012. – Vol. 99, N 2. – P. e59–e 61. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100347>
9. Development of EST-SSR and genomic-SSR markers to assess genetic diversity in *Jatropha curcas* L. / M. Wen [et al.] // BMC Res. Notes. – 2010. – Vol. 42, N 3. – 8 p. <https://doi.org/10.1186/1756-0500-3-42>

10. Yellow lupin (*Lupinus luteus* L.) transcriptome sequencing: molecular marker development and comparative studies / L. B. Parra-González [et al.] // *BMC Genomics*. – 2012. – Vol. 13, N 1. – P. 425. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-425>
11. The *Ncm-1* gene for resistance to Cucumber mosaic virus in yellow lupin (*Lupinus luteus*): molecular studies and marker development : Ph. D. Thesis / D. Li ; Murdoch Univ. – Perth, 2012. – 201 p.
12. A PCR-based molecular marker applicable for marker-assisted selection for anthracnose disease resistance in lupin breeding / M. You [et al.] // *Cellular and Molecular Biology Lett.* – 2005. – Vol. 10, N 1. – P. 123–134.
13. Li, G. Sequence-related amplified polymorphism (SRAP), a new marker system based on a simple PCR reaction: its application to mapping and gene tagging in *Brassica* / G. Li, C. F. Quiros // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2001. – Vol. 103, N 2–3. – P. 455–461. <https://doi.org/10.1007/s001220100570>
14. Development of SRAP, SRAP-RGA, RAPD and SCAR markers linked with a *Fusarium* wilt resistance gene in eggplant / N. Mutlu [et al.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2008. – Vol. 117, N 8. – P. 1303–1312. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0864-6>
15. Оценка эффективности метода SRAP-RGA ПЦР для генотипирования узколистного люпина / Е. Н. Сысолятин [и др.] // Молекулярная и прикладная генетика : сб. науч. тр. / Ин-т генетики и цитологии НАН Беларуси. – Минск, 2016. – Т. 21. – С. 46–52.
16. Ma, J. X. Genetic diversity of wild *Medicago sativa* by sequence-related amplified polymorphism markers in Xinjiang region, China / J. X. Ma, X. S. Lu, T. M. Wang // *Pakistan J. of Botany*. – 2013. – Vol. 45, N 6. – P. 2043–2050.
17. Чесноков, Ю. В. Оценка меры информационного полиморфизма генетического разнообразия / Ю. В. Чесноков, А. М. Артемьева // Сельскохозяйств. биология. – 2015. – Т. 50, № 5. – С. 571–578.
18. Молекулярные методы паспортизации сортов груши / О. Ю. Урбанович [и др.] // Молекулярная и прикладная генетика : сб. науч. тр. / Ин-т генетики и цитологии НАН Беларуси. – Минск, 2009. – Т. 9. – С. 160–166.
19. AFLP markers reveal high polymorphic rates in ryegrasses (*Lolium* spp.) / I. Roldán-Ruiz [et al.] // *Molecular Breeding*. – 2000. – Vol. 6, N 2. – P. 125–134. <https://doi.org/10.1023/A:1009680614564>
20. Seyit, A. K. Comparison of effectiveness of ISSR and RAPD markers in genetic characterization of seized marijuana (*Cannabis sativa* L.) in Turkey / A. K. Seyit, E. H. Erdogan, P. Emine // *Afr. J. of Agr. Res.* – 2012. – Vol. 5, N 21. – P. 2925–2933.
21. Perrier, X. DARwin software [Electronic resource] / X. Perrier, J. P. Jacquemoud-Collet. – 2006. – Mode of access : <http://darwin.cirad.fr/>. – Date of access : 15.07.2015.
22. Hildebrand, C. E. Informativeness of polymorphic DNA markers / C. E. Hildebrand, D. C. Torney, R. P. Wagner // *Los Alamos Science*. – 1992. – N 20. – P. 100–102.

References

1. Privalov F. I., Shor V. Ch. Prospects of cultivation, selection and seed production of lupine in Belarus. *Vesti Natsyional'noi akademii navuk Belarusi. Seriya agrarnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Series of Agrarian Sciences*, 2015, iss. 2, pp. 47–53 (in Russian).
2. Gonzalez L. B. P., Straub S. C. K., Doyle J. J., Ortega P. E. M., Garrido H. E. S., Butler I. J. M. Development of microsatellite markers in *Lupinus luteus* (Fabaceae) and cross-species amplification in other lupine species. *American Journal of Botany*, 2010, vol. 97, no. 8, pp. e72–e74. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000170>
3. Fu N., Wang P.-Y., Liu X.-D., Shen H.-L. Use of EST-SSR markers for evaluating genetic diversity and fingerprinting Celery (*Apium graveolens* L.) cultivars. *Molecules*, 2014, vol. 19, no. 2, pp. 1939–1955. <https://doi.org/10.3390/molecules19021939>
4. Ramu P., Billot C., Rami J.-F., Senthilvel S., Upadhyaya H. D., Reddy L. A., Hash C. T. Assessment of genetic diversity in the sorghum reference set using EST-SSR markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, vol. 126, no. 8, pp. 2051–2064. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2117-6>
5. Zhang G., Xu S., Mao W., Hu Q., Gong Y. Determination of the genetic diversity of vegetable soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] using EST-SSR markers. *Journal of Zhejiang University. SCIENCE B. Biomedicine and Biotechnology*, 2013, vol. 14, no. 4, pp. 279–288. <https://doi.org/10.1631/jzus.B1200243>
6. Jena S. N., Srivastava A., Rai K. M., Ranjan A., Singh S. K., Nisar T., Srivastava M., Bag S. K., Mantri S., Asif M. H., Yadav H. K., Tuli R., Sawant S. V. Development and characterization of genomic and expressed SSRs for levant cotton (*Gossypium herbaceum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, vol. 124, no. 3, pp. 565–576. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1729-y>
7. Hu J., Wang L., Li J. Comparison of genomic SSR and EST-SSR markers for estimating genetic diversity in cucumber. *Biologia Plantarum*, 2011, vol. 55, no. 3, pp. 577–580. <https://doi.org/10.1007/s10535-011-0129-0>
8. Kong Q., Zhang G., Chen W., Zhang Z., Zou X. Identification and development of polymorphic EST-SSR markers by sequence alignment in pepper *Capsicum annuum* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, 2012, vol. 99, no. 2, pp. e59–e61. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100347>
9. Wen M., Wang H., Xia Z., Zou M., Cheng Lu C., Wang W. Development of EST-SSR and genomic-SSR markers to assess genetic diversity in *Jatropha curcas* L. *BMC Research Notes*, 2010, vol. 42, no. 3, 8 p. <https://doi.org/10.1186/1756-0500-3-42>
10. Parra-González L. B., Aravena-Abarzúa G. A., Navarro-Navarro C. S., Udall J., Maughan J., Peterson L. M., Salvo-Garrido H. E., Maureira-Butler I. J. Yellow lupin (*Lupinus luteus* L.) transcriptome sequencing: molecular marker development and comparative studies. *BMC Genomics*, 2012, vol. 13, no. 1, p. 425. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-425>
11. Li D. The *Ncm-1* gene for resistance to Cucumber mosaic virus in yellow lupin (*Lupinus luteus*): molecular studies and marker development. Ph. D. Thesis. Perth, 2012. 201 p.
12. You M., Boersma J. G., Buirchell B. J., Sweetingham M. W., Siddique K. H., Yang H. A PCR-based molecular marker applicable for marker-assisted selection for anthracnose disease resistance in lupin breeding. *Cellular and Molecular Biology Letters*, 2005, vol. 10, no. 1, pp. 123–134.

13. Li G., Quiros C.F. Sequence-related amplified polymorphism (SRAP), a new marker system based on a simple PCR reaction: its application to mapping and gene tagging in *Brassica*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, vol. 103, N 2–3, pp. 455–461. <https://doi.org/10.1007/s001220100570>

14. Mutlu N., Boyaci F. H., Göçmen M., Abak K. Development of SRAP, SRAP-RGA, RAPD and SCAR markers linked with a *Fusarium* wilt resistance gene in eggplant. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, vol. 117, no. 8, pp. 1303–1312. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0864-6>

15. Sysolyatin E. N., Anisimova N. V., Babak O. G., Kil'chevskii A. V. Estimation of SRAP-RGA PCR method efficiency for genotyping narrow-leaved lupin. *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika: sbornik nauchnykh trudov* [Molecular and applied genetics: a collection of scientific papers]. Minsk, 2016, vol. 21, pp. 46–52 (in Russian).

16. Ma J. X., Lu X. S., Wang T. M. Genetic diversity of wild *Medicago sativa* by sequence-related amplified polymorphism markers in Xingjiang region, China. *Pakistan Journal of Botany*, 2013, vol. 45, no. 6, pp. 2043–2050.

17. Chesnokov Yu. V., Artem'eva A. M. Assessment of the measure of information polymorphism of genetic diversity. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural biology*, 2015, vol. 50, no. 5, pp. 571–578 (in Russian).

18. Urbanovich O. Yu., Hatskevich A. A., Kozlovskaya Z. A., Kartel N. A. Molecular methods of pear varieties certification. *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika: sbornik nauchnykh trudov* [Molecular and applied genetics: a collection of scientific papers]. Minsk, 2009, vol. 9, pp. 160–166 (in Russian).

19. Roldán-Ruiz I., Dendauw J., van Bockstaele E., Depicker A., de Loose M. AFLP markers reveal high polymorphic rates in ryegrasses (*Lolium* spp.). *Molecular Breeding*, 2000, vol. 6, no. 2, pp. 125–134. <https://doi.org/10.1023/A:1009680614564>

20. Seyit A. K., Erdogan E. H., Emine P. Comparison of effectiveness of ISSR and RAPD markers in genetic characterization of seized marijuana (*Cannabis sativa* L.) in Turkey. *African Journal of Agricultural Research*, 2012, vol. 5, no. 21, pp. 2925–2933.

21. Perrier X., Jacquemoud-Collet J. P. DARwin software. 2006. Available at: <http://darwin.cirad.fr/> (accessed: 13.02.2018).

22. Hildebrand C. E., Torney D. C., Wagner R. P. Informativeness of polymorphic DNA markers. *Los Alamos Science*, 1992, no. 20, pp. 100–102.

Информация об авторах

Сысолятин Евгений Николаевич – мл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: E.Sysoliatin@igc.by

Анисимова Наталья Владимировна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: N.Anisimova@igc.by

Бабак Ольга Геннадьевна – канд. биол. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: O.Babak@igc.by

Анохина Вера Степановна – канд. биол. наук, доцент. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220004, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: anokhina@tut.by

Романчук Ирина Юрьевна – науч. сотрудник. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220004, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: anokhina@tut.by

Кильчевский Александр Владимирович – академик, д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: Kilchev@presidium.bas-net.by

Information about the authors

Eugeny N. Sysoliatin – Junior 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.Sysoliatin@igc.by

Natalia V. Anisimova – 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: N.Anisimova@igc.by

Olga G. Babak – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, 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: O.Babak@igc.by

Vera S. Anokhina – Ph. D. (Biol.), Associate Professor. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Av., 220004, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: anokhina@tut.by

Irina Y. Romanchuk – Researcher. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Av., 220004, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: anokhina@tut.by

Aleksandr V. Kilchevsky – Academician, 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: Kilchev@presidium.bas-net.by

ISSN 1029-8940 (Print)
 ISSN 2524-230X (Online)
 УДК 579.663
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-307-315>

Поступила в редакцию 03.01.2018
 Received 03.01.2018

Т. П. Пирог¹, Т. А. Шевчук², Л. В. Никитюк¹, Д. А. Луцай¹, О. И. Палийчук¹

¹Національний університет пищевых технологий, Киев, Украина

²Институт микробиологии и вирусологии им. Д. К. Заболотного НАН Украины, Киев, Украина

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ НА АНТИМИКРОБНУЮ И АНТИАДГЕЗИВНУЮ АКТИВНОСТЬ ПОВЕРХНОСТНО-АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ БАКТЕРИЙ РОДОВ *ACINETOBACTER*, *RHODOCOCCUS* И *NOCARDIA*

Аннотация. Микробные поверхностно-активные вещества (ПАВ) являются продуктами мультифункционального назначения, поскольку они способны не только снижать поверхностное натяжение на границе раздела фаз и эмульгировать различные субстраты, но и проявлять антимикробную и антиадгезивную активность (в том числе и способность к разрушению биопленок). Однако в различных условиях культивирования продуцентов состав ПАВ и их свойства могут изменяться. Одним из подходов к повышению антимикробной и антиадгезивной активности ПАВ может быть увеличение в среде культивирования продуцентов содержания активаторов ключевых ферментов биосинтеза аминлипидов – наиболее эффективных антимикробных агентов. Активаторами НАДФ⁺-зависимой глутаматдегидрогеназы у *Acinetobacter calcoaceticus* IMV B-7241 являются катионы кальция, магния и цинка, у *Rhodococcus erythropolis* IMV Ac-5017 и *Nocardia vaccinii* IMV B-7405 – катионы кальция.

Цель работы – исследовать антимикробную и антиадгезивную активность ПАВ, синтезированных *A. calcoaceticus* IMV B-7241, *R. erythropolis* IMV Ac-5017 и *N. vaccinii* IMV B-7405 в среде с повышенным содержанием активаторов НАДФ⁺-зависимой глутаматдегидрогеназы.

ПАВ экстрагировали из супернатанта культуральной жидкости смесью хлороформа и метанола (2:1). Антимикробную активность ПАВ определяли по показателю минимальной ингибирующей концентрации (МИК), антиадгезивную – спектрофотометрическим методом. О степени разрушения биопленки судили по разнице между количеством адгезированных клеток в необработанных и обработанных ПАВ лунках полистиролового планшета с предварительно сформированной биопленкой и выражали в процентах.

Установлено, что дополнительное внесение CaCl₂ (0,1 г/л) в среду культивирования *R. erythropolis* IMV Ac-5017, повышение концентрации этой соли до 0,4 г/л в среде для выращивания *N. vaccinii* IMV B-7405, а также добавление CaCl₂ (0,1 г/л), увеличение содержания MgSO₄·7H₂O до 0,2 г/л или внесение Zn²⁺ (38 мкМ) в среду культивирования *A. calcoaceticus* IMV B-7241 сопровождалось синтезом ПАВ, МИК которых по отношению к тест-культурам были в 1,2–13 раз ниже, их адгезия на абиотических поверхностях, обработанных такими ПАВ, – в среднем на 10–40 % ниже, а степень разрушения биопленок – на 7–20 % выше по сравнению с показателями, установленными для ПАВ, полученных на базовой среде.

Приведенные данные свидетельствуют о возможности регуляции антимикробной и антиадгезивной активности микробных ПАВ в процессе культивирования продуцента.

Ключевые слова: *Acinetobacter calcoaceticus* IMV B-7241, *Rhodococcus erythropolis* IMV Ac-5017, *Nocardia vaccinii* IMV B-7405, поверхностно-активные вещества, биологические свойства

Для цитирования: Влияние условий культивирования на антимикробную и антиадгезивную активность поверхностно-активных веществ бактерий родов *Acinetobacter*, *Rhodococcus* и *Nocardia* / Т. П. Пирог [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 307–315. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-307-315>

T. P. Pirog¹, T. A. Shevchuk², L. V. Nikituk¹, D. A. Lutsai¹, O. I. Paliichuk¹

¹National University of Food Technologies, Kyiv, Ukraine

²Zabolotny Institute of Microbiology and Virology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

INFLUENCE OF CULTIVATION CONDITIONS ON ANTIMICROBIAL AND ANTI-ADHESIVE ACTIVITY OF SURFACTANTS OF BACTERIA OF *ACINETOBACTER*, *RHODOCOCCUS* AND *NOCARDIA* GENERA

Abstract. Microbial surfactants are multifunctional products because they cannot only reduce the surface tension at the interface and emulsify various substrates, but also display antimicrobial and anti-adhesion activity (including the ability to destroy biofilms). However, under various conditions of producer's cultivation the surfactant composition and their properties can vary. One of the approaches to increasing antimicrobial and anti-adhesion activity of the surfactant can be an increase in medium of producer cultivation content of activators of key enzymes biosynthesis of aminolipids – the most effective antimicrobial agents. Activators of NADP⁺-dependent glutamate dehydrogenase in *Acinetobacter calcoaceticus* IMV B-7241 are cations of calcium, magnesium and zinc, *Rhodococcus erythropolis* IMV Ac-5017 and *Nocardia vaccinii* IMV B-7405 – calcium.

Surfactants were extracted from supernatant of cultural liquid by mixture of chloroform and methanol (2:1). Antimicrobial activity of surfactants was determined by index of minimum inhibitory concentration (MIC), antiadhesive – by spectrophotometry. The degree of biofilm destruction was determined as difference between the number of adhered cells in untreated and treated with surfactant holes of polystyrene immunological plate containing pre-formed biofilm of test cultures and was expressed as a percentage.

It was found that addition of CaCl_2 (0.1 g/l) into medium cultivation of *R. erythropolis* IMV Ac-5017, increasing concentration of this salt to 0.4 g/l in medium for *N. vaccinii* IMV B-7405 growth, introduction of CaCl_2 (0.1 g/l) and increasing $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ content to 0.2 g/l, or adding Zn^{2+} (38 μM) into medium cultivation of *A. calcoaceticus* IMV B-7241 was accompanied by synthesis of surfactants MICs of which against test cultures were 1.2–13 times lower, their adhesion on abiotic surfaces treated with such surfactants was on average 10–40 % lower, and the degree of biofilms destruction was 7–20 % higher than indicators established for surfactants obtained on the base medium.

The obtained data indicate the possibility of regulating antimicrobial and anti-adhesion activity of microbial surfactants under producer cultivation.

Keywords: *Acinetobacter calcoaceticus* IMV B-7241, *Rhodococcus erythropolis* IMV Ac-5017, *Nocardia vaccinii* IMV B-7405, surfactants, biological properties

For citation: Pirog T. P., Shevchuk T. A., Nikituk L. V., Lutsai D. A., Paliichuk O. I. Influence of cultivation conditions on antimicrobial and anti-adhesive activity of surfactants of bacteria of *Acinetobacter*, *Rhodococcus* and *Nocardia* genera. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 307–315 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-307-315>

Введение. Несмотря на то что на сегодняшний день промышленное производство микробных поверхностно-активных веществ (ПАВ) ограничивается десятком компаний [1], интерес исследователей к этим продуктам мультифункционального назначения возрастает с каждым годом [2, 3].

Если первые сообщения об антимикробной активности рамнолипидов датируются 1970-ми годами [4], то антиадгезивные свойства ПАВ микробного происхождения были установлены почти 30 лет спустя [5, 6].

По сравнению с известными антимикробными и антиадгезивными агентами микробные ПАВ имеют ряд преимуществ [1–3]: биodeградебельность и нетоксичность, благодаря чему предотвращается загрязнение окружающей среды и проявление аллергических реакций, а также возможность использования в широком диапазоне рН, температуры и других внешних факторов, что обусловлено стабильностью физико-химических свойств; при этом механизм действия, состоящий в нарушении целостности цитоплазматической мембраны, снижает возможность возникновения резистентных форм микроорганизмов.

Тем не менее одним из недостатков микробных ПАВ (впрочем, как и других вторичных метаболитов, синтезируемых в виде комплекса подобных соединений), является возможность изменения биологических свойств в различных условиях культивирования продуцента. Однако до недавнего времени эта проблема оставалась вне внимания исследователей. Только в последние годы стали появляться отдельные работы, в которых изучается взаимосвязь химического состава и свойств микробных ПАВ [3, 7–10].

В предыдущей работе [11] нами выдвинуто предположение, что поскольку поверхностно-активные аминоклипы являются наиболее эффективными антимикробными агентами, то повышенное их содержание в составе комплекса синтезированных ПАВ может сопровождаться усилением антимикробной активности целевого продукта.

Ключевым ферментом биосинтеза аминоклипов у *Acinetobacter calcoaceticus* IMV B-7241, *Nocardia vaccinii* IMV B-7405 и *Rhodococcus erythropolis* IMV Ac-5017 является НАДФ⁺-зависимая глутаматдегидрогеназа, активаторами которой у штамма IMV B-7241 являются катионы кальция, магния и цинка, у IMV Ac-5017 – кальция, у IMV B-7405 – кальция, натрия и калия [11]. Дополнительное внесение или повышение содержания активаторов фермента в среде культивирования исследуемых штаммов сопровождалось повышением НАДФ⁺-зависимой глутаматдегидрогеназной активности в 1,5–3 раза по сравнению с таковой на базовой среде.

Цель данной работы – исследовать антимикробную и антиадгезивную активность ПАВ, синтезированных *A. calcoaceticus* IMV B-7241, *R. erythropolis* IMV Ac-5017 и *N. vaccinii* IMV B-7405 в среде с повышенным содержанием активаторов НАДФ⁺-зависимой глутаматдегидрогеназы.

Объекты и методы исследования. Объекты исследования – штаммы *Rhodococcus erythropolis* ЭК-1, *Acinetobacter calcoaceticus* К-4 и *Nocardia vaccinii* К-8, зарегистрированные в Депозитории микроорганизмов Института микробиологии и вирусологии им. Д. К. Заболотного Национальной академии наук Украины под номерами ИМВ Ас-5017, ИМВ В-7241 и ИМВ В-7405 соответственно.

R. erythropolis ИМВ Ас-5017 выращивали в жидкой минеральной среде (г/л): NaNO_3 – 1,3; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,1; NaCl – 1,0; Na_2HPO_4 – 0,6; KH_2PO_4 – 0,14; $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,01; pH 6,8–7,0 (базовая среда). В одном из вариантов в среду дополнительно вносили CaCl_2 в концентрации 0,1 г/л (модифицированная среда). В качестве субстрата использовали этанол в концентрации 2 % (по объему).

Для культивирования *A. calcoaceticus* ИМВ В-7241 использовали питательную среду следующего состава (г/л): $(\text{NH}_2)_2\text{CO}$ – 0,35; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,1; NaCl – 1,0; Na_2HPO_4 – 0,6; KH_2PO_4 – 0,14; Cu^{2+} (0,16 мкМ) в виде раствора $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ с концентрацией 4 мг/100 мл и Fe^{2+} (3,6 мкМ) в виде 1 %-ного раствора $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; pH 6,8–7,0 (базовая среда). В одном из вариантов в среду дополнительно вносили CaCl_2 в концентрации 0,1 г/л, а концентрацию $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ повышали до 0,2 г/л (модифицированная среда 1), в другом – дополнительно вносили Zn^{2+} (38 мкМ) в виде раствора $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ с концентрацией 1,1 г/100 мл (модифицированная среда 2). Источник углерода – этанол в концентрации 2 % (по объему).

Штамм *N. vaccinii* ИМВ В-7405 выращивали в жидкой питательной среде (г/л): NaNO_3 – 0,5; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,1; CaCl_2 – 0,1; KH_2PO_4 – 0,1; $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,01; дрожжевой автолизат – 0,5 % (по объему) (базовая среда). В одном из вариантов содержание CaCl_2 в среде повышали до 0,4 г/л (модифицированная среда). Источник углерода и энергии – глицерин в концентрации 2 % (по объему).

В качестве инокулята использовали культуры в экспоненциальной фазе роста, выращенные на соответствующих базовых средах, содержащих 0,5 % (по объему) субстрата. Количество посевного материала (10^4 – 10^5 кл/мл) составляло 5–10 % от объема питательной среды. Культивирование бактерий осуществляли в колбах объемом 750 мл со 100 мл среды на качалке (320 об/мин) при 28–30 °С в течение 120 ч.

ПАВ выделяли из супернатанта культуральной жидкости экстракцией смесью хлороформа и метанола в соотношении 2:1 (смесь Фолча), как описано в нашей работе [12].

Антимикробную активность поверхностно-активных веществ анализировали по показателю минимальной ингибирующей концентрации (МИК), которую определяли методом двукратных серийных разведений в мясо-пептонном бульоне (МПБ) для бактерий и в жидком сусле для дрожжей, как описано нами ранее [13].

Исследование антиадгезивных свойств осуществляли согласно методике, описанной нами в работе [12]. Количество адгезированных клеток определяли спектрофотометрическим методом как отношение оптической плотности суспензии, полученной из обработанных ПАВ материалов (линолеум (поливинилхлорид), кафель, нержавеющая сталь, пластик) к оптической плотности контрольных (без обработки ПАВ) образцов и выражали в процентах.

Исследование влияния ПАВ на разрушение биопленки осуществляли, как описано в работе [14]. Для формирования биопленки в полистирольные микропланшеты вносили 180 мкл МПБ (жидкого суслу) и 20 мкл суспензии односточной тест-культуры, инкубировали в течение 24 ч при оптимальной для тест-культуры температуре, после чего культуральную жидкость сливали, вносили 180 мкл свежего МПБ (жидкого суслу) и 20 мкл суспензии тест-культуры и инкубировали в течение последующих 24 ч. В работе [14] установлено, что такого выращивания в течение 48 ч достаточно для формирования биопленки в лунках микропланшетов. Через 48 ч культуральную жидкость сливали, а в лунки микропланшетов (с предварительно сформированной на них биопленкой тест-культуры) вносили по 200 мкл препаратов ПАВ различной концентрации. В контрольные варианты (лунки) вместо препаратов ПАВ вносили стерильную водопроводную воду (200 мкл). Через 24 ч экспозиции лунки трижды промывали 200 мкл дистиллированной воды и с помощью спектрофотометрического метода рассчитывали, так же как и при определении антиадгезивных свойств, количество адгезированных клеток [14]. О степени разрушения биопленки (%) судили по разнице между адгезией клеток в необработанных и обработанных ПАВ лунках полистирольного планшета.

В качестве тест-культур при определении антимикробных и антиадгезивных свойств ПАВ использовали штаммы бактерий (*Escherichia coli* ИЕМ-1, *Bacillus subtilis* БТ-2, *Staphylococcus aureus* БМС-1, *Enterobacter cloacae* С-8, *Proteus vulgaris* ПА-12) и дрожжей (*Candida albicans* Д-6 и *Candida utilis* ИЕ-8) из коллекции живых культур кафедры биотехнологии и микробиологии Национального университета пищевых технологий.

Все опыты проводили в трех повторностях, количество параллельных определений в экспериментах составляло от 3 до 5. Статистическую обработку экспериментальных данных проводили, как описано ранее [12]. Различия средних показателей считали достоверными при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты и их обсуждение. В табл. 1 представлены данные по минимальной ингибирующей концентрации ПАВ, синтезированных при выращивании *A. calcoaceticus* ИМВ В-7241, *R. erythropolis* ИМВ Ас-5017 и *N. vaccinii* ИМВ В-7405 на базовых и модифицированных средах. Результаты экспериментов показали, что повышение в среде культивирования всех исследуемых штаммов-продуцентов ПАВ концентрации активаторов НАДФ⁺-зависимой глутаматдегидрогеназы сопровождалось образованием ПАВ, антимикробная активность которых по отношению к бактериальным тест-культурам была в 1,2–13 раз ниже, чем ПАВ, полученных на базовой среде. Наиболее существенным (в 7,2–13 раз) было снижение показателя МИК по отношению к *E. cloacae* С-8, *P. vulgaris* ПА-12 и *S. aureus* БМС-1 ПАВ, синтезированных *N. vaccinii* ИМВ В-7405 (табл. 1). Отметим, что ПАВ, образуемые *R. erythropolis* ИМВ Ас-5017 на базовой среде, практически не проявляли антимикробной активности по отношению к *C. albicans* Д-6 (МИК >480 мкг/мл), в то время как минимальная ингибирующая концентрация синтезированных на модифицированной среде ПАВ снижалась до 20 мкг/мл. МИК по отношению к этой дрожжевой тест-культуре ПАВ, образуемых *N. vaccinii* ИМВ В-7405, на базовой и модифицированной среде составляла 90 и 25 мкг/мл соответственно (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Антимикробная активность поверхностно-активных веществ, синтезированных в различных условиях культивирования *A. calcoaceticus* ИМВ В-7241, *N. vaccinii* ИМВ В-7405 и *R. erythropolis* ИМВ Ас-5017

Table 1. Antimicrobial activity of surfactants synthesized under various cultivation conditions of *A. calcoaceticus* IMV В-7241, *N. vaccinii* IMV В-7405 and *R. erythropolis* IMV Ас-5017

Штамм	Среда культивирования	Минимальная ингибирующая концентрация (мкг/мл) по отношению к бактериальным тест-культурам					
		<i>Bacillus subtilis</i> БТ-2	<i>Enterobacter cloacae</i> С-8	<i>Staphylococcus aureus</i> БМС-1	<i>Proteus vulgaris</i> ПА-12	<i>Escherichia coli</i> ИЕМ-1	<i>Candida albicans</i> Д-6
<i>A. calcoaceticus</i> ИМВ В-7241	Базовая	14	56	14	14	28	Н. о.
	Модифицированная среда 1	4	32	8	8	16	Н. о.
	Модифицированная среда 2	4	12	8	8	12	Н. о.
<i>N. vaccinii</i> ИМВ В-7405	Базовая	90	180	90	90	45	90
	Модифицированная	50	25	6,8	12,5	12,5	25
<i>R. erythropolis</i> ИМВ Ас-5017	Базовая	60	240	Н. о.	Н. о.	15	>480
	Модифицированная	25	50	Н. о.	Н. о.	12,5	20

П р и м е ч а н и е. Н. о. – не определяли; при определении минимальной ингибирующей концентрации погрешность не превышала 5 %. Состав базовых и модифицированных сред указан в разделе «Объекты и методы исследования».

Данные, представленные в табл. 1, свидетельствуют о возможности повышения антимикробной активности ПАВ в процессе культивирования продуцентов на модифицированной среде, содержащей активаторы ключевого фермента биосинтеза поверхностно-активных амфолипидов. Отметим, что в доступной литературе нам не удалось обнаружить подобных сведений. Встречаются отдельные работы, в которых установлена зависимость антимикробных свойств ПАВ от условий культивирования продуцента, например от природы источника углерода [9]. Однако в этой работе авторы только констатировали факт влияния природы источника углеродного питания на проявление антифунгальных свойств синтезируемых ПАВ, не объясняя механизмов, лежащих в основе этого явления.

В другой работе [8] исследовали биологические свойства липопептидов *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9. Установлено, что только две фракции комплекса из шести (бацитрацин Д и фенгицин) проявляли антифунгальное действие на *Fusarium oxysporum*, причем бацитрацин оказался более сильным антимикробным агентом. Исследователи получили генно-инженерные штаммы SQR9M1 и SQR9M2, синтезирующие только фенгицин и бацитрацин. Липопептид штамма SQR9M1 не проявлял антифунгального действия. Добавление очищенного бацитрацина к фенгицину сопровождалось возобновлением антифунгального эффекта. Эти результаты свидетельствуют о возможности регуляции свойств микробных липопептидов с использованием генно-инженерных штаммов, синтезирующих только определенные составляющие комплекса ПАВ.

Известно, что механизм антимикробного действия ПАВ состоит в нарушении целостности цитоплазматической мембраны тест-культур, что приводит к потере клеткой жизнеспособности [16]. Литературные данные [16] свидетельствуют, что антиадгезивная активность ПАВ может быть обусловлена повышением проницаемости клеточной мембраны, а также изменением поверхностного заряда клеток и, как следствие, нарушением их биологических функций. В связи с этим на следующем этапе исследовали антиадгезивные свойства ПАВ, синтезированных *A. calcoaceticus* IMB B-7241, *R. erythropolis* IMB Ac-5017 и *N. vaccinii* IMB B-7405 в различных условиях культивирования (табл. 2).

Установлено, что после обработки абиотических материалов растворами ПАВ, синтезированных исследуемыми штаммами на модифицированных средах, адгезия *B. subtilis* БТ-2 и *E. coli* IEM-1 снижалась на 10–33 и 12–40 % соответственно по сравнению с таковой на поверхностях, обработанных препаратами, полученными на базовой среде. Количество дрожжевых клеток, прикрепленных к различным материалам после их обработки растворами ПАВ, синтезированных *N. vaccinii* IMB B-7405 и *R. erythropolis* IMB Ac-5017 на модифицированной среде, снижалось на 8–14 и 25–55 % соответственно по сравнению с аналогичными показателями на поверхностях, обработанных полученными на базовой среде ПАВ.

Т а б л и ц а 2. Влияние ПАВ, синтезированных в различных условиях культивирования *A. calcoaceticus* IMB B-7241, *N. vaccinii* IMB B-7405 и *R. erythropolis* IMB Ac-5017, на прикрепление микроорганизмов к абиотическим поверхностям

Table 2. The effect of surfactants, synthesized under various cultivation conditions of *A. calcoaceticus* IMV B-7241, *N. vaccinii* IMV B-7405 and *R. erythropolis* IMV Ac-5017, on attachment of microorganisms to abiotic surfaces

Продуцент ПАВ	Тест-культура	Среда культивирования	Адгезия, %			
			Пластик	Кафель	Сталь	Поливинилхлорид
<i>A. calcoaceticus</i> IMB B-7241	<i>Bacillus subtilis</i> БТ-2	Базовая	29	48	30	36
		Модифицированная среда 1	16	20	16	19
<i>N. vaccinii</i> IMB B-7405	<i>Bacillus subtilis</i> БТ-2	Базовая	64	54	45	76
		Модифицированная	31	44	30	Н. о.
	<i>Escherichia coli</i> IEM-1	Базовая	53	93	45	28
		Модифицированная	36	54	31	11
	<i>Candida albicans</i> Д-6	Базовая	56	63	55	45
		Модифицированная	48	51	42	31
<i>R. erythropolis</i> IMB Ac-5017	<i>Bacillus subtilis</i> БТ-2	Базовая	Н. о.	95	95	82
		Модифицированная	Н. о.	69	71	51
	<i>Escherichia coli</i> IEM-1	Базовая	70	43	76	76
		Модифицированная	36	20	64	36
	<i>Candida albicans</i> Д-6*	Базовая	65	36	95	85
		Модифицированная	35	11	47	30

Примечание. Н. о. – не определяли, концентрация растворов ПАВ 5 мкг/мл; * – концентрация раствора ПАВ 50 мкг/мл. При определении адгезии погрешность не превышала 5 %. Состав базовых и модифицированных сред указан в разделе «Объекты и методы исследования».

В доступной литературе нам удалось обнаружить несколько сообщений, в которых обсуждается зависимость химического состава ПАВ и их антиадгезивных свойств. Так, в работе [17] показано, что фракция-1 липопептидных ПАВ *B. licheniformis* V9T14 в концентрации 0,08 мг/мл

ингибировала адгезию *E. coli* CFT073 на полистироловые пластинки на 50 %, а фракция-2 в такой же концентрации – на 90–95 %. В присутствии двух фракций липопептидов *B. subtilis* V19T21 (35 мкг/мл) адгезии *E. coli* CFT073 не наблюдали [17]. Предварительные исследования показали, что фракция-2 обоих штаммов представляет собой ПАВ, принадлежащее к фенгицин-подобным ПАВ. В работе [17] отмечается, что именно фракция-2 является ответственной за антиадгезивные свойства синтезируемых *B. licheniformis* V9T14 и *B. subtilis* V19T21 комплексов. Позже было установлено, что фракция-1 штамма V9T14 содержит C13–C15 гомологи сурфактина, а фракция-2 – C14–C17-гомологи фенгицина [18]. Отметим, что в работах [17, 18] авторы не исследовали зависимость химического состава липопептидов от условий культивирования продуцентов.

Антимикробные и антиадгезивные свойства рамнолипидов, синтезируемых *Pseudomonas* sp. rug41, *Pseudomonas aeruginosa* LCD12 и *P. aeruginosa* D2, зависят от соотношения моно- и дирамнолипидов в комплексе ПАВ [19]. К сожалению, авторы не изучали влияние условий культивирования штаммов на химический состав и свойства ПАВ.

Литературные данные последних лет, обобщенные нами в обзоре [20], свидетельствуют, что микробные ПАВ способны не только предупреждать адгезию микроорганизмов на различных материалах, но и разрушать образованные на них биопленки.

Данные по влиянию ПАВ, синтезированных *A. calcoaceticus* IMB B-7241, *R. erythropolis* IMB Ac-5017 и *N. vaccinii* IMB B-7405, на разрушение биопленок, представлены в табл. 3. Повышение в среде культивирования всех штаммов-продуцентов ПАВ содержания активаторов НАДФ⁺-зависимой глутаматдегидрогеназы сопровождалось образованием ПАВ, в присутствии которых степень деструкции биопленок исследуемых тест-культур увеличивалась, причем наиболее существенным (в среднем на 15–30 %) было повышение деструкции биопленки *B. subtilis* БТ-2. Отметим, что разрушение биопленок наблюдали при достаточно низкой концентрации ПАВ (8–64 мкг/мл) (табл. 3).

Т а б л и ц а 3. Разрушение биопленок в присутствии ПАВ, синтезированных при культивировании *A. calcoaceticus* IMB B-7241, *N. vaccinii* IMB B-7405 и *R. erythropolis* IMB Ac-5017 в средах различного состава
T a b l e 3. Destruction of biofilms in the presence of surfactants synthesized under cultivation of *A. calcoaceticus* IMV B-7241, *N. vaccinii* IMV B-7405 and *R. erythropolis* IMV As-5017 in the media of different composition

Продуцент ПАВ	Тест-культура	Среда культивирования	Разрушение биопленки (%) после обработки ПАВ (мкг/мл)			
			8	16	32	64
<i>R. erythropolis</i> IMB Ac-5017	<i>Bacillus subtilis</i> БТ-2	Базовая	20	34	43	69
		Модифицированная	40	57	67	73
	<i>Escherichia coli</i> ИЕМ-1	Базовая	46	44	36	28
		Модифицированная	53	50	43	34
	<i>Candida albicans</i> Д-6	Базовая	49	53	57	59
		Модифицированная	55	63	64	65
<i>A. calcoaceticus</i> IMB B-7241	<i>Bacillus subtilis</i> БТ-2	Базовая	28	29	31	33
		Модифицированная среда 1	43	45	45	55
	<i>Staphylococcus aureus</i> БМС-1	Базовая	3	14	17	18
		Модифицированная среда 1	17	20	28	30
<i>N. vaccinii</i> IMB B-7405	<i>Bacillus subtilis</i> БТ-2	Базовая	11	23	49	63
		Модифицированная	31	63	86	91
	<i>Escherichia coli</i> ИЕМ-1	Базовая	84	79	79	78
		Модифицированная	87	84	82	80
	<i>Candida utilis</i> ИЕ-8	Базовая	7	4	4	5
		Модифицированная	11	15	17	19

П р и м е ч а н и е. При определении степени разрушения биопленок погрешность не превышала 5 %. Состав базовых и модифицированных сред указан в разделе «Объекты и методы исследования».

В работе Das с соавт. [19] показано, что рамнолипиды *P. aeruginosa* IMP67 в концентрации 64 мкг/мл разрушали на 50 % образованную на полистироловой поверхности биопленку *B. subtilis* R16. В присутствии ПАВ *Saccharomyces cerevisiae* D3 (100 мкг/мл) наблюдали деструкцию

биоупленки *B. subtilis* BT37 на 30 % [21]. Наши эксперименты показали, что ПАВ, синтезированные *A. calcoaceticus* IMB B-7241, *R. erythropolis* IMB Ac-5017 и *N. vaccinii* IMB B-7405 на модифицированной среде, являются более эффективными деструкторами биоупленки *B. subtilis* по сравнению с ПАВ *S. cerevisiae* D3 и рhamnолипидами *P. aeruginosa* IMP67.

Степень разрушения биоупленки *E. coli* IEM-1 и *C. albicans* Д-6 в присутствии ПАВ, синтезированных *R. erythropolis* IMB Ac-5017 на модифицированной среде, составляла (в зависимости от концентрации ПАВ) 34–53 и 55–65 % соответственно (табл 3). Отметим, что независимо от условий культивирования *N. vaccinii* IMB B-7405 и концентрации ПАВ полученные препараты разрушали биоупленку *E. coli* IEM-1 на 79–87 %. Существенно ниже была степень деструкции биоупленки *C. utilis* IE-8 в присутствии ПАВ *N. vaccinii* IMB B-7405, однако ПАВ, полученные на модифицированной среде, разрушали биоупленку этой тест-культуры на 11–19 %, в то время как синтезированные на базовой среде – всего на 4–7 % (табл. 3).

Заключение. Результаты, представленные в настоящей работе, свидетельствуют о возможности увеличения антимикробной и антиадгезивной активности микробных ПАВ в процессе культивирования продуцентов на модифицированных средах с повышенным содержанием активаторов ключевого фермента биосинтеза поверхностно-активных аминоклипов. В перспективе это позволит получать продукты со стабильными и, в зависимости от сферы их практического использования, заранее заданными свойствами.

Необходимость получения микробных ПАВ с заданными свойствами обусловлена тем, что в зависимости от области практического использования препаратов (природоохранные технологии, сельское хозяйство, медицина и др.) их биологические свойства должны быть различными. Так, например, для деструкции нефтяных загрязнений в воде и почве целесообразно применять ПАВ, обладающие высокой антимикробной активностью. Это обусловлено тем, что основным механизмом повышения деструкции нефти в присутствии ПАВ является солиubilизация углеводов нефти и, как следствие, активация природной нефтеокисляющей микробиоты, на которую те же ПАВ могут оказывать и антимикробное действие [22]. Эффективные антимикробные и антиадгезивные свойства микробных ПАВ могут быть успешно использованы, например, в составе дезинфицирующих и моющих средств [7, 23] либо в растениеводстве для контроля численности фитопатогенных микроорганизмов [23].

Список использованных источников

1. Sekhon Randhawa, K. K. Rhamnolipid biosurfactants – past, present, and future scenario of global market / K. K. Sekhon Randhawa, P. K. Rahman // *Frontiers Microbiology*. – 2014. – Vol. 5. – P. 454. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00454>
2. Current status in biotechnological production and applications of glycolipid biosurfactants / B. N. Paulino [et al.] // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 2016. – Vol. 100, N 24. – P. 10265–10293. <https://doi.org/10.1007/s00253-016-7980-z>
3. Claus, S. Sphorolipid production by yeasts: a critical review of the literature and suggestions for future research / S. Claus, I. N. A. van Bogaert // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 2017. – Vol. 101, N 21. – P. 7811–7821. <https://doi.org/10.1007/s00253-017-8519-7>
4. Rhamnolipids produced by *Pseudomonas aeruginosa* grown on n-paraffin (mixture of C12, C13 and C14 fractios) / S. Itoh [et al.] // *J. Antibiot.* – 1971. – Vol. 24, N 12. – P. 855–859. <https://doi.org/10.7164/antibiotics.24.855>
5. Mireles, J. R. Salmonella enterica serovar typhimurium swarming mutants with altered biofilm-forming abilities: Surfactin inhibits biofilm formation / J. R. Mireles, A. Toguchi, R. M. Harshey // *J. Bacteriol.* – 2001. – Vol. 183, N 20. – P. 5848–5854. <https://doi.org/10.1128/jb.183.20.5848-5854.2001>
6. Irie, Y. Pseudomonas aeruginosa rhamnolipids disperse Bordetella bronchiseptica biofilms / Y. Irie, G. A. O’Toole, M. H. Yuk // *FEMS Microbiol. Lett.* – 2005. – Vol. 250, N 2. – P. 237–243. <https://doi.org/10.1016/j.femsle.2005.07.012>
7. Mandal, S. M. Lipopeptides in microbial infection control: scope and reality for industry / S. M. Mandal, A. E. A. D. Barbosa, O. L. Franco // *Biotechnol. Adv.* – 2013. – Vol. 31, N 2. – P. 338–345. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.01.004>
8. Contribution of bacillomycin D in *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 to antifungal activity and biofilm formation / Z. Xu [et al.] // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2013. – Vol. 79, N 3. – P. 808–815. <https://doi.org/10.1128/AEM.02645-12>
9. Singh, A. K. Substrate dependent *in vitro* antifungal activity of *Bacillus* sp. strain AR2 / A. K. Singh, R. Rautela, S. S. Cameotra // *Microbial Cell Factories*. – 2014. – Vol. 13, N 1. – P. 67. <https://doi.org/10.1186/1475-2859-13-67>
10. Rhamnolipids from non-pathogenic Burkholderia thailandensis E264: physicochemical characterization, antimicrobial and antibiofilm efficacy against oral hygiene related pathogens / M. Elshikh [et al.] // *New Biotechnology*. – 2017. – Vol. 36. – P. 26–36. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2016.12.009>
11. Влияние катионов на активность НАДФ-зависимой глутаматдегидрогеназы у бактерий родов *Acinetobacter*, *Rhodococcus* и *Nocardia* – продуцентов поверхностно-активных веществ / Т. П. Пирог [и др.] // *Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук.* – 2017. – № 4. – С. 67–74.

12. Antiadhesive properties of the surfactants of *Acinetobacter calcoaceticus* IMB B-7241, *Rhodococcus erythropolis* IMB Ac-5017, and *Nocardia vaccinii* IMB B-7405 / T. P. Pirog [et al.] // *Microbiology*. – 2014. – Vol. 83, N 6. – P. 732–739. <https://doi.org/10.1134/S0026261714060150>
13. Influence of cultivation conditions on antimicrobial properties of *Nocardia vaccinii* IMV B-7405 surfactants // T. P. Pirog [et al.] // *Biotechnology Acta*. – 2016. – Vol. 9, N 1. – P. 38–47. <https://doi.org/10.15407/biotech9.01.038>
14. Zezzi do Valle Gomes, M. Evaluation of rhamnolipid and surfactin to reduce the adhesion and remove biofilms of individual and mixed cultures of food pathogenic bacteria / M. Zezzi do Valle Gomes, M. Nitschke // *Food Control*. – 2012. – Vol. 25, N 2. – P. 441–447. <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2011.11.025>
15. Biosurfactants: potential applications in medicine / L. Rodrigues [et al.] // *J. Antimicrob. Chemother.* – 2006. – Vol. 57, N 4. – P. 609–618. <https://doi.org/10.1093/jac/dk1024>
16. Kalyani, R. Recent potential usage of surfactant from microbial origin in pharmaceutical and biomedical arena: a perspective / R. Kalyani, M. Bishwambhar, V. Suneetha // *Int. Res. J. of Pharmacy*. – 2011. – Vol. 2, N 8. – P. 11–15.
17. Anti-adhesion activity of two biosurfactants produced by *Bacillus* spp. prevents biofilm formation of human bacterial pathogens / F. Rivardo [et al.] // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 2009. – Vol. 83, N 3. – P. 541–553. <https://doi.org/10.1007/s00253-009-1987-7>
18. LC/ESI-MS/MS characterisation of lipopeptide biosurfactants produced by the *Bacillus licheniformis* V9T14 strain / Y. Pecci [et al.] // *J. Mass Spectrom.* – 2010. – Vol. 45, N 7. – P. 772–778. <https://doi.org/10.1002/jms.1767>
19. Das, P. Analysis of biosurfactants from industrially viable *Pseudomonas* strain isolated from crude oil suggests how rhamnolipids congeners affect emulsification property and antimicrobial activity / P. Das, X.-P. Yang, L. Z. Ma // *Frontiers in Microbiology*. – 2014. – Vol. 5. – Art. 696. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00696>
20. Pirog, T. P. Microbial surface-active substances as antiadhesive agents / T. P. Pirog, I. V. Savenko, D. A. Lutsay // *Biotechnologia Acta*. – 2016. – Vol. 9, N 3. – P. 7–22. <https://doi.org/10.15407/biotech9.03.007>
21. Jolly, M. J. Inhibitory effect of biosurfactant purified from probiotic yeast against biofilm producers / M. J. Jolly // *J. of Environmental Science, Toxicology and Food Technology*. – 2013. – Vol. 6, N 1. – P. 51–55. <https://doi.org/10.9790/2402-0615155>
22. Lawniczak, Ł. Contributions of biosurfactants to natural or induced bioremediation / Ł. Lawniczak, R. Marecik, Ł. Chrzanowski // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 2013. – Vol. 97, N 6. – P. 2327–2339. <https://doi.org/10.1007/s00253-013-4740-1>
23. Potential applications of biosurfactant rhamnolipids in agriculture and biomedicine / J. Chen [et al.] // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 2017. – Vol. 101, N 23–24. – P. 8309–8319. <https://doi.org/10.1007/s00253-017-8554-4>

References

1. Sekhon Randhawa K. K., Rahman P. K. Rhamnolipid biosurfactants – past, present, and future scenario of global market. *Frontiers in Microbiology*, 2014, vol. 5, p. 454. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00454>
2. Paulino B. N., Pessôa M. G., Mano M. C., Molina G., Neri-Numa I. A., Pastore G. M. Current status in biotechnological production and applications of glycolipid biosurfactants. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2016, vol. 100, no. 24, pp. 10265–10293. <https://doi.org/10.1007/s00253-016-7980-z>
3. Claus S., Van Bogaert I. N. A. Sophorolipid production by yeasts: a critical review of the literature and suggestions for future research. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2017, vol. 101, no. 21, pp. 7811–7821. <https://doi.org/10.1007/s00253-017-8519-7>
4. Itoh S., Honda H., Tomita F., Suzuki T. Rhamnolipids produced by *Pseudomonas aeruginosa* grown on n-paraffin (mixture of C12, C13 and C14 fractios). *Journal of Antibiotics*, 1971, vol. 24, no. 12, pp. 855–859. <https://doi.org/10.7164/antibiotics.24.855>
5. Mireles J. R., Toguchi A., Harshey R. M. Salmonella enterica serovar typhimurium swarming mutants with altered biofilm-forming abilities: Surfactin inhibits biofilm formation. *Journal of Bacteriology*, 2001, vol. 183, no. 20, pp. 5848–5854. <https://doi.org/10.1128/jb.183.20.5848-5854.2001>
6. Irie Y., O’Toole G. A., Yuk M. H. *Pseudomonas aeruginosa* rhamnolipids disperse *Bordetella bronchiseptica* biofilms. *FEMS Microbiology Letters*, 2005, vol. 250, no. 2, pp. 237–243. <https://doi.org/10.1016/j.femsle.2005.07.012>
7. Mandal S. M., Barbosa A. E. A. D., Franco O. L. Lipopeptides in microbial infection control: scope and reality for industry. *Biotechnology Advances*, 2013, vol. 31, no. 2, pp. 338–345. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.01.004>
8. Xu Z., Shao J., Li B., Yan X., Shen Q., Zhang R. Contribution of bacillomycin D in *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 to antifungal activity and biofilm formation. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, vol. 79, no. 3, pp. 808–815. <https://doi.org/10.1128/AEM.02645-12>
9. Singh A. K., Rautela R., Cameotra S. S. Substrate dependent in vitro antifungal activity of *Bacillus* sp. strain AR2. *Microbial Cell Factories*, 2014, vol. 13, no. 1, p. 67. <https://doi.org/10.1186/1475-2859-13-67>
10. Elshikh M., Funston S., Chebbi A., Ahmed S., Marchant R., Banat I. M. Rhamnolipids from non-pathogenic *Burkholderia thailandensis* E264: physicochemical characterization, antimicrobial and antibiofilm efficacy against oral hygiene related pathogens. *New Biotechnology*, 2017, vol. 36, pp. 26–36. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2016.12.009>
11. Pirog T. P., Shevchuk T. A., Savenko I. V., Lutsai D. A. Influence of cations on NADP-dependent glutamate dehydrogenase activity in bacteria of genera *Acinetobacter*, *Rhodococcus* and *Nocardia* – producers of surfactants. *Vestsi Natsyyanal’nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2017, no. 4, pp. 67–74 (in Russian).
12. Pirog T. P., Konon A. D., Beregovaya K. A., Shulyakova M. A. Antiadhesive properties of the surfactants of *Acinetobacter calcoaceticus* IMB B-7241, *Rhodococcus erythropolis* IMB Ac-5017, and *Nocardia vaccinii* IMB B-7405. *Microbiology*, 2014, vol. 83, no. 6, pp. 732–739. <https://doi.org/10.1134/S0026261714060150>

13. Pirog T. P., Panasyuk E. V., Nikityuk L. V., Iutinska G. O. Influence of cultivation conditions on antimicrobial properties of *Nocardia vaccinii* IMV B-7405 surfactants. *Biotechnologia Acta*, 2016, vol. 9, no. 1, pp. 38–47. <https://doi.org/10.15407/biotech9.01.038>
14. Zezzi do Valle Gomes M., Nitschke M. Evaluation of rhamnolipid and surfactin to reduce the adhesion and remove biofilms of individual and mixed cultures of food pathogenic bacteria. *Food Control*, 2012, vol. 25, no. 2, pp. 441–447. <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2011.11.025>
15. Rodrigues L., Banat I. M., Teixeira J., Oliveira R. Biosurfactants: potential applications in medicine. *Journal of Antimicrobial Chemotherapy*, 2006, vol. 57, no. 4, pp. 609–618. <https://doi.org/10.1093/jac/dk1024>
16. Kalyani R., Bishwambhar M., Suneetha V. Recent potential usage of surfactant from microbial origin in pharmaceutical and biomedical arena: a perspective. *International Research Journal of Pharmacy*, 2011, vol. 2, no. 8, pp. 11–15.
17. Rivardo F., Turner R. J., Allegrone G., Ceri H., Martinotti M. G. Anti-adhesion activity of two biosurfactants produced by *Bacillus* spp. prevents biofilm formation of human bacterial pathogens. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2009, vol. 83, no. 3, pp. 541–553. <https://doi.org/10.1007/s00253-009-1987-7>
18. Pecci Y., Rivardo F., Martinotti M. G., Allegrone G. LC/ESI-MS/MS characterisation of lipopeptide biosurfactants produced by the *Bacillus licheniformis* V9T14 strain. *Journal of Mass Spectrometry*, 2010, vol. 45, no. 7, pp. 772–778. <https://doi.org/10.1002/jms.1767>
19. Das P., Yang X.-P., Ma L. Z. Analysis of biosurfactants from industrially viable *Pseudomonas* strain isolated from crude oil suggests how rhamnolipids congeners affect emulsification property and antimicrobial activity. *Frontiers in Microbiology*, 2014, vol. 5, art. 696. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00696>
20. Pirog T. P., Savenko I. V., Lutsay D. A. Microbial surface-active substances as antiadhesive agents. *Biotechnologia Acta*, 2016, vol. 9, no. 3, pp. 7–22. <https://doi.org/10.15407/biotech9.03.007>
21. Jolly M. J. Inhibitory effect of biosurfactant purified from probiotic yeast against biofilm producers. *Journal of Environmental Science, Toxicology and Food Technology*, 2013, vol. 6, no. 1, pp. 51–55. <https://doi.org/10.9790/2402-0615155>
22. Ławniczak Ł., Marecik R., Chrzanowski Ł. Contributions of biosurfactants to natural or induced bioremediation. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2013, vol. 97, no. 6, pp. 2327–2339. <https://doi.org/10.1007/s00253-013-4740-1>
23. Chen J., Wu Q., Hua Y., Chen J., Zhang H., Wang H. Potential applications of biosurfactant rhamnolipids in agriculture and biomedicine. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2017, vol. 101, no. 23–24, pp. 8309–8319. <https://doi.org/10.1007/s00253-017-8554-4>

Інформація об авторах

Пирог Тат'яна Павлівна – д-р біол. наук, вед. науч. сотрудник, професор, завідувач кафедри. Національний університет пищевих технологій (ул. Владимирская, 68, 01601, г. Київ, Україна). E-mail: tapirog@nuft.edu.ua

Шевчук Тат'яна Андріївна – вед. інженер. Інститут мікробіології та вірусології НАН України (ул. Академіка Заболотного, 154, 03143, г. Київ, Україна)

Никитюк Лилія Вікторівна – аспірант. Національний університет пищевих технологій (ул. Владимирская, 68, 01601, г. Київ, Україна). E-mail: liya.nikityuk@ukr.net

Луцай Дар'я Андріївна – студент. Національний університет пищевих технологій (ул. Владимирская, 68, 01601, г. Київ, Україна). E-mail: lutaйда0@ukr.net

Палийчук Олесь Ігорівна – аспірант. Національний університет пищевих технологій (ул. Владимирская, 68, 01601, г. Київ, Україна). E-mail: olesiapaliichuk@gmail.com

Information about the authors

Tat'yana P. Pirog – D. Sc. (Biol.), Leading researcher, Professor, Head of the Department. National University of Food Technologies (68, Vladimirska Str., 01601, Kyiv, Ukraine). E-mail: tapirog@nuft.edu.ua

Tat'yana A. Shevchuk – Leading Engineer. Institute of Microbiology and Virology of NAS of Ukraine (154, Academician Zabolotny Str., 03143, Kiev, Ukraine)

Liliya V. Nikityuk – Postgraduate student. National University of Food Technologies (68, Vladimirska Str., 01601, Kyiv, Ukraine). E-mail: liya.nikityuk@ukr.net

Dar'ya A. Lutsai – Student. National University of Food Technologies (68, Vladimirska Str., 01601, Kyiv, Ukraine). E-mail: lutaйда0@ukr.net

Olesya I. Paliichuk – Postgraduate student. National University of Food Technologies (68, Vladimirska Str., 01601, Kyiv, Ukraine). E-mail: olesiapaliichuk@gmail.com

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 630.430
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-316-327>

Поступила в редакцию 17.10.2017
Received 17.10.2017

В. В. Усеня

Институт леса НАН Беларуси, Гомель, Республика Беларусь

ПОСЛЕПОЖАРНОЕ СОСТОЯНИЕ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

Аннотация. Представлены результаты многолетних стационарных исследований по влиянию пирогенного фактора на продуктивность и послепожарное состояние лесных фитоценозов Беларуси. Установлено, что величина послепожарного отпада деревьев и их радиальный прирост в насаждениях основных лесобразующих пород определяются видом и интенсивностью пожара, лесоводственно-таксационной характеристикой древостоев, а также биологическими особенностями древесных пород. В сосновых, еловых, березовых и черноольховых насаждениях выявлены зависимости величины послепожарного отпада по запасу древесины от их среднего диаметра и средней высоты нагара на стволах при низовых пожарах, глубины прогорания органических горизонтов почвы и степени повреждения корневых систем деревьев при почвенных пожарах. Разработаны шкалы для определения степени повреждения пожарами насаждений основных лесобразующих пород и их пожароустойчивости. Изложены методы лесовосстановления на горях в различных лесорастительных условиях, обеспечивающие формирование биологически устойчивых и высокопродуктивных насаждений хозяйственно ценных древесных пород. Представлена карта лесопожарного районирования территории Беларуси, на основании которой дифференцированы виды и объемы мероприятий по противопожарному обустройству лесного фонда юридическими лицами, ведущими лесное хозяйство, с целью минимизации площади лесных пожаров и их последствий.

Ключевые слова: лесные фитоценозы, пирогенный фактор, послепожарное состояние, продуктивность, диагностика, шкала, методы лесовосстановления гарей, лесопожарное районирование, минимизация лесных пожаров и их последствий

Для цитирования: Усеня, В. В. Послепожарное состояние и восстановление лесных фитоценозов на территории Республики Беларусь / В. В. Усеня // Вестн. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 316–327. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-316-327>

V. V. Usenya

Forest Institute of the National Academy of Sciences of Belarus, Gomel, Republic of Belarus

POSTFIRE CONDITION AND RENEWAL OF FOREST PHYTOCENOSES ON THE TERRITORY OF THE REPUBLIC OF BELARUS

Abstract. Results of long-term stationary research on influence of the pyrogenic factor on the efficiency and the postfire condition of forest phytocenoses of Belarus are presented. It has been found out that the size of the postfire falling off of trees and their radial gain in plantations of the main forest forming breeds are determined by the type and intensity of a fire, the forest and taxation characteristics of forest stands as well as biological features of tree species. Dependence of the size of the postfire falling off by the quantity of trees and a stock in pine, spruce, birch and black alder plantations on their average diameter and average height of deposit on trunks are revealed at the ground fires, depths of burn-out of organic horizons of the soil and damage rate of root systems of trees – at the soil fires. The description of scales for identification of damage rate in plantations of the main forest forming breeds from fires and their fire resistance is given. The reforestation methods in the burnt-out places in various forest vegetation conditions which provide formation of biologically steady and highly productive plantations of economic valuable tree species are presented. There is a card of forest fire division into districts of the territory of Belarus on the basis of which types and volumes of actions for fire-prevention arrangement of the forest fund of the legal entities which conduct forestry for the purpose of minimization of the area of wildfires and their consequences are differentiated.

Keywords: forest phytocenoses, pyrogenic factor, postfire state, productivity, diagnostics, scale, methods of reforestation of burnt-out places, forest fire division into districts, minimization of wildfires and their consequences

For citation: Usenya, V. V. Postfire condition and renewal of forest phytocenoses on the territory of the Republic of Belarus. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 316–327 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-316-327>

Введение. Лесистость территории Республики Беларусь составляет 39,8 %. Леса являются одним из основных возобновляемых природных богатств, важным компонентом экологического каркаса региона. Они не только представляют большую ценность как ресурсы древесины, но и выполняют природоохранные, средообразующие, рекреационно-оздоровительные и иные полезные функции, имеют большое значение для устойчивого социально-экономического развития страны.

В силу своего породного, возрастного и структурного состава и сильного антропогенного воздействия лесные фитоценозы являются потенциально пожароопасными. В видовом составе лесов преобладают (59,4 %) пожароопасные хвойные породы: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) – 50,1 % и ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst) – 9,3 % [1].

Из множества природных и антропогенных факторов пожары оказывают доминирующее негативное влияние на продуктивность лесов, качественный состав лесного фонда и динамику восстановления лесных фитоценозов, что снижает биологическую устойчивость последних [2–15].

Под воздействием пирогенного фактора в лесных фитоценозах образуются гари и горельники – площади с полностью или частично погибшим древостоем соответственно. Если в первом случае лесохозяйственные мероприятия сводятся к сплошной рубке утративших жизнеспособность древостоев и последующему проведению лесовосстановления, то в горельниках проведение данных мероприятий является более сложной задачей, требующей максимально достоверной диагностики послепожарного состояния насаждений. Наличие такой диагностики и установление продолжительности послепожарного отпада деревьев в пройденных пожарами древостоях позволяет не только правильно оценить размер причиненного и ожидаемого материального и экологического ущерба, но и своевременно и обоснованно наметить первоочередные мероприятия по снижению негативных последствий пожаров на лесные фитоценозы и лесовосстановлению последних.

Охрана лесов от пожаров и ликвидация их последствий – важнейшие составные части мероприятий по сохранению природного комплекса, обеспечивающие устойчивость лесных экосистем и сохранение биологического разнообразия. В связи с этим в природно-климатических и лесорастительных условиях Беларуси необходимо решение ряда научно-прикладных задач по профилактике лесных пожаров, установлению влияния пирогенного фактора на продуктивность лесных фитоценозов и диагностике их послепожарного состояния, разработке методов лесовосстановления гарей и формированию пожароустойчивых насаждений основных лесообразующих пород.

Цель настоящего исследования – изучение влияния различного вида и интенсивности пожаров на продуктивность и состояние лесных фитоценозов, разработка и научное обоснование методов и шкал оценки послепожарного состояния насаждений основных лесообразующих пород, дифференцированной системы мероприятий по лесовосстановлению гарей и формированию пожароустойчивых лесных формаций.

Объекты и методы исследования. Объектом исследований являлись сосновые, еловые, березовые и черноольховые насаждения в лесном фонде Беларуси после различного вида и интенсивности пожаров.

Многолетнюю динамику пожаров (количество случаев и площадь) устанавливали на основании ежегодных статистических бюллетеней Национального статистического комитета Республики Беларусь «Лесные пожары в Республике Беларусь» в соответствии с формой государственной статистической отчетности 1-ЛХ (пожары) «Отчет о лесных пожарах».

Изучение величины послепожарного отпада в 11–75-летних насаждениях основных лесообразующих пород, подверженных влиянию различного вида и интенсивности пожаров, и установление критериев и показателей степени их повреждения проводили на стационарных и временных пробных площадях (ПП) во всех геоботанических (лесорастительных) подзонах страны [16]: 1) широколиственно-еловых лесах (дубово-темнохвойных) (21 ПП); 2) елово-грабовых дубравах (грабово-дубово-темнохвойных лесах) (48 ПП); 3) грабовых дубравах (широколиственно-сосновых лесах) (59 ПП). Закладка ПП, определение лесоводственно-таксационных характеристик и послепожарного состояния насаждений выполнены в соответствии с общепринятыми в лесоводстве и лесной таксации методическими разработками [17–19].

В насаждениях, пройденных низовыми пожарами, измеряли диаметр и высоту нагара на стволе каждого дерева, а в пройденных почвенными пожарами – глубину прогорания органических горизонтов почвы. При почвенных пожарах определяли также степень повреждения (обгорания) корневых систем деревьев. Проводили визуальную оценку жизнеспособности деревьев на пробных площадях, используя шкалу оценки категорий состояния деревьев [20]. По числу деревьев и их запасу в насаждениях устанавливали уровни послепожарного отпада и на основании этого разрабатывали шкалы для определения степени их повреждения низовыми и почвенными пожарами.

Динамику радиального прироста в пройденных пожарами насаждениях изучали путем отбора приростным буром кернов древесины на высоте 1,3 м у деревьев с различными ступенями толщины и замера их среднепериодического текущего прироста в 5-летний до- и послепожарный периоды при помощи специальной программы (Bioker) обработки изображений прироста кернов на основе алгоритмического анализа полученных результатов.

На основании лесоводственно-таксационной характеристики насаждений, оценки запасов лесных горючих материалов и определения величины послепожарного отпада деревьев о запасу древесины разработана шкала оценки пожароустойчивости насаждений основных лесобразующих пород.

Для лесопожарного районирования территории Беларуси использовали комплексный показатель потенциальной опасности возникновения и распространения лесных пожаров, включающий следующие критерии: класс природной пожарной опасности лесов, лесистость, плотность населения региона, уровень многолетней горимости лесов, закрепление территории лесного фонда по зонам радиоактивного загрязнения за юридическими лицами, ведущими лесное хозяйство. При лесопожарном районировании учитывали взаимосвязь и степень влияния указанных выше критериев на горимость лесов конкретного региона с учетом коэффициента их значимости.

Результаты и их обсуждение. На территории Беларуси на протяжении 1959–2016 гг. возникло 136,1 тыс. пожаров на общей площади 215,2 тыс. га (рис. 1).

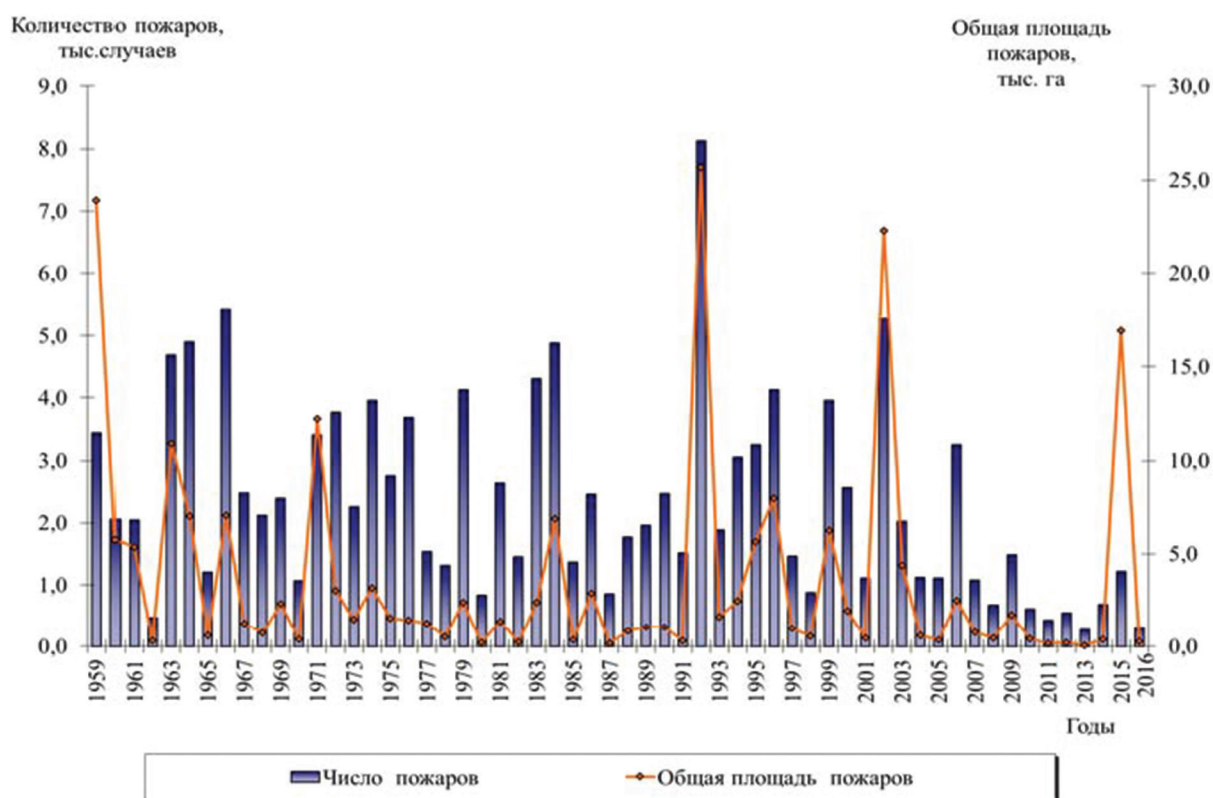


Рис. 1. Динамика пожаров в лесном фонде Беларуси
Fig. 1. Dynamics of fires in the forest fund of Belarus

Средняя площадь одного пожара составила 1,58 га (минимум – 0,16 га, максимум – 6,93 га). Максимальное количество случаев возникновения пожаров и пройденной ими площади наблюдалось 2–3 раза на протяжении каждого десятилетия. В лесном фонде низовые пожары составили 84,1 %, верховые – 12,6, почвенные – 3,3 % от общей площади возгорания.

Полученные результаты исследований позволили установить количественные показатели послепожарного отпада по числу деревьев и их запасу в подверженных низовым пожарам сосновых, еловых, березовых и черноольховых насаждениях в зависимости от среднего диаметра и средней высоты нагара на стволах. Величина послепожарного отпада определяется видом и интенсивностью пожара, лесоводственно-таксационной характеристикой древостоев, а также биологическими особенностями древесных пород. При низовых пожарах наблюдается прямая зависимость увеличения величины послепожарного отпада деревьев с уменьшением среднего диаметра древостоя и увеличением средней высоты нагара на стволах. Установлено, что при среднем диаметре насаждений ели 6–12 см и средней высоте нагара 1,6–2,0 м отпад по числу деревьев составляет 100 %, сосны – 86–100 %. При одинаковой средней высоте нагара на стволах деревьев и среднем диаметре древостоя более значительно повреждаются огнем насаждения ели в силу более низкой пожароустойчивости данной древесной породы. Так, в насаждениях при средней высоте нагара на стволах 2,1–2,5 м послепожарный отпад по числу деревьев со средним диаметром ствола 16–32 см составил: ели – 50–96 %, сосны – 2–66 %. В 25–40-летних сосновых насаждениях максимальная величина отпада деревьев наблюдалась в первые два послепожарных года и составляла при низовых пожарах сильной интенсивности (высота нагара (h) на коре стволов 2,1 м и более) – 52–74 %, средней ($h = 1,1$ –2,0 м) – 12–15, слабой ($h \leq 1,0$ м) – 3–4 % от общего запаса древостоев. В 35–55-летних еловых насаждениях максимальная величина послепожарного отпада, вне зависимости от интенсивности пожара, наблюдалась в год пожара и при сильной интенсивности составляла 87–96 %, при средней – 56–79, при слабой – 21–23 % от общего запаса древостоя. В последующие три послепожарных года достоверного увеличения величины послепожарного отпада не установлено, т. е. данный показатель в еловых насаждениях практически стабилизируется уже в год пожара.

Множественный регрессионный анализ выявил достоверную зависимость величины послепожарного отпада деревьев по числу стволов от их среднего диаметра и средней высоты нагара, которые и явились определяющими критериями при установлении степени повреждения деревьев хвойных древостоев низовыми пожарами (рис. 2).

Полученные закономерности послепожарного отпада деревьев основных лесобразующих пород, поврежденных низовыми пожарами, свидетельствуют о том, что жизнеспособность деревьев определяется диаметром их ствола и высотой нагара (табл. 1).

В зависимости от величины послепожарного отпада выделены четыре степени повреждения насаждений верховыми и низовыми пожарами, которые являются основным критерием для оценки состояния этих насаждений с целью проведения необходимых мероприятий по повышению продуктивности древостоя и ликвидации последствий пожаров:

I – слабая степень повреждения. После низового пожара слабой интенсивности повреждения деревьев верхнего полога незначительны. Подчиненный полог древостоя или частично отмирает, или полностью сохраняет жизнеспособность, отпад по числу деревьев не превышает 15 %, по запасу – 10 %.

II – средняя степень повреждения. После низового пожара слабой и средней интенсивности большинство деревьев верхнего полога сохраняет жизнеспособность, подчиненный полог древостоя погибает полностью, отпад по числу деревьев составляет 16–30 %, по запасу – 11–25 %.

III – сильная степень повреждения. После низового пожара средней интенсивности значительная часть древостоя верхнего полога еще сохраняет жизнеспособность, отпад по числу деревьев составляет 31–50 %, по запасу – 26–50 %.

IV – очень сильная степень повреждения. После верхового или низового пожара сильной интенсивности древостой полностью утрачивает жизнеспособность, отпад превышает 50 % от общего числа деревьев и их запаса.

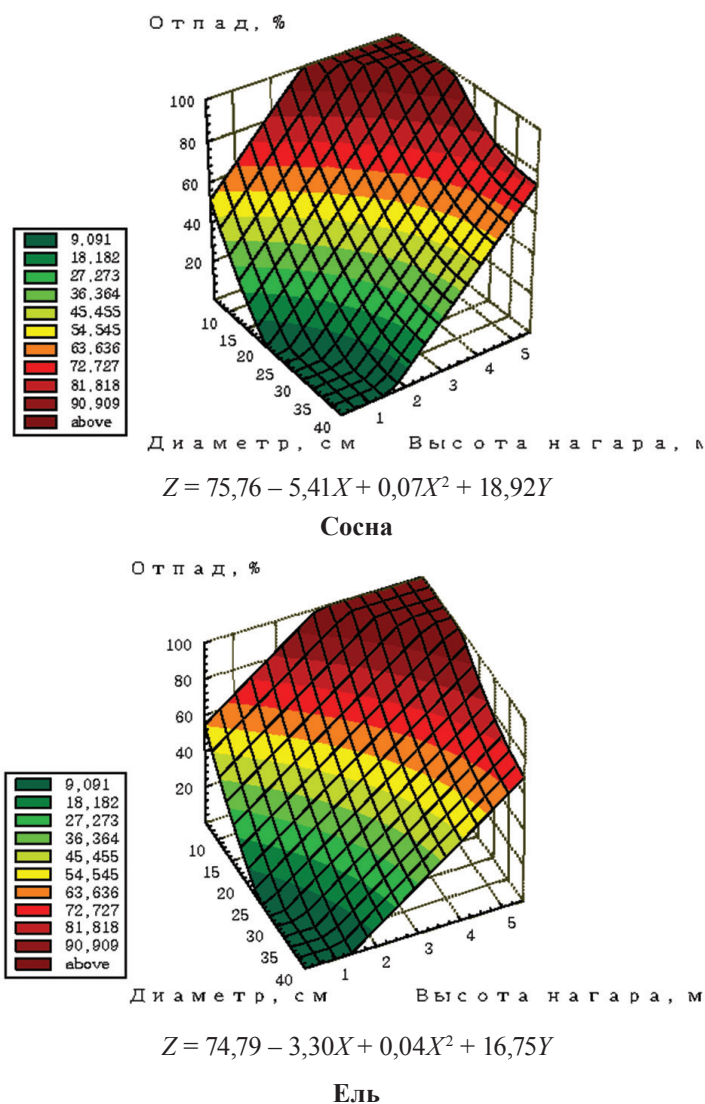


Рис. 2. Зависимость послепожарного отпада (Z) деревьев в хвойных насаждениях от их среднего диаметра (X) и средней высоты нагара на стволах (Y)

Fig. 2. Dependence of postfire falling off (Z) of trees in coniferous plantations on their average diameter (X) and average height of deposit on trunks (Y)

Степень повреждения насаждений низовыми пожарами устанавливается по специальным шкалам, которые основаны на оценке среднего диаметра древостоя и средней высоты нагара на стволах деревьев (табл. 2, 3).

Послепожарный отпад в лесных фитоценозах, подверженных влиянию почвенных пожаров, находится в непосредственной зависимости от глубины прогорания органических горизонтов почвы, а также от степени повреждения (обгорания) корневой системы деревьев. Установлено, что в наибольшей степени почвенными пожарами повреждаются еловые древостои. При незначительной (до 5 см) глубине прогорания органического горизонта почвы послепожарный отпад в ельниках по числу стволов составляет 20–25 %. При глубине прогорания органического горизонта почвы свыше 15 см в насаждениях ели большинство деревьев уже теряет жизнеспособность и их отпад составляет более 50 %. В то же время в сосняках послепожарный отпад по числу стволов свыше 50 % наблюдается при глубине прогорания органических горизонтов почвы более 25 см.

Степень повреждения насаждений почвенными пожарами определяется по специальным шкалам, которые основываются на глубине прогорания органических горизонтов почвы и степени повреждения корневой системы деревьев (табл. 4).

Таблица 1. Минимальная высота нагара на стволах, при которой деревья в насаждениях основных лесобразующих пород теряют жизнеспособность

Table 1. The minimum height of deposit on trunks with which trees in plantations of the main forest forming breeds lose viability

Диаметр ствола (см) на высоте 1,3 м	Минимальная высота нагара, м			
	Сосна	Ель	Береза	Ольха черная
6	0,6	0,3	0,7	0,9
8	1,0	0,5	1,5	1,7
10	2,0	0,8	1,7	1,9
12	2,2	1,0	1,9	3,0
14	2,4	1,2	2,8	3,2
16	2,6	1,5	3,0	4,0
18	3,0	1,7	3,5	4,5
20	3,3	1,8	4,2	5,1
22	3,5	1,9	4,5	5,1
24	3,8	2,0	4,8	5,1
26	4,0	2,0	5,1	5,1
28	4,2	2,0	5,1	5,1
30	4,8	2,2	5,1	5,1
32	5,0	2,2	5,1	5,1
34	5,0	2,5	5,1	5,1
36	5,0	2,5	5,1	5,1
38	5,0	2,5	5,1	5,1
40	5,0	2,5	5,1	5,1

Диагностика послепожарного состояния насаждений является основой для проведения, в зависимости от степени повреждения, первоочередных мероприятий по ведению хозяйства в начальный послепожарный период (своевременных санитарных рубок, позволяющих рационально использовать древесину нежизнеспособных, сильно поврежденных огнем деревьев; повышения густоты залесения площади расстроенных пожарами древостоев; содействия естественному возобновлению леса или создания лесных культур; восстановления утраченного после пожара почвенного плодородия), направленных на минимизацию последствий пожаров, предотвращение

Таблица 2. Шкала определения степени повреждения хвойных насаждений низовыми пожарами

Table 2. Scale of identification of damage rate of coniferous plantations by the ground fires

Средняя высота нагара, м	Степень повреждения при среднем диаметре древостоя, см																	
	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40
0,1–0,5	$\frac{2}{4}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$
0,6–1,0	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$
1,1–1,5	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
1,6–2,0	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$
2,1–2,5	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$
2,6–3,0	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$
3,1–4,0	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{2}{4}$
4,1–5,0	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$
5,1 и более	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$

Примечание. В числителе указана степень повреждения сосны, в знаменателе – ели.

Т а б л и ц а 3. Шкала определения степени повреждения березовых и черноольховых насаждений низовыми пожарами

T a b l e 3. Scale of identification of damage rate in birch and black alder plantations from the ground fires

Средняя высота нагара, м	Степень повреждения при среднем диаметре древостоя, см												
	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30
0,1–0,5	$\frac{4}{3}$	$\frac{3}{2}$	$\frac{2}{2}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$
0,6–1,0	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{3}$	$\frac{4}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{2}$	$\frac{2}{2}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$
1,1–1,5	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{2}$	$\frac{2}{2}$	$\frac{2}{2}$	$\frac{2}{1}$	$\frac{2}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$
1,6–2,0	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{2}{2}$	$\frac{2}{2}$	$\frac{2}{2}$	$\frac{2}{1}$	$\frac{2}{1}$
2,1–2,5	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{2}$	$\frac{2}{2}$	$\frac{2}{2}$
2,6–3,0	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{2}$
3,1–4,0	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$
4,1–5,0	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{3}$
5,1 и более	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$

П р и м е ч а н и е. В числителе указана степень повреждения березы, в знаменателе – ольхи черной.

возможного увеличения ущерба, а также на повышение продуктивности поврежденных древостоев, которые осуществляются в соответствии с Практическими рекомендациями по диагностике послепожарного состояния насаждений основных лесобразующих пород и ведению в них хозяйства [21].

Одной из основных динамических характеристик продуктивности и роста лесных фитоценозов, отражающих влияние на них различных природных и антропогенных факторов, в том числе

Т а б л и ц а 4. Шкала определения степени повреждения хвойных, березовых и черноольховых насаждений почвенными пожарами

T a b l e 4. Scale of identification of damage rate in coniferous, birch and black alder plantations from the soil fires

Степень повреждения древостоя	Глубина прогорания органических горизонтов почвы, см	Степень повреждения (обгорания) корневой системы деревьев, %	Послепожарный отпад по числу деревьев, %
<i>Хвойные насаждения</i>			
I (слабая)	≤5	$\frac{-}{5-10}$	$\frac{10-15}{20-25}$
II (средняя)	6–15	$\frac{10-15}{15-30}$	$\frac{16-30}{26-50}$
III (сильная)	16–25	$\frac{25-40}{40-70}$	$\frac{31-50}{51-80}$
IV (очень сильная)	>25	$\frac{50-85}{80-95}$	$\frac{51-95}{81-100}$
<i>Березовые и черноольховые насаждения</i>			
I (слабая)	≤5	–	$\frac{≤15}{≤10}$
II (средняя)	6–15	10–20	$\frac{16-40}{11-35}$
III (сильная)	16–25	21–30	$\frac{41-50}{36-50}$
IV (очень сильная)	>25	>30	>50

П р и м е ч а н и е. В числителе указана степень повреждения корневых систем деревьев в сосняках, в знаменателе – в ельниках.

и пирогенного воздействия, является радиальный прирост древесных пород. Исследование динамики среднепериодического радиального прироста в хвойных насаждениях, пройденных низовыми пожарами средней и сильной интенсивности, свидетельствует о том, что в течение первых 5 послепожарных лет наблюдается достоверное снижение по сравнению с допожарным периодом (контроль) радиального прироста деревьев с различными ступенями их толщины (табл. 5).

Таблица 5. Влияние низовых пожаров на среднепериодический прирост по диаметру деревьев с различными ступенями их толщины в хвойных насаждениях

Table 5. Influence of the ground fires on average gain in diameter of trees of various steps of thickness in coniferous plantations

Ступень толщины	Среднепериодический прирост по диаметру, мм					
	Пройденные пожарами насаждения			Не пройденные пожарами насаждения (контроль)		
	послепожарный период	допожарный период	в процентах по отношению к допожарному периоду	соответствующий послепожарный период	соответствующий допожарный период	в процентах по отношению к соответствующему допожарному периоду
<i>Сосновые насаждения</i>						
8	0,96	1,36	70,6	1,32	1,38	95,6
16	1,22	1,92	63,5	1,94	1,90	96,1
20	1,07	1,19	89,9	1,17	1,23	95,1
24	1,73	1,96	88,3	2,00	2,00	100,0
28	1,45	1,82	79,7	1,67	1,64	101,8
32	1,78	1,91	93,2	1,85	1,90	97,4
<i>Еловые насаждения</i>						
8	1,42	1,88	75,5	1,75	1,86	94,1
16	1,61	1,89	81,3	2,01	2,06	97,6
20	2,16	2,46	87,8	2,35	2,53	92,9
28	2,48	3,00	82,7	2,85	3,05	93,4

Установлено, что в пройденных низовыми пожарами средней и сильной интенсивности сосновых насаждениях в течение первых 5 лет после пожара наблюдается снижение среднепериодического радиального прироста деревьев с различными ступенями их толщины до 36,5 %, в еловых древостоях – до 24,5 % по сравнению с соответствующим допожарным периодом.

Как показали результаты исследований, основными диагностическими критериями пожароустойчивости сосновых, еловых, березовых и черноольховых насаждений являются: тип условий местопроизрастания, средний диаметр древостоя, доля лиственных пород в его составе, количество подроста хвойных пород, запас лесных горючих материалов наземной группы. На основании этих критериев разработана шкала оценки пожароустойчивости насаждений основных лесобразующих пород Беларуси (табл. 6).

Выбор метода создания и формирования пожароустойчивых насаждений естественного и искусственного происхождения определяется типом лесорастительных условий, возрастом древостоя, зоной антропогенной нагрузки и осуществляется путем регулирования доли лиственных пород в составе хвойных насаждений при их создании и проведении рубок ухода, количества подроста хвойных пород, а также создания противопожарных разрывов и заслонов, формирования пожароустойчивых опушек, очистки мест рубок и ликвидации захламленности.

Выполненный на протяжении последнего десятилетия анализ распределения площади гарей в лесном фонде Беларуси свидетельствует о том, что 88,3 % от общей площади гарей образуется в сосновых, 6,7 % – в березовых, 2,7 % – в еловых, 1,8 % – в черноольховых насаждениях. В других лесных формациях доленое участие гарей составляет около 0,5 % от их общей площади. Наиболее значительная часть (46,7 % от общей площади) гарей образуется в наиболее распространенных и пожароопасных в лесном фонде сосняках мшистых и вересковых.

Выполнена оценка успешности естественного возобновления хозяйственно ценных древесных пород на гарях в различных условиях местопроизрастания (табл. 7).

Лесовосстановление на гарях насаждений основных лесобразующих пород в лесном фонде страны осуществляется на регионально-типологической основе в зависимости от лесорастительных

Т а б л и ц а 6. Шкала оценки пожароустойчивости насаждений основных лесобразующих пород Беларуси

T a b l e 6. Scale of assessment of fire resistance of plantations of the main forest forming breeds of Belarus

Класс пожароустойчивости / балл	Порода	Факторы пожароустойчивости насаждений					Ожидаемый послепожарный отпад по запасу, %
		Тип условий местопроизрастания	Средний диаметр ствола, см	Доля лиственных пород в составе насаждений, %	Запас лесных горючих материалов наземной группы в абсолютно сухом состоянии, т/га	Густота подростов хвойных пород, тыс. шт/га	
Высокий 3	Сосна	A ₄ , A ₅ , B ₄ , C ₂	>22	40–50	<10	Редкий (< 2)	<20
	Ель	C ₂ , C ₃ , C ₄ , D ₂ , D ₃	>26		<20		
	Береза, ольха черная	D ₂ , D ₃ , D ₄ , C ₄₋₅	>18	–	<15	–	
Средний 2	Сосна	A ₃ , B ₂ , B ₃	12–22	20–30	10–25	Средней густоты (2–8)	20–50
	Ель	B ₄ , B ₅	18–26	20–30	20–35		
	Береза, ольха черная	A ₂ , B ₄ , B ₅ , C ₃ , C ₄	8–18	–	15–25	–	
Низкий 1	Сосна	A ₁ , A ₂	<12		>25	Густой, очень густой (>8)	50 и более
	Ель	B ₂	<18	10 и менее	>35		
	Береза, ольха черная	A ₂ , B ₂	<8	–	>25	–	

Т а б л и ц а 7. Методы лесовосстановления на гарях насаждений основных лесобразующих пород

T a b l e 7. Reforestation methods on burnt-out places in plantations of the main forest forming breeds

Тип условий местопроизрастания	Методы лесовосстановления			
	Искусственное лесовосстановление		Естественное возобновление леса	Комбинированный метод
	посадка	посев		
A ₁	+	–	–	–
A ₂ , A ₃ , B ₂ , B ₃	+	+	+	+
C ₃ , D ₃	+	–	+	+
A ₄ , B ₄	–	–	+	–
C ₄ , C ₅ , D ₄	–	–	+	–

условий и послепожарного состояния плодородия почвы, лесоводственно-биологических особенностей культивируемых древесных и кустарниковых пород, целей лесовыращивания, а также в соответствии с разработанными Рекомендациями по лесовосстановлению на гарях в лесном фонде Республики Беларусь [22].

Для эффективной организации противопожарной профилактики и борьбы с лесными пожарами с целью минимизации их площади и негативных последствий необходимо разделение лесного фонда на однородные по целому комплексу природно-климатических, лесорастительных, лесопирологических, экономических и ряду других факторов территории, которые в своей совокупности определяют необходимость проведения одинаковых видов и объемов противопожарных мероприятий с аналогичными затратами сил и средств на их реализацию.

В основу разработанного впервые лесопожарного районирования территории Беларуси положен комплексный показатель потенциальной опасности возникновения и распространения лесных пожаров, включающий класс природной пожарной опасности лесов, уровень горимости лесов, плотность населения, лесистость региона, распределение лесного фонда юридических лиц, ведущих лесное хозяйство, по зонам радиоактивного загрязнения:

$$K_{п.о} = 0,4K + 0,4Л + 0,1Г + 0,1П + Т,$$

где $K_{п.о}$ – класс природной пожарной опасности лесного фонда юридических лиц, ведущих лесное хозяйство; Л – лесистость территории лесного фонда; Г – горимость лесов; П – плотность населения региона; Т – степень тяжести радиоактивного загрязнения территории лесного фонда.

На основании величины комплексного показателя потенциальной опасности возникновения и распространения лесных пожаров территория Беларуси разделена на три лесопожарных пояса,

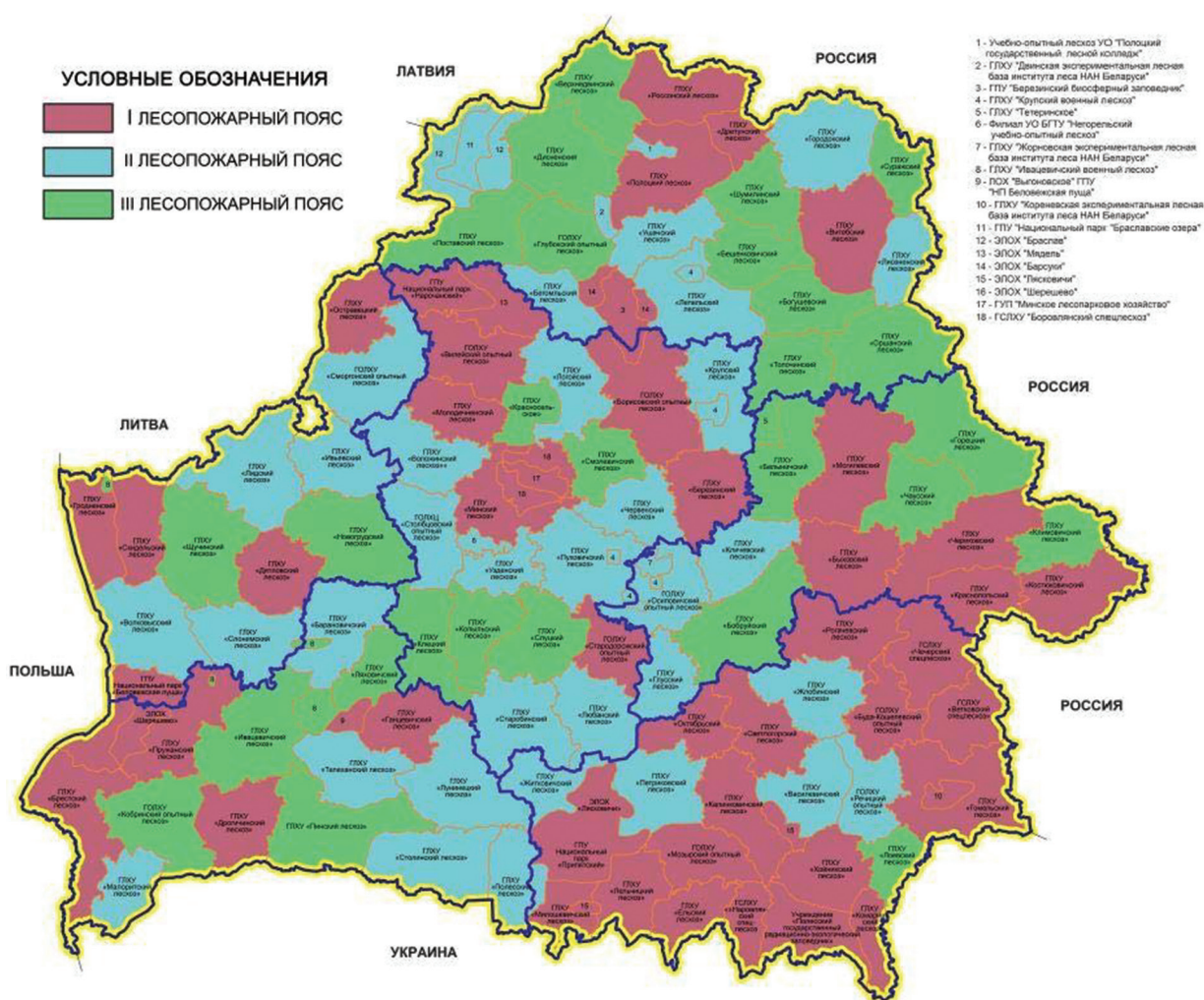


Рис. 3. Карта лесопожарного районирования территории Беларуси
 Fig. 3. Card of forest fire division into districts of the territory of Belarus

для которых дифференцированы виды и объемы мероприятий по противопожарному обустройству расположенного на них лесного фонда юридических лиц, ведущих лесное хозяйство (рис. 3).

Дифференцированная система противопожарных мероприятий в лесном фонде, разработанная на основе лесопожарного районирования, включает создание в лесах системы противопожарных барьеров в виде заслонов и разрывов, минерализованных защитных полос, ограничивающих распространение пожаров, а также устройство сети дорог и пожарных водоемов для обеспечения оперативной ликвидации очагов горения и является одним из основополагающих технических нормативных правовых актов по охране лесов от пожаров в Беларуси (СТБ 1582-2005 «Устойчивое лесопользование и лесопользование. Требования к мероприятиям по охране леса» [23] и ТКП 193-2009 «Правила противопожарного обустройства лесов Республики Беларусь» [24]).

Заключение. В природно-климатических и лесорастительных условиях Беларуси в насаждениях основных лесообразующих пород степень их повреждения пирогенным фактором является главным критерием для оценки их состояния и назначения необходимых мероприятий по повышению продуктивности лесных фитоценозов и минимизации в них негативных последствий пожаров. Установлены зависимости величины послепожарного отпада деревьев по числу стволов и запасу древесины в сосновых, еловых, березовых и черноольховых насаждениях от вида и интенсивности пожара.

Разработаны специальные шкалы для оценки степени повреждения пирогенным фактором насаждений основных лесообразующих пород, которые при низовых пожарах основаны на определении среднего диаметра древостоя и средней высоты нагара на стволах, при почвенных –

на оценке глубины прогорания органических горизонтов почвы и степени повреждения корневых систем деревьев пожарах. В поврежденных низовыми пожарами средней и сильной интенсивности сосновых насаждениях в течение первых 5 лет после пожара наблюдается снижение среднепериодического радиального прироста деревьев с различными ступенями их толщины до 36,5 %, в еловых древостоях – до 24,5 % по сравнению с соответствующим допожарным периодом. Установлено, что основными диагностическими критериями пожароустойчивости насаждений являются: тип условий местопроизрастания, средний диаметр древостоя, доля в составе насаждения лиственных пород, количество подроста хвойных пород, запас лесных горючих материалов наземной группы. Данные критерии составили основу разработанной шкалы оценки пожароустойчивости насаждений основных лесобразующих пород.

Выбор метода лесовосстановления на гарях определяется количеством последующего естественного возобновления хозяйственно ценных пород и лесорастительными условиями. Применяемые в настоящее время разработанные нами технологии лесовосстановления на гарях на зонально-типологической основе позволяют создавать биологически устойчивые и высокопродуктивные насаждения в лесном хозяйстве страны.

Внедрение лесопожарного районирования территории Беларуси в практику противопожарного обустройства лесов позволило более обоснованно планировать и реализовывать оптимальные виды и объемы профилактических мероприятий по охране лесов от пожаров, что обеспечило минимизацию их площади и причиняемого материального и экологического ущерба.

Список использованных источников

1. Государственный лесной кадастр Республики Беларусь : по состоянию на 01.01.2017 г. / М-во лес. хоз-ва Респ. Беларусь, Лесоустр. респ. унитар. предприятие «Белгослес». – Минск : б. и., 2017. – 72 с.
2. Арцыбашев, Е. С. Влияние пожаров на лесные биогеоценозы / Е. С. Арцыбашев // Биосфера. – 2014. – Т. 6, № 1. – С. 53–59.
3. Демаков, Ю. П. Послепожарный отпад в сосняках и его прогнозирование / Ю. П. Демаков, К. К. Калинин, А. В. Иванов // Лес. хоз-во. – 1982. – № 6. – С. 51–53.
4. Заблоцкий, В. И. Стратегия повышения пожароустойчивости и снижения горимости ленточных боров Алтая / В. И. Заблоцкий, В. А. Черных, В. В. Фуряев // Лес. хоз-во. – 2003. – № 3. – С. 38–40.
5. Лесные пожары и их последствия : сб. ст. / отв. ред. Н. П. Курбатский. – Красноярск : Ин-т леса и древесины Сибир. отд-ния Акад. наук СССР, 1985. – 138 с.
6. Санников, С. Н. Пожары как фактор трансформации, возобновления, стабильности и эволюции сосновых лесов Северной Евразии / С. Н. Санников // Охрана лесов от пожаров в современных условиях : материалы Междунар. науч.-практ. конф., Хабаровск, 27–29 марта 2002 г. / редкол. : М. А. Шешуков [и др.]. – Хабаровск, 2002. – С. 310–315.
7. Усеня, В. В. Современные методы и средства охраны лесов от пожаров и ликвидации их последствий в Республике Беларусь / В. В. Усеня // Проблемы лесоведения и лесоводства : сб. науч. тр. / Ин-т леса НАН Беларуси. – Гомель, 2015. – Вып. 75. – С. 596–610.
8. Усеня, В. В. Лесные пожары, последствия и борьба с ними / В. В. Усеня. – Гомель : Ин-т леса НАН Беларуси, 2002. – 206 с.
9. Усеня, В. В. Продуктивность и восстановление лесных фитоценозов после пожаров / В. В. Усеня, Е. Н. Каткова. – Минск : Беларус. наука, 2010. – 247 с.
10. Фуряев, В. В. Пожароустойчивость сосновых лесов / В. В. Фуряев, В. И. Заблоцкий, В. А. Черных. – Новосибирск : Наука, 2005. – 159 с.
11. Цветков, П. А. Пирогенные свойства древесных пород / П. А. Цветков // Лесоведение. – 2011. – № 2. – С. 25–31.
12. Ryan Kevin, C. Dynamic interactions between forest structure and fire behavior in boreal ecosystems / C. Ryan Kevin // Silva Fennica. – 2002. – Vol. 36, N 1. – P. 13–39. <https://doi.org/10.14214/sf.548>
13. Harmon, M. E. Survival of trees after low-intensity surface fires in Great Smoky Mountains National Park // Ecology. – 1984. – Vol. 65, N 3. – P. 796–802. <https://doi.org/10.2307/1938052>
14. Davis, K. P. Forest fire: control and use / K. P. Davis, G. M. Byram, W. R. Krumm. – New York : McGraw-Hill, 1959. – 584 p.
15. Fire-caused tree mortality in thinned Douglass-fir stands in Patagonia, Argentina / M. M. Godoy [et al.] // Int. J. Wildland Fire. – 2013. – Vol. 22, N 6. – P. 810–814. <https://doi.org/10.1071/wf12107>
16. Юркевич, И. Д. География, типология и районирование лесной растительности / И. Д. Юркевич, В. С. Гельман. – Минск : Наука и техника, 1965. – 288 с.
17. Юркевич, И. Д. Выделение типов леса при лесостроительных работах / И. Д. Юркевич. – 3-е изд., доп. – Минск : Наука и техника, 1980. – 120 с.
18. Справочник таксатора / В. С. Мирошников [и др.] ; под общ. ред. В. С. Мирошниковой. – 2-е изд., перераб. и доп. – Минск : Ураджай, 1980. – 360 с.
19. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – М. : Колос, 1965. – 423 с.
20. ТКП 026-2006 (02080) «Санитарные правила в лесах Республики Беларусь». – Минск : б. и., 2006. – 42 с.

21. Практические рекомендации по диагностике послепожарного состояния насаждений основных лесообразующих пород и ведению в них хозяйства // Научно-техническая информация в лесном хозяйстве / М-во лес. хоз-ва Респ. Беларусь, Респ. унитар. предприятие «Белгипролес». – Минск, 2005. – Вып. 5. – С. 5–21.
22. Рекомендации по лесовосстановлению на горячих в лесном фонде Беларуси. – Минск : М-во лес. хоз-ва Респ. Беларусь, 2010. – 9 с.
23. СТБ 1582-2005 «Устойчивое лесопользование и лесопользование. Требования к мероприятиям по охране леса». – Минск : Госстандарт, 2006. – 10 с.
24. ТКП 193-2009 (02080) «Правила противопожарного обустройства лесов Республики Беларусь». – Минск : б. и., 2009. – 12 с.

References

1. *The state forest inventory of the Republic of Belarus as of 01.01.2017*. Minsk, 2017. 72 p. (in Russian).
2. Artsybashev E. S. Influence of fires on forest biogeocenoses. *Biosfera* [Biosphere], 2014, vol. 6, no. 1, pp. 53–59 (in Russian).
3. Demakov Yu. P., Kalinin K. K., Ivanov A. V. Postfire falling-off in pine forests and its forecasting. *Lesnoe khozyaistvo* [Forestry], 1982, no. 6, pp. 51–53 (in Russian).
4. Zablotskii V. I., Chernykh V. A., Furyaev V. V. Strategy of increase in fire resistance and decrease in inflammability of tape pine forests of Altai. *Lesnoe khozyaistvo* [Forestry], 2003, no. 3, pp. 36–38 (in Russian).
5. Kurbatskii N. P. (ed.). *Wildfires and their consequences*. Krasnoyarsk, Institute of Forestry and Wood of the Siberian branch of the Academy of Sciences of the USSR, 1985. 138 p. (in Russian).
6. Sannikov S. N. Fires as a factor of transformation, renewal, stability and evolution of pine forests of Northern Eurasia. *Okhrana lesov ot pozharov v sovremennykh usloviyakh: materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (Khabarovsk, 27–29 marta 2002 g.)* [The present forest fire protection: materials of the International scientific and practical conference (Khabarovsk, March 27–29, 2002)]. Khabarovsk, 2002, pp. 310–315 (in Russian).
7. Usenya V. V. Modern methods and means of forest prevention from fires and elimination of their consequences in the Republic of Belarus. *Problemy lesovedeniya i lesovodstva: sbornik nauchnykh trudov Instituta lesa Natsional'noi akademii nauk Belarusi* [Problems of forest science and forestry: a collection of scientific works of the Forest Institute of the National Academy of Sciences of Belarus]. Gomel, 2015, iss. 75, pp. 596–610 (in Russian).
8. Usenya V. V. *Wildfires, consequences and fight against them*. Gomel, Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus, 2002. 206 p. (in Russian).
9. Usenya V. V., Katkova E. N. *Productivity and restoration of forest phytocenoses after fires*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2010. 247 p. (in Russian).
10. Furyaev V. V., Zablotskii V. I., Chernykh V. A. *Fire resistance of pine forests*. Novosibirsk, Nauka Publ., 2005. 159 p. (in Russian).
11. Tsvetkov P. A. Pyrogenetic properties of tree species. *Lesovedeniye* [Forest Science], 2011, no. 2, pp. 25–31 (in Russian).
12. Ryan Kevin C. Dynamic interactions between forest structure and fire behavior in boreal ecosystems. *Silva Fennica*, 2002, vol. 36, no. 1, pp. 13–39. <https://doi.org/10.14214/sf.548>
13. Harmon Mark E. Survival of trees after low-intensity surface fires in Great Smoky Mountains National Park. *Ecology*, 1984, vol. 85, no. 3, pp. 796–802. <https://doi.org/10.2307/1938052>
14. Davis K. P., Byram G. M., Krumm W. R. *Forest fire: control and use*. New York, McGraw-Hill, 1959. 584 p.
15. Godoy M. M., Defossé G. E., Bianchi L. O., Davel M. M., Withington T. E. Fire-caused tree mortality in thinned Douglass-fir stands in Patagonia, Argentina. *International Journal of Wildland Fire*, 2013, vol. 22, no. 6, pp. 810–814. <https://doi.org/10.1071/wf12107>
16. Yurkevich I. D., Gel'tman V. S. *Typology and division into districts of forest vegetation*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1965. 288 p. (in Russian).
17. Yurkevich I. D. *Allocation of types of forests during the forest management works (add. tab.). 3rd ed.* Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1980. 120 p. (in Russian).
18. Miroshnikov V. S. (ed.). *The reference book by the claimsman. 2nd ed.* Minsk, Uradzhai Publ., 1980. 360 p. (in Russian).
19. Dospekhov B. A. *Methodology of field experiment*. Moscow, Kolos Publ., 1965. 423 p. (in Russian).
20. *TCP 026-2006 (02080) "Health regulations in forests of the Republic of Belarus"*. Minsk, 2006. 42 p. (in Russian).
21. Practical recommendations about diagnostics of a postfire condition of plantations of the main forest forming breeds and maintaining economy in them. *Nauchno-tekhnicheskaya informatsiya v lesnom khozyaistve* [Scientific and technical information in forestry]. Minsk, 2005, iss. 5, pp. 5–21 (in Russian).
22. *Recommendations on reforestation on the burnt-out places in the forest fund of Belarus*. Minsk, Ministry of Forestry of the Republic of Belarus, 2010. 9 p. (in Russian).
23. *STB 1582-2005 "Steady forest management and forest exploitation. Requirements to actions for forest protection"*. Minsk, Gosstandart Publ., 2006. 10 p. (in Russian).
24. *TCP 193-2009 (02080) "Rules of fire-prevention arrangement of forests of the Republic of Belarus"*. Minsk, 2009. 12 p. (in Russian).

Информация об авторе

Усеня Владимир Владимирович – член-корреспондент, д-р с.-х. наук, профессор, заместитель директора по научной работе. Институт леса НАН Беларуси (ул. Пролетарская, 71, 246001, г. Гомель, Республика Беларусь). E-mail: usenyaforinst@gmail.com

Information about the author

Vladimir V. Usenya – Corresponding Member, D. Sc. (Agric.), Professor, Deputy director for scientific work. Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus (71, Proletarskaya St., 246001, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: usenyaforinst@gmail.com

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 577.21:633.111.1

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-328-334>

Поступила в редакцию 05.02.2018

Received 05.02.2018

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

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

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

ПОЛИМОРФИЗМ ПРОМОТОРНОЙ ОБЛАСТИ ГЕНА *TASAP-A1* В КОЛЛЕКЦИИ СОРТОВ И ЛИНИЙ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА АГРОНОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Аннотация. В ходе исследования промоторной области гена *TaSAP-A1* по аллельному составу Sap5, Sap39 и Sap2606 локусов установлено, что сорта и линии озимой пшеницы из коллекции, используемой в селекционном процессе в Республике Беларусь в 2014 г., относятся к 4 гаплотипам, при этом большинство протестированных образцов (45,6 %) принадлежит к гаплотипу II. Выявлено, что гаплотип IV способствует повышению массы тысячи зерен и урожайности на 5,2 и 9,2 %, а гаплотип I – увеличению длины главного колоса и числа колосков в главном колосе на 4,4 и 2,2 % соответственно по сравнению со средними значениями данных показателей. Также установлено, что наличие делеции в позиции –1810 п. н. оказывает положительное влияние на длину главного колоса, число колосков в главном колосе и урожайность, наличие инсерции в позиции –1637 п. н. – на длину главного колоса, а наличие делеции в данной позиции – на урожайность. Выявлено положительное влияние SNP-2606C в позиции –2606 п. н. на массу тысячи зерен, длину главного колоса и урожайность.

Ключевые слова: озимая пшеница, *TaSAP-A1* ген, агрономические признаки, селекционный процесс пшеницы

Для цитирования: Полиморфизм промоторной области гена *TaSAP-A1* в коллекции сортов и линий озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и его влияние на агрономические признаки / Е. А. Фомина [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 328–334. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-328-334>

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

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

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

THE PROMOTER REGION POLYMORPHISM OF THE *TASAP-A1* GENE IN THE COLLECTION OF WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) VARIETIES AND LINES AND ITS INFLUENCE ON AGRONOMIC TRAITS

Abstract. During the study of the promoter region of the *TaSAP-A1* gene on the allelic composition of Sap5, Sap39 and Sap2606 loci, it was shown that winter wheat varieties and lines from the collection used in the selection process in the Republic of Belarus in 2014 refer to 4 haplotypes and most of the tested samples (45.6 %) belongs to the haplotype II. It was found that the haplotype IV contributes to an increase in thousand-kernel weight and yield by 5.2 and 9.2 %, and haplotype I – an increase in spike length and total number of spikelets per spike by 4.4 and 2.2 % compared with the average values of these indicators. It was also found that the presence of deletion at position –1810 bp has a positive effect on spike length, total number of spikelets per spike and yield, the presence of insertion at position –1637 bp – spike length, and the presence of deletion in this position – on yield. The positive effect of SNP-2606C at position –2606 bp on thousand-kernel weight, spike length and yield was shown.

Keywords: winter wheat, *TaSAP-A1* gene, agronomic traits, selection process of wheat

For citation: Fomina E. A., Malyshev S. V., Kulinkovich S. N., Urbanovich O. Yu. The promoter region polymorphism of the *TaSAP-A1* gene in the collection of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties and lines and its influence on agronomic traits. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 328–334 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-328-334>

Введение. Пшеница (*Triticum aestivum* L.) является одной из важнейших зерновых культур, возделываемых в Беларуси. Огромное значение в селекции пшеницы имеет изучение и выявление фаворитных аллелей генов, участвующих в ответе на различные абиотические стрессы и регуляции роста и развития растений [1].

Белки растений, ассоциированные со стрессом SAPs (Stress association proteins) являются гомологами белка млекопитающих A20/AN1, имеющего в своем составе структуру типа цинковый

палец [2, 3]. A20 домен включает множественные Cys₂/Cys₂ мотивы, тогда как AN1 домен содержит шесть консервативных остатков цистеина и два остатка гистидина, которые, как предполагается, принимают участие в координации положения двух атомов цинка [4]. У растений данные белки оказывают влияние на широкий спектр физиологических процессов, начиная от развития и заканчивая ответом на различные виды абиотического стресса [5, 6]. Первым идентифицированным A20/AN1 растительным белком был белок OsiSAP1. Впоследствии белки, ассоциированные со стрессом, содержащие A20/AN1 домен, были выявлены в рисе, арабидопсисе, кукурузе, томате, люцерне усеченной и прибрежнице солончаковой [7–9]. Следует отметить, что один из представителей данного семейства, белок риса OsDog, также оказывает отрицательное влияние на удлинение клеток и рост растения в целом [10]. У люцерны усеченной нарушение экспрессии белка MtSAP1 приводило к появлению семян с мутантным фенотипом. Семена трансгенного растения были меньше по размеру и весу по сравнению с семенами диких растений [9].

TaSAP1 является представителем семейства белков пшеницы, ассоциированных со стрессом, и принимает участие в ответе на такие факторы абиотического стресса, как засуха, засоленность почвы, холод и экзогенная АБК. По данным Wang с соавт. [11], у арабидопсиса сверхэкспрессия TaSAP1 приводит к повышенной устойчивости к засухе, засоленности почвы и холодному стрессу. Лocus TaSAP-A1 расположен на хромосоме 7A, где находятся локусы, оказывающие влияние на такие компоненты урожайности, как масса тысячи зерен, количество зерновок в колосе и число колосков в главном колосе. Показано, что ген *TaSAP-A1* также может оказывать влияние на эти показатели [3]. Наибольший полиморфизм в этом гене был выявлен именно в промоторной области. На основании определения инсерции/делеции размером 5 п. н. в позиции –1810 п. н., однонуклеотидной замене (A–C) в позиции –2606 п. н. созданы CAPS маркеры – Sap5 и Sap2606 соответственно. Для выявления инсерции/делеции размером 39 п. н. в позиции –1637 п. н. создан аллель-специфичный маркер Sap39 с SNP сайтом на 3'-конце [3].

Цель данной работы – исследование полиморфизма промоторной области *TaSAP-A1* локуса и выявление связи между его аллелями и признаками, влияющими на урожайность, в сортах и линиях пшеницы, используемых в селекции в Республике Беларусь.

Материалы и методы исследования. Полиморфизм промоторной области гена *TaSAP-A1* был исследован в коллекции из 57 сортов и линий озимой пшеницы, используемых в селекционном процессе РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию» (г. Жодино) в 2014 г. Измерения массы тысячи зерен, длины главного колоса, числа колосков в главном колосе, а также урожайности были проведены в лаборатории озимой пшеницы данного учреждения.

ДНК из зерен выделяли по методу, предложенному Plaschke с соавт. [12]. Для выделения использовали по две зерновки каждого сорта.

Анализ полиморфизма промоторной области гена *TaSAP-A1* проводили согласно методике Chang (Chang с соавт., 2013) с изменениями.

Для выявления инсерции/делеции размером 5 п. н. в позиции –1810 п. н. (маркер Sap5) и инсерции/делеции размером 39 п. н. в позиции –1637 п. н. (маркер Sap39) использовали следующую программу:

1 цикл продолжительностью 5 мин при 94 °С; 35 циклов, включающих 30 с при 94 °С, 30 с при 60 °С, 1 мин при 72 °С; заключительное выдерживание 10 мин при 72 °С.

Для выявления однонуклеотидной замены (A–C) в позиции –2606 п. н. (маркер Sap2606) использовали следующую программу:

1 цикл продолжительностью 5 мин при 94 °С; 40 циклов, включающих 30 с при 94 °С, 45 с при 50 °С, 1 мин 30 с при 72 °С; заключительное выдерживание 10 мин при 72 °С.

Состав реакционной смеси для амплификации объемом 12,5 мкл был следующий: 1×буфер для *Taq* полимеразы «А» без MgCl₂; 1,5 мМ MgCl₂; 0,2 мМ НТФ; 0,25 нМ праймеры; 0,5 ЕА *Taq*-полимеразы; 50 нг ДНК. Для анализа использовали праймеры и ПЦР реактивы производства компании «Праймтех» (Минск).

Визуализацию фрагментов амплификации проводили после разделения методом электрофореза в трис-ацетатном буфере при помощи системы документирования гелей GelDoc 2000.

Результаты и их обсуждение. Нами исследован полиморфизм промоторной области *TaSAP-A1* гена в позициях –1810, –1637 и –2606 п. н. Наличие инсерции/делеции размером 5 п. н. в позиции

–1810 п. н. выявлено при помощи CAPS маркера Sap5. Данный маркер образует ПЦР продукт длиной 897 п. н., который подвергается расщеплению рестриктазой *HhaI* с образованием фрагментов длиной 701 и 196 п. н. при наличии инсерции длиной 5 п. н. Для выявления инсерции/делеции размером 39 п. н. в позиции –1637 п. н. использовали аллель-специфичный ПЦР маркер Sap39, образующий ПЦР продукт длиной 1,906 п. н. при наличии инсерции длиной 39 п. н. Однонуклеотидные замены (А–С) в позиции –2606 п. н. установлены при помощи CAPS маркера Sap2606. При наличии в данной позиции SNP-2606С ПЦР продукт длиной 878 п. н. подвергается расщеплению рестриктазой *HhaI* с образованием фрагментов длиной 780 и 98 п. н. В случае SNP-2606А ПЦР продукт рестрикции не подвергается [3].

На основании проведенного анализа все исследуемые сорта и линии были отнесены к четырем гаплотипам. Каждый гаплотип может вносить свой вклад в показатели, влияющие на урожайность пшеницы [3].

Распределение сортов и линий озимой пшеницы по гаплотипам, определенным на основании полиморфизмов промоторной области гена *TaSAP-A1*, включая аллельный состав Sap5, Sap39 и Sap2606 локусов, представлено в табл. 1. Как видно из табл. 1, 13 (22,8 %) исследуемых образцов принадлежат к гаплотипу I, 26 (45,6 %) – к гаплотипу II, 12 (21,1 %) – к гаплотипу III, 6 (10,5 %) – к гаплотипу IV. Гаплотип V, способствующий увеличению числа колосков в главном колосе, и гаплотип VI среди анализируемой коллекции не выявлены.

Таблица 1. Распределение сортов и линий озимой пшеницы по гаплотипам промоторной области гена *TaSAP-A1* и характеристика гаплотипов

Table 1. Distribution of the varieties and lines of winter wheat by haplotypes of the promoter region of the *TaSAP-A1* gene and haplotypes characteristics

Гаплотип	1	2	3	Название сорта/линии	К-во (%)	Влияние в условиях Беларуси	Влияние по данным Chang с соавт. [3]
I	С	+	–	Аскет, Кармен, Проза, Славна, Элегия, Acratos, Catalus, Со 207, Cubus, Dromos, FT Wonder, Perfect, Skagen	13 (22,8 %)	Способствует увеличению массы тысячи зерен, длины главного колоса, числа колосков в главном колосе	Способствует увеличению массы тысячи зерен, длины главного колоса, числа колосков в главном колосе
II	А	–	+	Акорд, Ариадна, Благодарна, Богданка, Бунчук, Видрада, Вильшана, Годувальныця одесска, Донской сюрприз, Заграва одесская, Истина одесская, Калита, Козачий атаман, Короганка, Одесская 200, Полевик, Роксолана, Ростовчанка 3, Селянка одесская, Синтетик, Турунчук, Хоревица, Хвест, Элик, Эпоха одесская, Emmit	26 (45,6 %)	Способствует увеличению числа колосков в главном колосе	Способствует увеличению числа колосков в главном колосе и длины главного колоса
III	С	+	+	Багира, Барвина, Герта, Ермак, Ершовская 11, Лорд, Миронивська сторична, Наусель, Памяти Калиненко, Почаивка, Ужинок, Saturnus	12 (21,1 %)	Способствует увеличению массы тысячи зерен	Способствует увеличению массы тысячи зерен и длины главного колоса
IV	С	–	+	Доброчын, Жемчужина Поволжья, Заможність, Левобережная 1, Придеснянська напівкарликова, Утес	6 (10,5 %)	Способствует увеличению массы тысячи зерен и длины главного колоса	Способствует увеличению массы тысячи зерен

Примечание. 1 – Sap2606 (наличие SNP-2606A/C в позиции –2606 п. н.), 2 – Sap39 (наличие инсерции (+)/делеции (–) размером 39 п. н. в позиции –1637 п. н.), Sap5 (наличие инсерции (+)/делеции (–) размером 5 п. н. в позиции –1810 п. н.).

Образцы, относящиеся к разным гаплотипам, оценивали по таким показателям, как масса тысячи зерен, длина главного колоса, число колосков в главном колосе и урожайность (см. рисунок).

Масса тысячи зерен среди сортов и линий исследуемой коллекции составила в среднем 51,6 г, в том числе у гаплотипа I – 51,8 г, у гаплотипа II – 50,9, у гаплотипа III – 51,6, у гаплотипа IV –

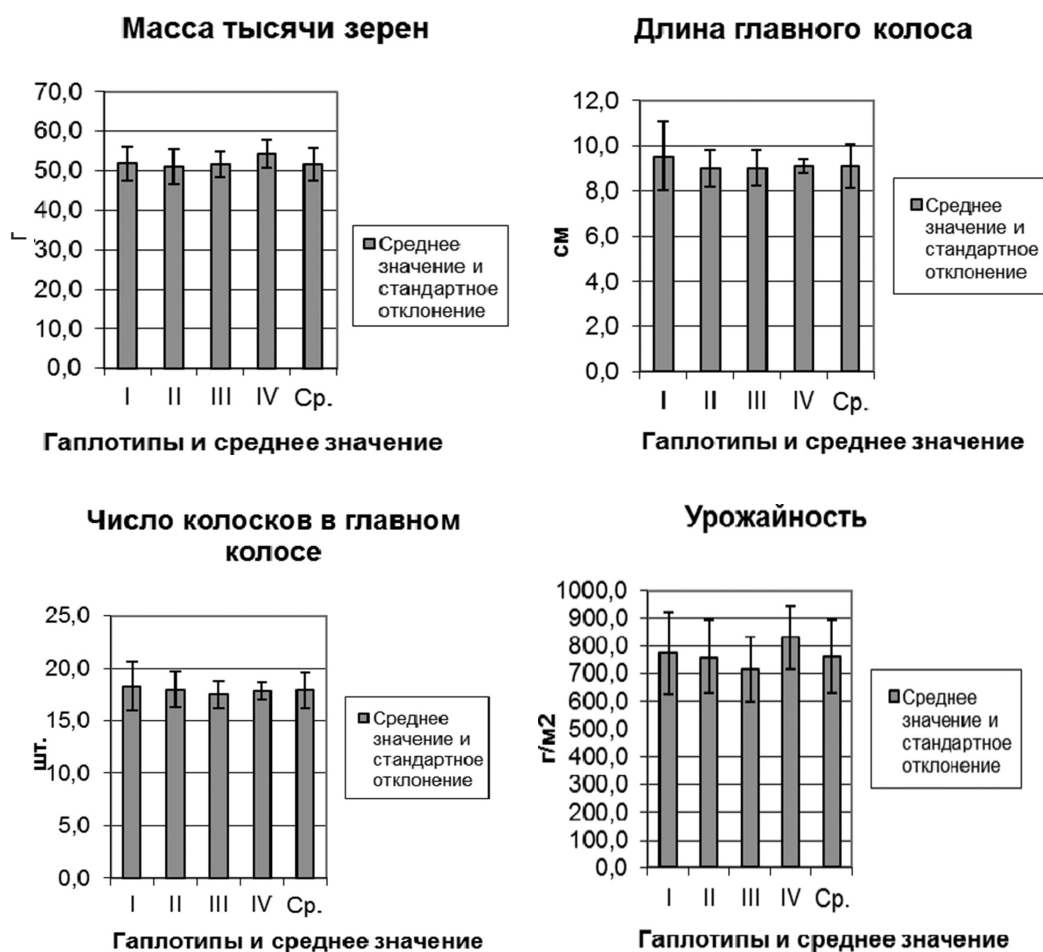
54,3 г. Таким образом, присутствие гаплотипа IV способствовало увеличению массы тысячи зерен на 5,2 % по сравнению со средним значением данного показателя.

Длина главного колоса среди исследуемых сортов и линий в среднем составила 9,1 см, в том числе у гаплотипа I – 9,5 см, у гаплотипа II – 9,0, у гаплотипа III – 9,0, у гаплотипа IV – 9,1 см. Результаты указывают на то, что в климатических условиях в Беларуси 2014 г. у образцов, относящихся к гаплотипу I, наблюдалось увеличение длины главного колоса на 4,4 % по сравнению со средним значением данного показателя.

Число колосков в главном колосе среди исследуемых сортов и линий в среднем составляло 17,9, в том числе у гаплотипа I – 18,3, у гаплотипа II – 18,0, у гаплотипа III – 17,5, у гаплотипа IV – 17,8. Таким образом, гаплотип I способствовал увеличению данного показателя на 2,2 % по сравнению со средним значением. Это согласуется с литературными данными о том, что гаплотип I оказывает большее влияние на число колосков в главном колосе по сравнению с гаплотипами II, III и IV [3].

Среднее значение урожайности в исследуемой коллекции составило 761,1 г/м², в том числе у гаплотипа I – 774,0 г/м², у гаплотипа II – 760,2, у гаплотипа III – 714,3, у гаплотипа IV – 830,8 г/м². У сортов, относящихся к гаплотипам I и IV, наблюдалось увеличение урожайности на 1,7 и 9,2 % соответственно по сравнению со средним значением данного показателя.

В целом, наблюдается положительное влияние отдельных гаплотипов, определенных на основании полиморфизмов промоторной области гена *TaSAP-A1*, на показатели, связанные с продуктивностью озимой пшеницы. Так, по результатам наблюдения 2014 г., гаплотип I способствует увеличению длины главного колоса, числа колосков в главном колосе и урожайности, а гаплотип IV – увеличению массы тысячи зерен и урожайности (см. рисунок).



Характеристика гаплотипов озимой пшеницы по отдельным агрономическим признакам
 Characteristics of winter wheat haplotypes according to individual agronomic traits

Образцы сортов и линий озимой пшеницы, различающиеся по аллельному составу локусов Sap5, Sap39 и Sap2606, также были оценены по таким показателям, как масса тысячи зерен, длина главного колоса, число колосков в главном колосе, урожайность (табл. 2). Согласно результатам наблюдений 2014 г., образцы, имеющие в своем геноме инсерцию в позиции –1810 п. н., имели меньшую длину главного колоса (в среднем 9,0 см) по сравнению с образцами, имеющими делецию в данной позиции (в среднем 9,5 см). Наличие делеции в данной позиции способствовало увеличению длины главного колоса на 4,4 % по сравнению со средним значением данного показателя (9,1 см), а также увеличению числа колосков в главном колосе. Среди сортов и линий, несущих данную делецию, оно было равно в среднем 18,3 шт., что на 2,2 % больше, чем среднее значение данного показателя для всей выборки (17,9 шт.). Согласно данным, полученным Chang с соавт. [1], для коллекции сортов и линий, возделываемых в Китае в 2010–2011 гг., среднее число колосков в главном колосе среди образцов с данной делецией также оказалось выше по сравнению со средним значением данного показателя (в среднем на 3,2 %). В то же время наличие инсерции в данной позиции способствовало увеличению длины главного колоса на 1,2 %. Различия в количественных показателях между представленными данными и данными Chang с соавт. могут быть связаны с влиянием отличающихся климатических условий Республики Беларусь и Китая, а также разной агротехникой возделывания озимой пшеницы в двух странах.

Т а б л и ц а 2. Аллельный состав Sap5, Sap39 и Sap2606 локусов промоторной области *TaSAP-A1* гена и его связь с некоторыми агрономическими признаками
Table 2. Allelic composition of Sap5, Sap39 and Sap2606 loci of the promoter region of the *TaSAP-A1* gene and its association with some agronomic traits

Признак	Sap5		Sap39		Sap2606	
	+	–	+	–	A	C
Масса тысячи зерен, г	51,6 ± 4,1	51,8 ± 4,2	51,7 ± 3,7	51,6 ± 4,4	50,9 ± 4,5	52,2 ± 3,8
Длина главного колоса, см	9,0 ± 0,8	9,5 ± 1,5	9,3 ± 1,2	9,0 ± 0,8	9,0 ± 0,8	9,3 ± 1,1
Число колосков в главном колосе, шт.	17,8 ± 1,5	18,3 ± 2,3	17,9 ± 1,9	18,0 ± 1,6	18,0 ± 1,7	17,9 ± 1,7
Урожайность, г/м ²	757,3 ± 128,1	774,0 ± 148,3	745,4 ± 134,7	773,4 ± 130,3	760,2 ± 132,2	761,9 ± 133,6

Как видно из табл. 2 и рисунка, у сортов и линий пшеницы, несущих инсерцию в позиции –1637 п. н., наблюдалось увеличение длины главного колоса на 2,2 %. SNP-2606C способствовал увеличению массы тысячи зерен на 1,2 % и увеличению длины главного колоса на 2,2 % по сравнению со средними значениями данного показателя.

Таким образом, для сортов и линий озимой пшеницы, по результатам наблюдений 2014 г., было показано, что наличие делеции в позиции –1810 п. н. в большей степени положительно влияет на длину главного колоса и число колосков в главном колосе, наличие инсерции в позиции –1637 п. н. – на длину главного колоса, а наличие SNP-2606C в позиции –2606 п. н. – на массу тысячи зерен и длину главного колоса.

При анализе показателей урожайности установлено, что образцы, несущие в своих геномах делеции в позициях –1810 и –1637 п. н., имеют более высокую урожайность (774,0 и 773,4 г/м² соответственно) по сравнению с образцами, несущими в данных позициях инсерции (757,3 и 745,4 г/м² соответственно) (табл. 2). Наличие делеций в позициях –1810 и –1637 п. н. способствовало повышению урожайности на 1,7 и 1,6 % соответственно по сравнению со средним значением данного показателя (761,1 г/м²). Образцы, в геномах которых выявлено наличие SNP-2606C в позиции –2606 п. н., имели более высокую урожайность (в среднем 761,9 г/м²) по сравнению с образцами, в геномах которых выявлено наличие SNP-2606A (в среднем 760,2 г/м²). Следует отметить, что такие показатели, как урожайность, увеличение массы тысячи зерен, длина главного колоса и др., могут изменяться в зависимости от года наблюдения, условий агротехники и др. В статье приведены данные наблюдений 2014 г. Нельзя исключить, что ни более благоприятный, ни, напротив, неблагоприятный для озимой пшеницы год не повлияет на приведенные показатели.

Следует отметить, что на показатели урожайности оказывают влияние и другие локусы. На сегодняшний день известно большое количество локусов, контролирующих урожайность зерна. В частности, локусы, отвечающие за массу зерна, картированы почти на каждой из 21 хро-

мосомы [13–15]. Su с соавт. (2006) [13], например, выявлено 8 локусов, контролирующих массу семян в главном колосе и расположенных на хромосомах 2A, 2D, 4B, 5A, 7A и 7B. Аллельный состав данных локусов объясняет от 5,6 до 16,2 % фенотипических вариаций данного признака. Помимо этого, авторами выявлены локусы, оказывающие влияние на массу тысячи зерен, расположенные на хромосомах 1D, 2A, 5D и 6A. Вклад данных локусов в фенотипическое проявление признака в зависимости от условий окружающей среды составляет от 5,9 до 20,1 % [16]. В связи с этим необходимым и перспективным направлением для улучшения селекционного процесса пшеницы являются идентификация и характеристика локусов, ответственных за селекционно важные признаки, а также создание для них функциональных маркеров.

Заключение. Изучение полиморфизма промоторной области гена *TaSAP-A1* позволило отнести сорта и линии озимой пшеницы из коллекции, используемой в селекционном процессе, к четырем гаплотипам и показало, что большинство протестированных образцов (45,6 %) принадлежат к гаплотипу II. Выявлено, что наибольшее влияние на увеличение массы тысячи зерен и урожайности по сравнению с другими гаплотипами оказывает гаплотип IV, а на увеличение длины главного колоса и числа колосков в главном колосе – гаплотип I. Также установлено положительное влияние делеции в позиции –1810 п. н. на длину главного колоса, число колосков в главном колосе и урожайность; инсерции в позиции –1637 п. н. – на длину главного колоса и делеции в данной позиции – на урожайность, а также SNP-2606C в позиции –2606 п. н. – на массу тысячи зерен, длину главного колоса и урожайность. Результаты оценки полиморфизма промоторной области гена *TaSAP-A1* сортов и линий пшеницы могут быть использованы в селекционном процессе пшеницы, направленном на увеличение урожайности.

Список использованных источников

1. NapIII of TaSAP1-A1, a positively selected haplotype in wheat breeding / J. Chang [et al.] // J. of Integrative Agriculture. – 2014. – Vol. 13, N 7. – P. 1462–1468. [https://doi.org/10.1016/s2095-3119\(14\)60808-x](https://doi.org/10.1016/s2095-3119(14)60808-x)
2. Mukhopadhyay, A. Overexpression of a zincfinger protein gene from rice confers tolerance to cold, dehydration, and salt stress in transgenic tobacco / A. Mukhopadhyay, S. Vij, A. K. Tyagi // Proc. of the Natl. Academy of Sciences of the USA. – 2004. – Vol. 101, N 16. – P. 6309–6314. <https://doi.org/10.1073/pnas.0401572101>
3. Polymorphism of TaSAP1-A1 and its association with agronomic traits in wheat / J. Chang [et al.] // Planta. – 2013. – Vol. 237, N 6. – P. 1495–1508. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1860-x>
4. Linnen, J. M. Two related localized mRNAs from *Xenopus laevis* encode ubiquitinlike fusion proteins / J. M. Linnen, C. P. Bailey, D. L. Weeks // Gene. – 1993. – Vol. 128, N 2. – P. 181–188. [https://doi.org/10.1016/0378-1119\(93\)90561-g](https://doi.org/10.1016/0378-1119(93)90561-g)
5. Agarwal, S. Stimulation of antioxidant system and lipid peroxidation by abiotic stresses in leaves of *Momordica charantia* / S. Agarwal, R. Shaheen // Brazilian J. of Plant Physiology. – 2007. – Vol. 19, N 2. – P. 149–161. <https://doi.org/10.1590/s1677-04202007000200007>
6. Ciftci-Yilmaz, S. The zinc finger network of plants / S. Ciftci-Yilmaz, R. Mittler // Cellular and Molecular Life Sciences. – 2008. – Vol. 65, N 7–8. – P. 1150–1160. <https://doi.org/10.1007/s00018-007-7473-4>
7. Vij, S. A20/AN1 zinc-finger domain-containing proteins in plants and animals represent common elements in stress response / S. Vij, A. K. Tyagi // Funct. Integr. Genomics. – 2008. – Vol. 8, N 3. – P. 301–307. <https://doi.org/10.1007/s10142-008-0078-7>
8. Improved drought and salt stress tolerance in transgenic tobacco overexpressing a novel A20/AN1 zinc-finger “AISAP” gene isolated from the halophyte grass *Aeluropus litoralis* / R. Ben Saad [et al.] // Plant Molecular Biology. – 2009. – Vol. 72, N 1–2. – P. 171–190. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9560-4>
9. A stress-associated protein containing A20/AN1 zing-finger domains expressed in *Medicago truncatula* seeds / C. Gimeno-Gilles [et al.] // Plant Physiol. Biochem. – 2011. – Vol. 49, N 3. – P. 303–310. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.01.004>
10. OsDOG, a gibberellin-induced A20/AN1 zincfinger protein, negatively regulates gibberellin-mediated cell elongation in rice / Y. J. Liu [et al.] // J. of Plant Physiology. – 2011. – Vol. 168, N 10. – P. 1098–1105. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.12.013>
11. Wang, C. X. Isolation and functional analysis of stress-response gene TaABC1 and TaSAP1/2 from wheat (*Triticum aestivum* L.): Abstract of Ph. D. diss. / C. X. Wang. – China, 2011.
12. Plaschke, J. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers / J. Plaschke, M. W. Ganal, M. S. Röder // Theoretical and Appl. Genetics. – 1995. – Vol. 91, N 6–7. – P. 1001–1007. <https://doi.org/10.1007/bf00223912>
13. Mapping quantitative trait loci for post-anthesis dry matter accumulation in wheat / J.-Y. Su [et al.] // J. of Integrative Plant Biology. – 2006. – Vol. 48, N 8. – P. 938–944. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2006.00252.x>
14. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.) / X. Q. Huang [et al.] // Theoretical and Appl. Genetics. – 2003. – Vol. 106, N 8. – P. 1379–1389. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1179-7>
15. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring × SQ1 and its uses to compare QTLs for grain yield across a range of environments / S. A. Quarrie [et al.] // Theoretical and Appl. Genetics. – 2005. – Vol. 110, N 5. – P. 865–880. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1902-7>
16. QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred lines in wheat / X. Y. Sun [et al.] // Euphytica. – 2009. – Vol. 165, N 3. – Art. 615. <https://doi.org/10.1007/s10681-008-9794-2>

References

1. Chang J., Hao C., Chang X., Zhang X., Jing R. HapIII of TaSAP1-A1, a positively selected haplotype in wheat breeding. *Journal of Integrative Agriculture*, 2014, vol. 13, no. 7, pp. 1462–1468. [https://doi.org/10.1016/s2095-3119\(14\)60808-x](https://doi.org/10.1016/s2095-3119(14)60808-x)
2. Mukhopadhyay A., Vij S., Tyagi A. K. Overexpression of a zincfinger protein gene from rice confers tolerance to cold, dehydration, and salt stress in transgenic tobacco. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2004, vol. 101, no. 16, pp. 6309–6314. <https://doi.org/10.1073/pnas.0401572101>
3. Chang J., Zhang J., Mao X., Li A., Jia J., Jing R. Polymorphism of TaSAP1-A1 and its association with agronomic traits in wheat. *Planta*, 2013, vol. 237, no. 6, pp. 1495–1508. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1860-x>
4. Linnen J. M., Bailey C. P., Weeks D. L. Two related localized mRNAs from *Xenopus laevis* encode ubiquitinlike fusion proteins. *Gene*, 1993, vol. 128, no. 2, pp. 181–188. [https://doi.org/10.1016/0378-1119\(93\)90561-g](https://doi.org/10.1016/0378-1119(93)90561-g)
5. Agarwal S., Shaheen R. Stimulation of antioxidant system and lipid peroxidation by abiotic stresses in leaves of *Morinda charantia*. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2007, vol. 19, no. 2, pp. 149–161. <https://doi.org/10.1590/s1677-04202007000200007>
6. Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. The zinc finger network of plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2008, vol. 65, no. 7–8, pp. 1150–1160.
7. Vij S., Tyagi A. K. A20/AN1 zinc-finger domain-containing proteins in plants and animals represent common elements in stress response. *Functional and Integrative Genomics*, 2008, vol. 8, no. 3, pp. 301–307. <https://doi.org/10.1007/s10142-008-0078-7>
8. Ben Saad R., Zouari N., Ben Ramdhan W., Azaza J., Meynard D., Guiderdoni E., Hassairi A. Improved drought and salt stress tolerance in transgenic tobacco overexpressing a novel A20/AN1 zinc-finger «ALSAP» gene isolated from the halophyte grass *Aeluropus litoralis*. *Plant Molecular Biology*, 2009, vol. 72, N 1–2, pp. 171–190. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9560-4>
9. Gimeno-Gilles C., Gervais M.-L., Planchet E., Satour P., Limami A. M., Lelievre E. A stress-associated protein containing A20/AN1 zinc-finger domains expressed in *Medicago truncatula* seeds. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011, vol. 49, no. 3, pp. 303–310. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.01.004>
10. Liu Y. J., Xu Y. Y., Xiao J., Ma Q. B., Li D., Xue Z., Chong K. OsDOG, a gibberellin-induced A20/AN1 zincfinger protein, negatively regulates gibberellin-mediated cell elongation in rice. *Journal of Plant Physiology*, 2011, vol. 168, no. 10, pp. 1098–1105. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.12.013>
11. Wang C. X. *Isolation and functional analysis of stress-response gene TaABC1 and TaSAP1/2 from wheat (Triticum aestivum L.)*. Abstract of Ph. D. diss. China, 2011.
12. Plaschke J., Ganai M. W., 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. <https://doi.org/10.1007/bf00223912>
13. Su J.-Y., Tong Y.-P., Liu Q.-Y., Li B., Jing R.-L., Li J.-Y., Li Z.-S. Mapping quantitative trait loci for post-anthesis dry matter accumulation in wheat. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, vol. 48, no. 8, pp. 938–944. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2006.00252.x>
14. Huang X. Q., Cöster H., Ganai M. W., Röder M. S. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, vol. 106, no. 8, pp. 1379–1389. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1179-7>
15. Quarrie S. A., Steed A., Calestani C., Semikhodskii A., Lebreton C., Chinoy C. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring × SQ1 and its uses to compare QTLs for grain yield across a range of environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, vol. 110, no. 5, pp. 865–880. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1902-7>
16. Sun X.-Y., Wu K., Zhao Y., Kong F.-M., Han G.-Z., Jiang H.-M., Huang X.-J., Li R.-J., Wang H.-G., Li S.-S. QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred lines in wheat. *Euphytica*, 2009, vol. 165, no. 3, art. 615. <https://doi.org/10.1007/s10681-008-9794-2>

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-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 Yu. 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 577.1:576.315.42
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-335-338>

Поступила в редакцию 14.03.2018
Received 14.03.2018

В. Н. Решетников, О. В. Чижик

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ КЛЕТОЧНЫХ ЯДЕР КАЛЛУСОВ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП

Аннотация. В работе представлены результаты сравнительного анализа липидного состава дезоксирибонуклеопротеидного комплекса (хроматина) клеточных ядер каллусов и эксплантов из растений разных систематических групп (озимая рожь, картофель, горох). Авторами получены данные по составу фосфо- и нейтральных липидов в изучаемых объектах. В эксплантах из зародышей покоящихся семян озимой ржи и стеблей картофеля, характеризующихся низкой метаболической активностью, содержание фосфолипидов значительно превышает этот показатель в каллусах на активной стадии пролиферации. Выявлена общая закономерность – снижение содержания нейтральных липидов, в том числе стеролов в их составе, в каллусах как озимой ржи, так и картофеля. Данные показатели могут быть использованы как маркеры метаболической активности объектов клеточной биологии растений (каллусов и клеточных культур).

Ключевые слова: хроматин, каллусы, экспланты, фосфолипиды, нейтральные липиды

Для цитирования: Решетников, В. Н. Липидный состав клеточных ядер каллусов растений разных систематических групп / В. Н. Решетников, О. В. Чижик // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 335–338. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-335-338>

V. N. Reshetnikov, O. V. Chizhik

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

LIPID COMPOSITION OF CALLUSES CELL NUCLEI OF PLANTS OF DIFFERENT SYSTEMATIC GROUPS

Abstract. The study revealed the results of the comparative analysis of the deoxyribonucleoprotein complex (chromatin) lipid composition in the callus and explant nuclei of plants, belonging to different systematic groups (winter rye, potatoes, peas). It provided the data on the phospho- and neutral lipid composition of the investigated plants and showed that the phospholipid content in the explants from dormant winter rye seed embryos and potato stems, having low metabolic activity, is significantly higher than in the calluses in the stage of active proliferation. Both winter rye and potato calluses tend to have a lower share of neutral lipids, including sterols, in their composition. The revealed factors can be used as markers of metabolic activity of the plant cell biology objects (callus and cell cultures).

Key words: chromatin, calluses, explants, phospholipids, neutral lipids

For citation: Reshetnikov V. N., Chizhik O. V. Lipid composition of calluses cell nuclei of plants of different systematic groups. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 335–338 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-335-338>

Введение. В настоящее время кроме ДНК-связывающих белков доказано участие липидов в качестве компонентов состава клеточных ядер – хроматина (дезоксирибонуклеопротеидного комплекса) и ядерного матрикса, однако данные об их гетерогенности и особенностях в каллусных культурах неполные и противоречивые [1–3].

Цель настоящей работы – изучение состава липидов в хроматине растений разной систематической принадлежности и метаболической активности.

Объекты и методы исследования. Объектами исследования являлись морфогенный первичный каллус картофеля сорта Добро, культивируемый в течение 1 мес.; неморфогенный месячный первичный каллус озимой ржи сорта Пуховчанка и его эксплант (зародыши зерновок); морфогенный, поддерживаемый в культуре *in vitro* на свету каллус гороха сорта Пелюшка.

Культуральные работы проводили по стандартным методикам [4]. Хроматин выделяли с помощью экстрагирования растворами разной ионной силы, количество ДНК определяли спектрофотометрически, общее содержание липидов и отдельных групп нейтральных липидов – методом Амента, фосфолипидов – по фосфору методом Бартлетта [5], предварительное фракционирование суммарной фракции липидов, разделение фосфолипидов и нейтральных липидов – методом тонкослойной хроматографии [5]. Экстракцию липидных веществ осуществляли из свежесодержанных препаратов. К предварительно очищенным растворителям на всех этапах добавляли антиоксидант 2-трет-бутил-4-метил-фенол (Koch-Light, Англия).

Результаты и их обсуждение. Проведенные исследования показали, что во всех препаратах хроматина присутствуют липиды, суммарное содержание которых составляет 103–146 мкг на 1 мг ДНК. В хроматине обнаружены как нейтральные, так и полярные липиды, последние из которых представлены классом фосфолипидов.

Количественная оценка отдельных классов липидов (табл. 1) показала значительные различия у исследуемых препаратов хроматина. Небольшая доля фосфолипидов (29,3 %) содержится в хроматине сухих зародышей ржи, для которых характерны метаболически инертные ядра и транскрипционно неактивный хроматин. Немного выше относительное содержание фосфолипидов в хроматине другого изучаемого экспланта – стеблях картофеля, для которых также характерна невысокая активность.

Т а б л и ц а 1. Содержание фосфо- и нейтральных липидов в хроматине каллусных культур и эксплантов, мкг/мг ДНК

Table 1. Phospho- and neutral lipids content in chromatin of callus cultures and explants, mkg/mg DNA

Объект		Фосфолипиды	Нейтральные липиды
Рожь	Каллус	37,8 ± 2,1	64,7 ± 3,2
	Зародыши	29, ± 2,7	80,7 ± 4,3
Картофель	Каллус	97,0 ± 4,3	49,2 ± 2,1
	Стебель	32,6 ± 2,7	70,4 ± 3,0
Горох	Каллус	79,7 ± 3,3	41,4 ± 2,3

Повышенное содержание фосфолипидов в составе общих липидов характерно для морфогенных каллусов гороха (79,7 мкг на 1 мг ДНК) и молодых каллусов картофеля (97,0 мкг на 1 мг ДНК). Это подтверждает высказанное предположение об обогащении фосфолипидами транскрипционно активного хроматина. Действительно, по данному признаку к активному хроматину дифференцированных тканей близок хроматин каллусов гороха и молодых каллусов картофеля, что подтверждалось цитологическими наблюдениями и физиологией развития культуры [6, 8].

В связи с этим был изучен состав фосфолипидов хроматина каллусных культур, в результате чего обнаружено 4 компонента: фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин, фосфатидилинозит, фосфатидилсерин (табл. 2). В морфогенных каллузах картофеля основное количество (по отношению к ДНК) приходится на фосфатидилинозит и фосфатидилсерин, тогда как с стеблях картофеля и хроматине ржи в составе фосфолипидов преобладали фосфатидилхолин и фосфатидилэтаноламин. Возможно, определенное соотношение фосфолипидов специфично для каллусных культур с различной способностью к морфогенезу. Следует отметить, что при изучении полярных липидов в клетках суспензионных культур ряда растений и в процессе дифференцировки каллусов некоторые исследователи особое внимание уделяют различным формам фосфатидилинозита, которые наиболее полно представлены в мембранах.

Т а б л и ц а 2. Состав фосфолипидов хроматина каллусной ткани картофеля

Table 2. Composition of chromatin phospholipids of potato callus tissue

Фосфолипид	Содержание, мкг/мг ДНК	% от суммы фосфолипидов
Фосфатидилхолин	17,4 ± 1,7	17,9
Фосфатидилэтаноламин	22,0 ± 1,9	22,7
Фосфатидилинозит	29,8 ± 2,0	30,7
Фосфатидилсерин	27,8 ± 1,9	28,7

Роль фосфатидилинозита в клетке вне мембран к настоящему времени не ясна, поскольку все исследование липидных веществ в улеточных и каллусных культурах проводится на целых органах и тканях (а не на препаратах хроматина). Вызывает интерес и то обстоятельство, что количество каждого из фосфолипидов на единицу ДНК составляло величину, близкую к содержанию каждого из четырех типов нуклеотидов ДНК. Представляется не случайным, что показатель суммарного содержания фосфатидилхолина и фосфатидилинозита составляет величину, близкую к таковой у фосфатидилэтаноламина и фосфатидилсерина. Напомним, что полярные молекулы указанных четырех фосфолипидов теоретически могут взаимодействовать с соответствующими группами цитозина, аденина, тимина, гуанина нуклеотидов молекулы ДНК и участвовать в регуляции активности генома.

Кроме фосфолипидов (полярных липидов) изучена гетерогенность неполярных (нейтральных) липидов хроматина каллусной ткани и исходных эксплантов (табл. 3). Обязательными компонентами нейтральных липидов являются стеролы, жирные кислоты, ди- и триацилглицеролы и эфиры стеролов. Несмотря на один и тот же качественный состав, соотношения отдельных компонентов нейтральных липидов в хроматине исследуемых каллусов и эксплантов различны.

Т а б л и ц а 3. Сумма нейтральных липидов хроматина каллусных культур и эксплантов (мкг/мг ДНК)
T a b l e 3. The sum of neutral lipids of chromatin callus cultures and explants (mkg/mg DNA)

Липиды	Рожь		Картофель		Горох
	Каллус	Зародыш	Каллус	Стебель	Каллус
Стеролы	6,9 ± 0,2	36,8 ± 1,1	10,5 ± 0,3	35,1 ± 1,1	10,7 ± 0,3
Жирные кислоты	14,7 ± 0,3	15,6 ± 0,3	9,9 ± 0,2	14,1 ± 0,3	11,7 ± 0,3
Диацилглицеролы	12,1 ± 0,3	7,3 ± 0,2	11,0 ± 0,3	5,0 ± 0,2	2,6 ± 0,1
Триацилглицеролы	7,6 ± 0,2	7,8 ± 0,3	4,3 ± 0,1	4,1 ± 0,1	2,6 ± 0,1
Эфиры стеролов	23,4 ± 0,8	13,2 ± 0,4	13,5 ± 0,3	13,5 ± 0,3	13,8 ± 0,4

Довольно значительной оказалась группа стеролов (собственно стеролы и эфиры стеролов). Данная группа во всех препаратах хроматина составляла около 50 % от общего количества нейтральных липидов. Показатели относительного количества этих форм стеролов различались: наибольшее содержание стеролов выявлено в хроматине стеблей картофеля и зародышей ржи, наименьшее – в хроматине каллусов исследуемых культур. Обратная картина наблюдалась для эфиров стеролов, содержание которых было выше в хроматине каллусов и ниже в хроматине метаболически неактивной ткани эксплантов. Как показали наши исследования, в препаратах хроматина дифференцированной ткани ржи содержание компонентов нейтральных липидов четко коррелировало с уровнем транскрипционной активности хроматина: в неактивном хроматине суммарное содержание стеролов составило около половины нейтральных липидов, в активном – в 1,5–2 раза меньше.

Что касается основных компонентов нейтральных липидов, следует отметить более высокое содержание диацилглицеролов в хроматине каллусов картофеля и ржи по сравнению с эксплантами. Существенным, на наш взгляд, является то обстоятельство, что во всех препаратах хроматина отмечалось довольно значительное содержание свободных жирных кислот, однако оно было меньше, чем в каллусных культурах. В этом плане интерес представляют результаты [7, 8], согласно которым холестерин и свободные жирные кислоты участвуют в поддержании суперспирализации ДНК, а значит, они содействуют снижению транскрипционной активности хроматина [8, 9].

Заключение. Таким образом, принимая во внимание полученные данные, следует считать, что липидный состав хроматина каллусных тканей существенно отличается от такового у эксплантов. Наиболее измененным, специфичным по липидному составу представляется хроматин неморфогенных каллусов ржи, а наиболее близким к полноценному хроматину – хроматин каллусов картофеля.

Кроме того, представленные данные по липидному составу хроматина каллусных тканей подтвердили полученные нами ранее результаты о функциях отдельных групп липидных веществ в ядерном геноме растительной клетки.

Благодарности. Авторы выражают благодарность Р. А. Ненадович, Л. Г. Бердичевец, Ж. Г. Сятковской за содействие в работе.

Acknowledgements. The authors are grateful R. A. Nenadovich, L. G. Berdichevets, Zh. G. Syatkovskaya for assistance in the work.

Список использованных источников

1. Chromatin EMT: visualizing 3D chromatin structure and compaction in interphase and mitotic cells / D. H. Ou [et al.] // *Science*. – 2017. – Vol. 357, N 6349. – P. eaag0025. <https://doi.org/10.1126/science.aag0025>
2. Heslop-Harrison, J. S. Comparative genome organization in plants: from sequence and markers to chromatin and chromosomes / J. S. Heslop-Harrison // *Plant Cell*. – 2000. – Vol. 12, N 5. – P. 617–635. <https://doi.org/10.2307/3870990>
3. Решетников, В. Н. Дезоксирибонуклеопротеидный комплекс: структурная организация и функции (на примере высших растений) // Проблемы экспериментальной ботаники : сб. ст. / Ю. К. Виноградова, В. Н. Решетников ; отв. ред. А. В. Пугачевский. – Минск, 2015. – С. 80–124.
4. Калинин, Ф. Л. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений / Ф. Л. Калинин, В. В. Сариацкая, В. Е. Полищук. – Киев : Наук. думка, 1980. – 488 с.
5. Техника биохимического исследования субклеточных структур и биополимеров растительной клетки / О. К. Лаптева [и др.] ; под ред. А. С. Вечера. – Минск : Наука и техника, 1986. – 196 с.
6. Стручков, В. А. Структурные и функциональные аспекты ядерных липидов нормальных и опухолевых клеток / В. А. Стручков, Н. Б. Стражевская // *Биохимия*. – 2000. – Т. 65, № 5. – С. 620–643.
7. Решетников, В. Н. Особенности липидного состава ядерного матрикса каллусных тканей тритикале / В. Н. Решетников, Р. А. Ненадович // *Докл. Акад. наук Беларуси*. – 1995. – Т. 39, № 6. – С. 68–71.
8. Решетников, В. Н. Изменения липидного состава интерфазных клеточных ядер ржи при экспрессии генома / В. Н. Решетников, Р. А. Ненадович, В. И. Горбачевич // *Докл. Нац. акад. наук Беларуси*. – 2000. – Т. 44, № 6. – С. 56–59.

References

1. Ou H. D., Phan S., Deerinck Th. J., Thor A., Ellisman M. H., O’Shea C. C. Chromatin EMT: visualizing 3D chromatin structure and compaction in interphase and mitotic cells. *Science*, 2017, vol. 357, no. 6349, p. eaag0025. <https://doi.org/10.1126/science.aag0025>
2. Heslop-Harrison J. S. Comparative genome organization in plants: from sequence and markers to chromatin and chromosomes. *Plant Cell*, 2000, vol. 12, no. 5, pp. 617–635. <https://doi.org/10.2307/3870990>
3. Reshetnikov V. N. Deoxyribonucleoprotein complex: structural organization and functions (by the example of higher plants). *Problemy eksperimental'noi botaniki: sbornik statei* [Problems of experimental botany: a collection of articles]. Minsk, 2015, pp. 80–124 (in Russian).
4. Kalinin F. L., Sariatskaya V. V., Polishchuk V. E. *Techniques of tissue culture in plant physiology and biochemistry*. Kiev, Naukova dumka Publ., 1980. 488 p. (in Russian).
5. Lapteva O. K., Masnyi M. N., Bulko O. P., Nenadovich R. A., Reshetnikov V. N., Mas'ko A. A. *Technique of biochemical investigation of subcellular structures and biopolymers of plant cells*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1986. 196 p. (in Russian).
6. Struchkov V. A., Strazhevskaya N. B. Structural and functional aspects of nuclear lipids in normal and tumor cells. *Biochemistry (Moscow)*, 2000, vol. 65, no. 5, pp. 525–545, 620–643.
7. Reshetnikov V. N., Nenadovich R. A. Features of lipid composition of the nuclear matrix of triticale callus tissue. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 1995, vol. 39, no. 6, pp. 68–71 (in Russian).
8. Reshetnikov V. N., Nenadovich R. A., Gorbachevich V. I. Changes in lipid composition of rye interphase cell nuclei during the genome expression. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2000, vol. 44, no. 6, pp. 56–59 (in Russian).

Информация об авторах

Решетников Владимир Николаевич – академик, д-р биол. наук, профессор, заведующий отделом. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: V.Reshetnikov@cbg.org.by

Чижик Ольга Владимировна – канд. биол. наук, заведующий лабораторией. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: Chizhikolga17@gmail.com

Information about the authors

Vladimir N. Reshetnikov – Academician, D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Department. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: V.Reshetnikov@cbg.org.by

Olga V. Chizhik – Ph. D. (Biol.), Head of the Laboratory. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: Chizhikolga17@gmail.com

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 634.11:631.541.11]:581.143.6

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-339-349>

Поступила в редакцию 21.02.2018

Received 21.02.2018

В. А. Шапорева¹, А. А. Змушко², Е. В. Колбанова²¹Белорусский государственный педагогический университет им. М. Танка, Минск, Республика Беларусь²Институт плодородия, пос. Самохваловичи, Республика Беларусь**ВЛИЯНИЕ ЭТИОЛЯЦИИ И СОСТАВА ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЫ НА РИЗОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ-РЕГЕНЕРАНТОВ ПОДВОЕВ ЯБЛОНИ В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO***

Аннотация. В ходе исследований установлено, что для ризогенеза *in vitro* подвоя 106-13 лучше использовать среду с 1/2 макро- и микросолей по MS, дополненную индолилмасляной кислотой (ИМК) в концентрации 0,5 мг/л без применения этиоляции (выход укорененных растений-регенерантов – 90,0 %, коэффициент развития корневой системы – $1,14 \pm 0,18$), а для ризогенеза *in vitro* подвоя 54-118 – среду с 1/3 макро- и микросолей по MS, дополненную ИМК в концентрации 1,0 мг/л без этиоляции (выход укорененных растений-регенерантов – 85,35 %, коэффициент развития корневой системы – $0,53 \pm 0,12$).

Положительное действие этиоляции на рост корневой системы зависело от сорта. Так, у подвоя 54-118 применение этиоляции стимулировало рост корней на среде с 1/3 макро- и микросолей MS в сочетании с ИМК в концентрации 1,0 мг/л, а у подвоя 106-13 – тормозило рост корневой системы растений-регенерантов как на среде с 1/2 макро- и микросолей, так и на среде с 1/3 макро- и микросолей MS, но оказывало стимулирующее влияние на закладку корней на протяжении всего времени субкультивирования. В то же время применение этиоляции продолжительностью 7 сут на этапе ризогенеза *in vitro* подвоев 106-13 и 54-118 в целом не представляется целесообразным, поскольку не оказывает стимулирующего эффекта на увеличение количества укорененных растений-регенерантов в конце субкультивирования.

Ключевые слова: яблоня, подвои 106-13 и 54-118, ризогенез *in vitro*, этиоляция, индолилмасляная кислота

Для цитирования: Шапорева, В. А. Влияние этиоляции и состава питательной среды на ризогенез растений-регенерантов подвоев яблони в культуре *in vitro* / В. А. Шапорева, А. А. Змушко, Е. В. Колбанова // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 339–349. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-339-349>

V. A. Shaporeva¹, A. A. Zmushko², E. V. Kolbanova²¹Belarusian State Pedagogical University named after Maxim Tank, Minsk, Republic of Belarus²Institute for Fruit Growing, Samokhvalovichy, Republic of Belarus**EFFECT OF ETIOLATION AND MEDIUM COMPOSITION ON RHYZOGENESIS OF APPLE ROOTSTOCK MICROPLANTS IN *IN VITRO* CULTURE**

Abstract. It was established that for *in vitro* rhyzogenesis of apple rootstock 106-13 it is better to use medium with 1/2 MS macro- and microsalts supplemented with IBA in concentration of 0.5 mg/l without use of etiolation (the yield of rooted microplants was 90.0 % with a coefficient of root system development – 1.14 ± 0.18). For *in vitro* rhyzogenesis of apple rootstock 54-118, it is better to use medium with 1/3 MS macro and microsalts, supplemented with IBA in concentration of 1.0 mg/l without etiolation (the yield of rooted microplants was 85.35 % with a coefficient of root system development – 0.53 ± 0.12).

The positive effect of etiolation on root system growth depended on cultivar. For rootstock 54-118, the use of etiolation stimulated the growth of roots on medium with 1/3 MS macro- and microsalts combined with IBA in concentration of 1.0 mg/l (until the end of subculture). Use of etiolation inhibited the root system growth of rootstock 106-13 microplants until the end of subculture both on medium with 1/2 MS macro- and microsalts and on medium with 1/3 MS macro- and microsalts, but it stimulated root formation of rootstock 106-13. However, use of 7 days etiolation at stage of *in vitro* rhyzogenesis of rootstocks 106-13 and 54-118 is not expedient, because it does not stimulate the increase in the number of rooted microplants at the end of subculture.

Keywords: apple rootstocks 106-13 and 54-118, *in vitro* rhyzogenesis, etiolation, indole-3-butyric acid

For citation: Shaporeva V. A., Zmushko A. A., Kolbanova E. V. Effect of etiolation and medium composition on rhyzogenesis of apple rootstock microplants in *in vitro* culture. *Vesti Natsyonal'nai akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 339–349 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-339-349>

Введение. Заключительный (ключевой) этап процесса микроразмножения, определяющий в целом его эффективность, – это успешное укоренение растений [1]. Способность растений в культуре тканей образовывать корни зависит от различных факторов, таких как состав культуральной среды, условия культивирования, природа и концентрация ауксинов [2].

В связи с тем что на протяжении всего периода пролиферации растения получают углеводы из питательной среды, они практически утрачивают способность к автотрофному питанию. Поэтому на этапе укоренения обычно используют менее богатые по минеральному составу среды (среду Уайта, разбавленную среду Мурасиге и Скуга (MS)) с пониженным содержанием углеводов. Как правило, минеральный состав среды MS уменьшают в 2–8 раз [3, 4].

Наиболее универсальным индуктором корнеобразования, эффективность которого доказана на широком наборе культур, является β -индолилмасляная кислота (ИМК). Оптимальная ее концентрация в среде укоренения зависит от вида растения и составляет 0,2–1,0 мг/л. Концентрации свыше 1 мг/л, как правило, ингибируют укоренение и вызывают интенсивное развитие раневого каллуса [5].

Ряд авторов рекомендуют на начальном этапе укоренения трудноукореняемых культур использовать темновой период. Продолжительность этого периода зависит от культуры и колеблется от 3–5 сут до 4 недель. Выявлена сложная зависимость укоренения от светового режима, регуляторов роста, pH среды [6, 7].

В работе И. Н. Прониной [8] отмечено, что этиоляция микропобегов в начальный период укоренения в течение 5–10 сут оказывала положительное влияние на ризогенез клоновых подвоев яблони (76-8-13, 76-6-13, ПБ 9) и клоновых подвоев и сортов груши. Согласно данным В. И. Демченко, К. А. Шестибратова, В. Г. Лебедева [4], укоренение побегов яблони зависит от способа и продолжительности этиоляции, температурного режима и регуляторов роста. Этиоляция пролиферирующих культур при пониженных температурах в дальнейшем увеличивает укоренение побегов на среде с ИМК. Установлено, что на этапе пролиферации микропобегов положительное действие этиоляции во многом зависит от сорта [9].

Помещение растений жимолости в условия полной темноты на 5–6 сут способствовало ускорению процесса ризогенеза и лучшему развитию корневой системы. Однако, несмотря на стимулирующий эффект, этиоляция продолжительностью 11 сут оказывала отрицательное воздействие на общее состояние растений, вызывая некрозы листьев и усыхание больших побегов [10]. Н. А. Семенова [11] рекомендует для жимолости сорта Гжелка применение этиоляции на этапе пролиферации (7–14 сут) и последующем этапе ризогенеза (7 сут) для сокращения длительности укоренения до 14 сут против 21 сут в контроле. Этиоляцию использовали и на этапе введения в культуру жимолости, при этом положительное действие этиоляции зависело от сорта (из четырех сортов – Бакчарская, Андерма, Морена и Герда – экспланты только первых трех необходимо этиолировать в течение 7 сут после введения в культуру) [11]. Таким образом, характер действия этиоляции *in vitro* зависит как от вида растений, так и от сорта.

Цель исследования – определить питательные среды, обеспечивающие эффективный ризогенез *in vitro* растений-регенерантов подвоев яблони 106-13 и 54-118 и выявить целесообразность применения этиоляции на этапе ризогенеза.

Материалы и методы исследования. Объектом исследований, проведенных отделом биотехнологии РУП «Институт плодородства» в 2015–2016 гг., были подвои яблони 106-13 и 54-118, районированные в Беларуси. Растения-регенеранты на этапе ризогенеза *in vitro* подвергали этиоляции (выдерживали в темноте) длительностью 7 сут, контроль – без этиоляции.

Для ризогенеза *in vitro* использовали агаризованную среду Мурасиге и Скуга (MS) в двух модификациях:

I. 1/2 макро- и микросолей, 1/2 хелата железа по MS, дополненную витаминами B₁, B₆, PP (по 0,5 мг/л), витамином С (1 мг/л), глицином (2 мг/л), с исключением мезоинозита, с пониженным содержанием сахарозы (20 г/л) и различным содержанием ИМК (0,5; 1,0; 1,5 мг/л);

II. 1/3 макро- и микросолей, 1/2 хелата железа по MS, дополненную витаминами B₁, B₆, PP (по 0,5 мг/л), витамином С (1 мг/л), глицином (2 мг/л), с исключением мезоинозита, с пониженным содержанием сахарозы (20 г/л) и различным содержанием ИМК (0,5; 1,0; 1,5 мг/л).

Длительность субкультивирования составляла 6 недель. Условия культивирования растений-регенерантов *in vitro*: освещение (лампы NARVA LT, 36 W) 2,5–3 тыс. лк, температура 20–22 °С, фотопериод 16/8 ч.

Влияние концентрации ИМК и этиоляции оценивали через 3 и 6 недель культивирования, учитывая долю укоренившихся растений-регенерантов (%), среднюю длину стебля (см), среднее количество корней (шт.), среднюю длину корней (см), коэффициент развития корневой системы. Коэффициент развития корневой системы вычисляли по формуле $N_{\text{корней}} \cdot L_{\text{корней}} / 10$, где $N_{\text{корней}}$ – число корней на растение-регенерант; $L_{\text{корней}}$ – средняя длина корней [12].

Опыт был заложен в трехкратной повторности, по 10 растений-регенерантов в каждой.

Статистическую обработку проводили, используя *ANOVA*, двухфакторный дисперсионный анализ (фактор а – концентрация ИМК, фактор б – этиоляция), критерий Дункана при $p < 0,05$ для сравнения средних величин ($n = 3$) в программе Statistica 10.0.

Результаты и их обсуждение. Влияние концентрации ИМК и этиоляции на ризогенез *in vitro* подвоя 106-13, культивируемого на средах 1/2 макро- и микросолей MS. В ходе проведения двухфакторного дисперсионного анализа после 3 недель субкультивирования на питательной среде с 1/2 макро- и микросолей MS выявлено влияние этиоляции ($p < 0,001$) и концентрации ИМК ($p < 0,05$) на количество укоренившихся растений-регенерантов. В конце субкультивирования влияние на данный показатель оказывала только этиоляция ($p < 0,001$).

Этиоляция продолжительностью 7 сут не оказала стимулирующего эффекта на процесс ризогенеза подвоя 106-13 на среде с 1/2 макро- и микросолей MS как после 3, так и после 6 недель субкультивирования. При использовании ИМК в низкой концентрации (0,5 мг/л) через 3 недели культивирования достоверных различий с контролем не было. На средах с добавлением ИМК в концентрациях 1,0 и 1,5 мг/л в сочетании с этиоляцией наблюдалось достоверное снижение доли укоренившихся растений-регенерантов по сравнению с контрольными вариантами на 16,66 и 10 % соответственно. Данная тенденция сохранялась и через 6 недель. При концентрациях ИМК 1,0 и 1,5 мг/л выход укоренившихся растений уменьшился на 10 и 16,67 % соответственно по сравнению с контрольными вариантами (табл. 1).

В начале субкультивирования длина стебля у растений-регенерантов подвоя 106-13 не зависела ни от концентрации ИМК в питательной среде, ни от применения этиоляции и варьировалась в пределах от $1,17 \pm 0,12$ до $1,86 \pm 0,13$ см в зависимости от варианта опыта. В конце субкультивирования установлено влияние на данный показатель только концентрации ИМК в питательной среде ($p < 0,01$). Увеличение концентрации ИМК от 0,5 до 1,0 мг/л достоверно снижало среднюю длину стебля на 0,42 см, а при увеличении концентрации до 1,5 мг/л – на 0,68 см. Варианты опыта с применением этиоляции достоверно не отличались от контрольных вариантов без этиоляции при той же концентрации ИМК.

На среднее количество корней через 3 недели субкультивирования оказывала влияние только этиоляция ($p < 0,01$), тогда как через 6 недель субкультивирования установлено влияние на данный показатель только концентрации ИМК в питательной среде ($p < 0,01$). Достоверное различие наблюдали в варианте опыта с использованием ИМК в концентрации 1,0 мг/л: применение этиоляции увеличило среднее количество корней в 1,7 раза по сравнению с контролем без этиоляции. При этом положительное влияние этиоляции к концу субкультивирования нивелировалось и проявилось влияние концентрации ИМК в питательной среде на закладку корней. Наибольшее количество корней было заложено на среде с минимальным количеством ИМК (0,5 мг/л) как с применением этиоляции ($4,17 \pm 0,18$ шт.), так и без нее ($4,30 \pm 0,29$ шт.).

На рост корневой системы в начале субкультивирования оказывали влияние как концентрация ИМК ($p < 0,001$), так и этиоляция ($p < 0,001$) или оба эти показателя одновременно ($p < 0,001$). В конце субкультивирования влияние на среднюю длину корней оказывала только этиоляция ($p < 0,01$). Так, высокие концентрации ИМК (1,0 и 1,5 мг/л) на начальном этапе культивирования тормозили рост корневой системы: средняя длина корней составила $0,50 \pm 0,03$ и $0,60 \pm 0,09$ см соответственно по сравнению с вариантом опыта (0,5 мг/л ИМК) – $1,21 \pm 0,06$ см. Применение этиоляции не оказывало стимулирующего влияния на рост корневой системы. Использование ИМК в концентрации 0,5 мг/л в сочетании с этиоляцией снижало рост корневой системы в 2,3 раза

Таблица 1. Влияние концентрации ИМК и этиоляции на ризогенез *in vitro* подвоя 106-13 на среде с 1/2 макро- и микросолей MS
 Table 1. Effect of IBA concentration and etiolation on *in vitro* rhizogenesis of rootstock 106-13 on medium with 1/2 MS macro- and microsals

Вариант опыта	Концентрация ИМК, мг/л	Доля укоренившихся растений-регенерантов, %		Средняя длина стебля, см		Среднее к-во корней, шт.		Средняя длина корней, см		Коэффициент развития корневой системы	
		через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель
Контроль	0,5	63,33 ± 3,33 ^a	90,0 ± 0 ^a	1,86 ± 0,13 ^a	2,12 ± 0,03 ^a	3,47 ± 0,60 ^{abc}	4,30 ± 0,29 ^a	1,21 ± 0,06 ^a	2,72 ± 0,47 ^a	0,41 ± 0,05 ^a	1,14 ± 0,18 ^a
	1,0	63,33 ± 3,33 ^a	86,67 ± 3,33 ^a	1,43 ± 0,32 ^a	1,70 ± 0,05 ^{bc}	2,58 ± 0,42 ^c	3,20 ± 0,40 ^c	0,50 ± 0,03 ^b	2,67 ± 0,03 ^b	0,12 ± 0,02 ^b	0,84 ± 0,10 ^{ab}
	1,5	60,00 ± 0 ^a	90,0 ± 0 ^a	1,17 ± 0,12 ^a	1,44 ± 0,08 ^c	2,78 ± 0,20 ^{bc}	3,33 ± 0,17 ^{bc}	0,60 ± 0,09 ^b	2,54 ± 0,12 ^{ab}	0,17 ± 0,02 ^b	0,83 ± 0,03 ^{ab}
Этиоляция 7 сут	0,5	58,52 ± 1,48 ^a	86,30 ± 3,16 ^a	1,72 ± 0,33 ^a	1,88 ± 0,17 ^{ab}	4,03 ± 0,22 ^{ab}	4,17 ± 0,18 ^{ab}	0,52 ± 0,05 ^b	2,07 ± 0,19 ^{ab}	0,20 ± 0,03 ^b	0,83 ± 0,17 ^{ab}
	1,0	46,67 ± 3,33 ^b	76,67 ± 3,33 ^b	1,41 ± 0,20 ^a	1,72 ± 0,14 ^{bc}	4,40 ± 0,42 ^a	3,90 ± 0,16 ^{abc}	0,42 ± 0,03 ^b	2,07 ± 0,20 ^{ab}	0,20 ± 0,04 ^b	0,72 ± 0,06 ^b
	1,5	50,00 ± 0 ^b	73,33 ± 3,33 ^b	1,51 ± 0,16 ^b	1,71 ± 0,16 ^{bc}	3,47 ± 0,29 ^{abc}	3,12 ± 0,34 ^c	0,44 ± 0,03 ^b	1,75 ± 0,35 ^b	0,15 ± 0,01 ^b	0,53 ± 0,13 ^b

Примечание. В табл. 1–4 приведены средние значения ± стандартная ошибка. Данные с одинаковыми буквами в столбцах статистически не различаются при $p < 0,05$ (критерий Дункана).

Таблица 2. Влияние концентрации ИМК и этиоляции на ризогенез *in vitro* подвоя 106-13 на среде с 1/3 макро- и микросолей MS
 Table 2. Effect of IBA concentration and etiolation on *in vitro* rhizogenesis of rootstock 106-13 on medium with 1/3 MS macro- and microsals

Вариант опыта	Концентрация ИМК, мг/л	Доля укоренившихся растений-регенерантов, %		Средняя длина стебля, см		Среднее к-во корней, шт.		Средняя длина корней, см		Коэффициент развития корневой системы	
		через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель
Контроль	0,5	73,33 ± 3,33 ^a	86,67 ± 3,33 ^a	1,50 ± 0,12 ^{ab}	1,52 ± 0,02 ^b	3,64 ± 0,37 ^{bc}	3,78 ± 0,28 ^{cd}	1,08 ± 0,06 ^a	2,96 ± 0,17 ^a	0,39 ± 0,05 ^b	1,03 ± 0,09 ^{ab}
	1,0	56,33 ± 1,83 ^b	78,18 ± 2,78 ^a	1,11 ± 0,09 ^c	1,38 ± 0,15 ^b	3,17 ± 0,48 ^c	3,23 ± 0,15 ^d	0,63 ± 0,08 ^{bc}	3,08 ± 0,27 ^a	0,21 ± 0,01 ^c	0,82 ± 0,04 ^{bc}
	1,5	53,33 ± 3,33 ^b	86,67 ± 3,33 ^a	1,27 ± 0,10 ^{bc}	1,39 ± 0,09 ^b	4,61 ± 0,12 ^{ab}	4,67 ± 0,17 ^b	0,77 ± 0,04 ^b	1,99 ± 0,16 ^b	0,37 ± 0,04 ^b	0,85 ± 0,14 ^{abc}
Этиоляция 7 сут	0,5	76,67 ± 3,33 ^a	86,67 ± 3,33 ^a	1,61 ± 0,04 ^a	1,85 ± 0,07 ^a	5,32 ± 0,54 ^a	5,34 ± 0,29 ^a	1,04 ± 0,01 ^a	2,33 ± 0,30 ^b	0,54 ± 0,07 ^a	1,12 ± 0,10 ^a
	1,0	63,33 ± 3,33 ^b	83,33 ± 3,33 ^a	1,32 ± 0,12 ^{abc}	1,46 ± 0,02 ^b	3,55 ± 0,32 ^{bc}	3,73 ± 0,08 ^{cd}	0,58 ± 0,08 ^c	1,80 ± 0,11 ^b	0,23 ± 0,03 ^c	0,69 ± 0,04 ^c
	1,5	43,33 ± 3,33 ^c	53,33 ± 3,33 ^b	1,22 ± 0,04 ^{bc}	1,53 ± 0,15 ^b	3,28 ± 0,39 ^c	4,28 ± 0,23 ^{bc}	0,56 ± 0,03 ^c	2,08 ± 0,13 ^b	0,20 ± 0,01 ^c	0,91 ± 0,06 ^{abc}

по сравнению с контролем. Через 6 недель субкультивирования наименьшая длина корневой системы отмечена на питательной среде с высокой концентрацией ИМК (1,5 мг/л) с применением этиоляции ($1,75 \pm 0,35$ см).

Лучший коэффициент развития корневой системы у растений-регенерантов подвоя 106-13 в начале субкультивирования был отмечен в опытах на среде с ИМК в концентрации 0,5 мг/л без этиоляции ($0,41 \pm 0,05$), причем данная тенденция сохранялась и в конце субкультивирования ($1,14 \pm 0,18$).

Таким образом, при укоренении подвоя 106-13 на питательной среде с 1/2 макро- и микросолей MS лучше использовать ИМК в концентрации 0,5 мг/л без применения этиоляции (выход укорененных растений-регенерантов – 90,0 %, наилучший коэффициент развития корневой системы – $1,14 \pm 0,18$). Применение этиоляции в сочетании с низкой концентрацией ИМК (0,5 мг/л) не оказало стимулирующего эффекта на выход укорененных растений, а влияние более высоких концентраций (1,0 и 1,5 мг/л) было даже отрицательным, при этом выход укоренившихся растений уменьшился на 10 и 16,67 % соответственно по сравнению с контрольными вариантами опыта.

Влияние концентрации ИМК и этиоляции на ризогенез *in vitro* подвоя 106-13, культивируемого на средах 1/3 макро- и микросолей MS. В результате проведения двухфакторного дисперсионного анализа после 3 недель субкультивирования на питательной среде с 1/3 макро- и микросолей MS выявлено влияние концентрации ИМК ($p < 0,001$) и совместное влияние двух факторов – концентрации ИМК и этиоляции ($p < 0,05$) – на количество укоренившихся растений-регенерантов. В конце субкультивирования на данный показатель оказывали влияние этиоляция ($p < 0,01$), концентрация ИМК ($p < 0,001$) или оба эти фактора одновременно ($p < 0,001$).

При культивировании подвоя 106-13 на питательной среде с 1/3 макро- и микросолей MS стимулирующего эффекта при применении этиоляции на выход укорененных растений не наблюдалось на протяжении всего времени субкультивирования, как и на среде с 1/2 макро- и микросолей MS. Сочетание высокой концентрации ИМК (1,5 мг/л) и этиоляции достоверно снижало выход укорененных растений по сравнению с контролем на 10 % через 3 недели субкультивирования и на 33,34 % в конце субкультивирования. Другие варианты опыта с этиоляцией достоверно не отличались от контрольных вариантов на протяжении всего времени субкультивирования. В конце пассажа выход укорененных растений при применении этиоляции в сочетании с ИМК в концентрациях 0,5 и 1,0 мг/л был не менее 83,33 % (табл. 2).

В начале субкультивирования выявлено значимое влияние концентрации ИМК ($p < 0,01$) на рост стебля в длину, к концу субкультивирования – влияние концентрации ИМК ($p < 0,05$) и этиоляции ($p < 0,05$). Добавление в питательную среду ИМК в концентрациях 1,0 и 1,5 мг/л тормозило рост стебля в длину у растений-регенерантов в начале субкультивирования как в контрольных вариантах без этиоляции, так и в вариантах опыта с этиоляцией. Через 6 недель субкультивирования применение этиоляции в сочетании с низкой концентрацией ИМК (0,5 мг/л) положительно повлияло на рост стебля в длину. Средняя длина стебля в контрольном варианте составила $1,52 \pm 0,02$ см, тогда как при применении этиоляции – $1,85 \pm 0,07$ см, данные различия были достоверны.

На среднее количество корней через 3 недели субкультивирования влияли концентрация ИМК ($p < 0,05$), концентрация ИМК и этиоляция одновременно ($p < 0,01$), а через 6 недель – этиоляция ($p < 0,01$), концентрация ИМК ($p < 0,001$) и концентрация ИМК и этиоляция совместно ($p < 0,01$). Увеличение концентрации ИМК в питательной среде, содержащей 1/3 макро- и микросолей по MS без применения этиоляции, стимулирует закладку корней у растений-регенерантов. Наибольшее число корней отмечено на средах с добавлением ИМК в концентрации 1,5 мг/л как в начале субкультивирования ($4,61 \pm 0,12$ шт.), так и в конце ($4,67 \pm 0,17$ шт.). Целесообразно применение этиоляции в сочетании с низкой концентрацией ИМК (0,5 мг/л), что увеличивает среднее количество корней до $5,34 \pm 0,29$ шт. по сравнению с контрольным вариантом ($3,78 \pm 0,28$ шт.) через 6 недель субкультивирования.

На рост корневой системы на среде с 1/3 макро- и микросолей по MS в начале субкультивирования оказывала влияние только концентрация ИМК ($p < 0,001$), увеличение концентрации ИМК до 1,0–1,5 мг/л в питательной среде уменьшало рост корней в 1,4–1,7 раза по сравнению

с их ростом при концентрации ИМК 0,5 мг/л ($1,08 \pm 0,06$ см). В конце субкультивирования на рост корневой системы оказывала влияние не только концентрация ИМК ($p < 0,01$), но и этиоляция ($p < 0,05$), а также оба фактора одновременно ($p < 0,05$). Применение этиоляции не дало положительного эффекта на рост корневой системы. Наибольшая длина корневой системы ($3,08 \pm 0,27$ см) была у растений-регенерантов на питательной среде с добавлением ИМК в концентрациях 0,5 ($2,96 \pm 0,17$ см) и 1,0 мг/л без этиоляции.

Таким образом, при укоренении подвоя 106-13 на питательной среде с 1/3 макро- и микро-солей MS лучше использовать ИМК в концентрации 0,5 мг/л (выход укорененных растений-регенерантов – $86,67 \pm 3,33$ %). Применение этиоляции с использованием ИМК в той же концентрации не влияло на выход укорененных растений-регенерантов ($86,67 \pm 3,33$ %), но оказывало положительное воздействие на рост стебля в длину и среднее количество корней, однако тормозило рост корневой системы, поэтому в целом коэффициент развития корневой системы ($1,12 \pm 0,10$) достоверно не отличался от контрольного варианта ИМК 0,5 мг/л без этиоляции ($1,03 \pm 0,09$). Таким образом, использование для ризогенеза подвоя 106-13 среды с 0,5 мг/л ИМК без содержания растений-регенерантов в темноте ведет к упрощению рабочего процесса.

Влияние минерального состава среды на морфологические параметры подвоя 106-13. Поскольку лучшие результаты были получены при использовании ИМК в концентрации 0,5 мг/л без этиоляции как на среде с 1/2 макро- и микро-солей MS, так и на среде с 1/3 макро- и микро-солей MS, проведено сравнение морфологических показателей развития растений-регенерантов в этих вариантах опыта. Выход укорененных растений в обоих вариантах опыта был высокий: 90,0 % (1/2 макро- и микро-солей MS) и 86,67 % (1/3 макро- и микро-солей MS). Также следует отметить, что достоверных различий по таким морфологическим параметрам, как количество корней и их длина, не наблюдалось, поэтому и коэффициент развития корневой системы у растений-регенерантов отличался незначительно. Однако на среде с 1/2 макро- и микро-солей MS рост растений в высоту был достоверно лучше, чем на среде с 1/3 макро- и микро-солей MS, что положительно скажется при адаптации этих растений к нестерильным условиям *ex vitro* (рис. 1).

Таким образом, для ризогенеза *in vitro* подвоя 106-13 лучше использовать среду с 1/2 макро- и микро-солей по MS, дополненную ИМК в концентрации 0,5 мг/л без применения этиоляции.

Влияние концентрации ИМК и этиоляции на ризогенез *in vitro* подвоя 54-118, культивируемого на средах 1/2 макро- и микро-солей MS. Двухфакторный дисперсионный анализ показал,

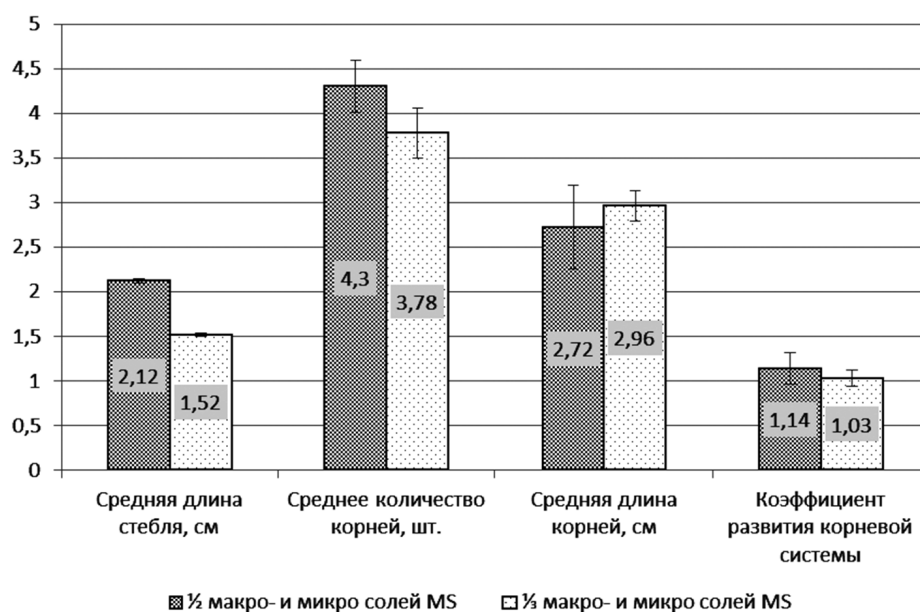


Рис. 1. Влияние минерального состава среды на морфологические параметры подвоя 106-13 (через 6 недель культивирования, 0,5 мг/л ИМК без этиоляции)

Fig. 1. Influence of medium mineral composition on morphological parameters of rootstock 106-13 (after 6 weeks of cultivation, 0,5 mg/l IBA without etiolation)

что при культивировании подвоя 54-118 на питательной среде с 1/2 макро- и микросолей MS на выход укорененных растений-регенерантов оказывали влияние концентрация ИМК ($p < 0,001$) и два фактора – концентрация ИМК и этиоляция одновременно ($p < 0,001$) – как после 3, так и после 6 недель субкультивирования. Увеличение концентрации ИМК в питательной среде без применения этиоляции отрицательно влияло на процесс укоренения подвоя 54-118. Выход укорененных растений-регенерантов на среде с максимальным количеством ИМК (1,5 мг/л) был на 50 % меньше, чем на среде с 0,5 мг/л ИМК через 3 недели субкультивирования, и на 43,33 % меньше через 6 недель субкультивирования. Применение этиоляции в сочетании с ИМК в концентрации 0,5 мг/л отрицательно влияет на процесс укоренения подвоя 54-118 на среде с 1/2 макро- и микросолей MS, но сочетание этиоляции с ИМК в высокой концентрации (1,5 мг/л) положительно влияло на процесс ризогенеза как в начале, так и в конце субкультивирования. Выход укорененных растений на среде с 1,5 мг/л ИМК в сочетании с этиоляцией в конце субкультивирования составил $56,67 \pm 3,33$ %, что достоверно превышало контрольный вариант (1,5 мг/л ИМК б/э) на 36,67 %, однако не имело достоверных различий со средой с 0,5 мг/л ИМК без этиоляции ($63,33 \pm 3,33$ %) (табл. 3).

В начале субкультивирования выявлено значимое влияние этиоляции ($p < 0,01$), концентрации ИМК ($p < 0,001$) или обоих этих факторов одновременно ($p < 0,001$) на рост стебля в длину, к концу субкультивирования сохранилось лишь совместное влияние двух факторов – этиоляции и концентрации ИМК ($p < 0,01$). Растения-регенеранты подвоя 54-118 на питательной среде с ИМК в концентрации 1,5 мг/л без этиоляции значительно отставали в росте от растений-регенерантов в других вариантах опыта на протяжении всего времени субкультивирования.

В конце субкультивирования влияния ни одного из факторов на количество и длину корней, а соответственно, и на коэффициент развития корневой системы не выявлено. Коэффициент развития корневой системы во всех вариантах опытов был высоким.

Таким образом, при укоренении подвоя 54-118 на питательной среде с 1/2 макро- и микросолей MS лучше использовать ИМК в концентрации 0,5–1,0 мг/л без применения этиоляции (выход укорененных растений-регенерантов – 63,33 и 60,0 %, коэффициент развития корневой системы – $0,87 \pm 0,02$ и $0,86 \pm 0,06$). Применение этиоляции не оказало стимулирующего эффекта на выход укорененных растений данного подвоя.

Влияние концентрации ИМК и этиоляции на ризогенез *in vitro* подвоя 54-118, культивируемого на средах 1/3 макро- и микросолей MS. Установлено влияние концентрации ИМК ($p < 0,01$) и этиоляции ($p < 0,01$) на выход укорененных растений-регенерантов подвоя 54-118 при культивировании на среде 1/3 макро- и микросолей MS через 3 недели культивирования и влияние концентрации ИМК ($p < 0,001$) и совместное влияние двух факторов (этиоляции и концентрации) ИМК ($p < 0,001$) через 6 недель субкультивирования.

В начале культивирования наблюдался стимулирующий эффект от применения этиоляции в сочетании с высокими концентрациями ИМК – 1,0 и 1,5 мг/л (выход укорененных растений – 56,67 и 53,33 % соответственно). Однако в конце субкультивирования максимальный процент укорененных растений получен на среде с добавлением ИМК в концентрации 1,0 мг/л без применения этиоляции (85,35 %), что было достоверно выше, чем в варианте опыта с применением этиоляции при той же концентрации ИМК (60,0 %) (табл. 4).

На такие показатели развития растений-регенерантов, как длина стебля, количество корней, не оказывал влияние ни один из факторов на протяжении всего времени их культивирования. На среднюю длину корней влияло применение этиоляции как через 3 ($p < 0,001$), так и через 6 недель культивирования ($p < 0,01$). На коэффициент развития корневой системы оказывала влияние этиоляция через 3 недели культивирования ($p < 0,001$), в конце субкультивирования – этиоляция ($p < 0,05$) и совместное действие двух факторов ($p < 0,01$).

Применение этиоляции в сочетании с концентрациями ИМК 1,0 и 1,5 мг/л положительно влияло на рост корней (через 3 недели субкультивирования длина корней составила 2,31 и 2,03 см соответственно), что достоверно превышало данные показатели в контрольных вариантах (0,45 и 0,93 см). Соответственно, и коэффициент развития корневой системы был выше у растений-регенерантов, которые культивировались на питательной среде с 1,0 и 1,5 мг/л ИМК с применением

Т а б л и ц а 3. Влияние концентрации ИМК и этиоляции на ризогенез *in vitro* подвоя 54-118 на среде с 1/2 макро- и микросолей MS
 T a b l e 3. Effect of IBA concentration and etiolation on *in vitro* rhizogenesis of rootstock 54-118 on medium with 1/2 MS macro- and microsals

Вариант опыта	Концентрация ИМК, мг/л	Доля укоренившихся растений-регенерантов, %		Средняя длина стебля, см		Среднее к-во корней, шт.		Средняя длина корней, см		Коэффициент развития корневой системы	
		через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель
Контроль	0,5	63,33 ± 3,33 ^a	63,33 ± 3,33 ^a	1,57 ± 0,05 ^a	1,90 ± 0,10 ^a	3,98 ± 0,33 ^{ab}	4,03 ± 0,28 ^a	1,84 ± 0,31 ^b	2,34 ± 0,31 ^{ab}	0,67 ± 0,04 ^a	0,87 ± 0,02 ^{ab}
	1,0	53,33 ± 3,33 ^b	60,0 ± 0 ^{ab}	1,99 ± 0,23 ^a	2,31 ± 0,18 ^a	3,42 ± 0,12 ^{abc}	3,94 ± 0,20 ^a	1,20 ± 0,14 ^c	2,27 ± 0,31 ^{ab}	0,46 ± 0,02 ^b	0,86 ± 0,06 ^{ab}
	1,5	13,33 ± 3,33 ^d	20,0 ± 0 ^d	0,43 ± 0,07 ^b	1,05 ± 0,33 ^b	2,93 ± 0,07 ^c	3,17 ± 0,44 ^a	0,83 ± 0,09 ^c	2,14 ± 0,35 ^{ab}	0,25 ± 0,02 ^c	0,70 ± 0,05 ^b
Этиоляция 7 сут	0,5	33,33 ± 3,33 ^c	36,67 ± 3,33 ^c	1,95 ± 0,26 ^a	2,20 ± 0,16 ^a	3,06 ± 0,24 ^{bc}	3,36 ± 0,53 ^a	2,54 ± 0,23 ^a	3,42 ± 0,66 ^a	0,69 ± 0,06 ^a	1,02 ± 0,01 ^a
	1,0	53,33 ± 3,33 ^b	53,33 ± 3,33 ^b	1,54 ± 0,03 ^a	1,78 ± 0,03 ^a	4,24 ± 0,46 ^a	4,36 ± 0,35 ^a	1,22 ± 0,11 ^c	2,08 ± 0,11 ^b	0,52 ± 0,09 ^{ab}	0,89 ± 0,14 ^{ab}
	1,5	50,00 ± 0 ^b	56,67 ± 3,33 ^{ab}	1,79 ± 0,13 ^a	2,15 ± 0,19 ^a	3,27 ± 0,29 ^{bc}	3,55 ± 0,45 ^a	1,18 ± 0,08 ^c	2,40 ± 0,34 ^{ab}	0,40 ± 0,09 ^{bc}	0,82 ± 0,08 ^{ab}

Т а б л и ц а 4. Влияние концентрации ИМК и этиоляции на ризогенез *in vitro* подвоя 54-118 на среде с 1/3 макро- и микросолей MS
 T a b l e 4. Effect of IBA concentration and etiolation on *in vitro* rhizogenesis of rootstock 54-118 on medium with 1/3 MS macro- and microsals

Вариант опыта	Концентрация ИМК, мг/л	Доля укоренившихся растений-регенерантов, %		Средняя длина стебля, см		Среднее к-во корней, шт.		Средняя длина корней, см		Коэффициент развития корневой системы	
		через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель	через 3 недели	через 6 недель
Контроль	0,5	40,15 ± 3,58 ^b	42,93 ± 1,26 ^c	1,47 ± 0,09 ^a	1,71 ± 0,24 ^a	3,68 ± 0,22 ^a	3,87 ± 0,18 ^{ab}	1,41 ± 0,08 ^{abc}	2,40 ± 0,07 ^{abc}	0,49 ± 0,04 ^b	0,94 ± 0,10 ^{ab}
	1,0	44,19 ± 1,26 ^b	85,35 ± 2,81 ^a	1,69 ± 0,24 ^a	1,72 ± 0,33 ^a	3,13 ± 0,47 ^a	3,33 ± 0,28 ^b	0,45 ± 0,07 ^c	1,47 ± 0,23 ^c	0,15 ± 0,03 ^c	0,53 ± 0,12 ^c
	1,5	43,33 ± 3,33 ^c	46,67 ± 3,33 ^c	1,47 ± 0,25 ^a	1,85 ± 0,23 ^a	3,77 ± 0,54 ^a	4,63 ± 0,49 ^a	0,93 ± 0,17 ^{bc}	1,87 ± 0,57 ^{bc}	0,34 ± 0,01 ^{bc}	0,77 ± 0,12 ^{bc}
Этиоляция 7 сут	0,5	40,0 ± 0 ^b	43,33 ± 3,33 ^c	1,64 ± 0,04 ^a	1,90 ± 0,03 ^a	2,58 ± 0,68 ^a	2,92 ± 0,51 ^b	1,82 ± 0,56 ^{ab}	2,55 ± 0,33 ^{abc}	0,52 ± 0,22 ^b	0,73 ± 0,09 ^{bc}
	1,0	56,67 ± 3,33 ^a	60,0 ± 0 ^b	1,66 ± 0,27 ^a	2,03 ± 0,12 ^a	3,68 ± 0,30 ^a	3,94 ± 0,31 ^{ab}	2,31 ± 0,40 ^a	3,22 ± 0,32 ^a	0,83 ± 0,07 ^a	1,18 ± 0,10 ^a
	1,5	53,33 ± 3,33 ^a	66,67 ± 3,33 ^b	1,40 ± 0,12 ^a	1,69 ± 0,14 ^a	3,34 ± 0,34 ^a	3,47 ± 0,43 ^{ab}	2,03 ± 0,27 ^a	2,63 ± 0,23 ^{ab}	0,66 ± 0,01 ^{ab}	0,89 ± 0,06 ^{ab}

этиоляции ($0,83 \pm 0,07$ и $0,66 \pm 0,01$ соответственно). Минимальный коэффициент развития корневой системы ($0,15 \pm 0,03$) наблюдали у контрольного варианта (1,0 мг/л ИМК без этиоляции). Через 6 недель субкультивирования положительное влияние этиоляции сохранилось на рост и на коэффициент развития корневой системы на средах с применением ИМК в концентрации 1,0 мг/л.

Однако, несмотря на положительное влияние этиоляции в сочетании с ИМК в концентрациях 1,0 и 1,5 мг/л на рост и коэффициент развития корневой системы подвоя 54-118 на питательной среде с 1/3 макро- и микро солей MS, основной показатель – выход укорененных растений-регенерантов был максимальным на среде с 1,0 мг/л ИМК без применения этиоляции ($85,35 \pm 2,81$ %). Средняя длина стебля ($1,72 \pm 0,33$ см) на этой среде, достоверно не отличающаяся от таковой при проведении других вариантов опыта, превышала минимальный порог (1,5 см), необходимый для этапа адаптации *ex vitro*. Поэтому для укоренения данного подвоя на питательной среде с 1/3 макро- и микро солей MS применение этиоляции не является целесообразным и ИМК лучше использовать в концентрации 1,0 мг/л.

Влияние минерального состава среды на морфологические параметры подвоя 54-118. Лучшие результаты по количеству укорененных растений-регенерантов получены при использовании ИМК в концентрациях 0,5 и 1,0 мг/л без этиоляции на среде с 1/2 макро- и микро солей MS (63,33 и 60 % соответственно) и на среде с 1/3 макро- и микро солей MS без этиоляции в сочетании с ИМК в концентрации 1,0 мг/л (85,35 %). Поэтому морфологические показатели развития растений-регенерантов сравнивали между собой в этих вариантах опыта. Среднее количество корней на растение, их длина и, соответственно, коэффициент развития корневой системы были достоверно выше на питательной среде с 1/2 макро- и микро солей MS, чем на питательной среде с 1/3 макро- и микро солей MS. Средняя длина стебля на среде с 1/2 макро- и микро солей MS (1,0 мг/л ИМК) также достоверно превышала данный показатель на среде с 1/3 макро- и микро солей MS (1,0 мг/л ИМК) (рис. 2).

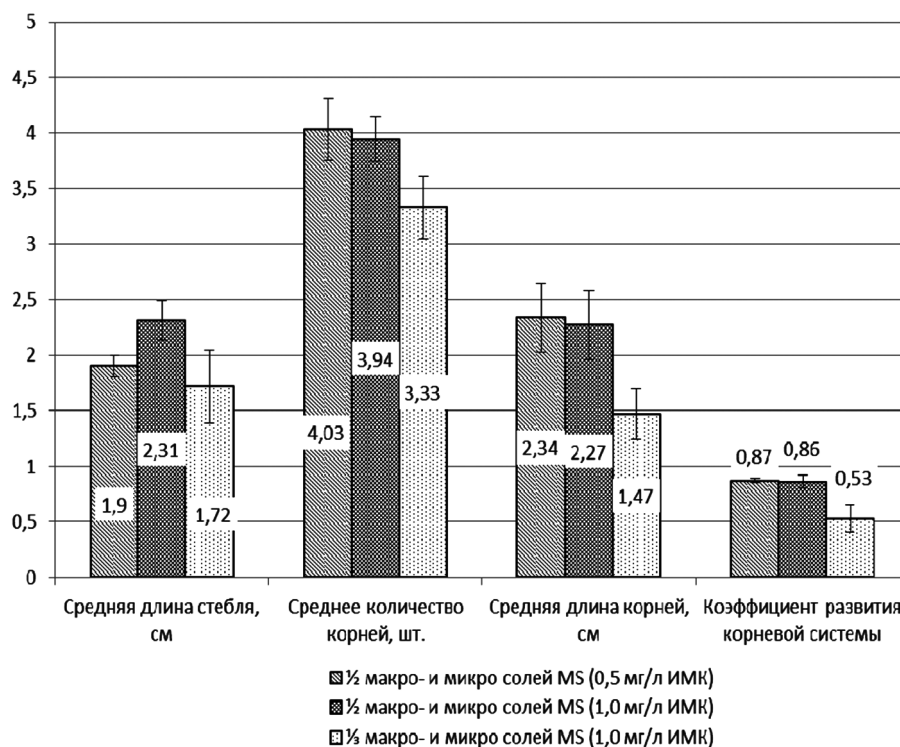


Рис. 2. Влияние минерального состава среды на морфологические параметры подвоя 54-118 (через 6 недель культивирования, без этиоляции)

Fig. 2. Influence of medium mineral composition on morphological parameters of rootstock 54-118 (after 6 weeks of cultivation, without etiolation)

Таким образом, несмотря на более низкие показатели морфологического развития растений-регенерантов на среде с 1/3 макро- и микросолей MS (следует отметить, что они не являются критически низкими для дальнейшей успешной адаптации *ex vitro*), выход укорененных растений на этой среде значительно превышает (более чем на 20 %) данный показатель на питательной среде с 1/2 макро- и микросолей MS, поэтому для ризогенеза *in vitro* подвоя 54-118 лучше использовать среду с 1/3 макро- и микросолей MS, дополненную ИМК в концентрации 1,0 мг/л без этиоляции.

Закключение. Для ризогенеза *in vitro* подвоя 106-13 лучше использовать среду с 1/2 макро- и микросолей по MS, дополненную ИМК в концентрации 0,5 мг/л без применения этиоляции (выход укорененных растений-регенерантов – 90,0 % коэффициент развития корневой системы – $1,14 \pm 0,18$). Для ризогенеза *in vitro* подвоя 54-118 лучше использовать среду с 1/3 макро- и микросолей по MS, дополненную ИМК в концентрации 1,0 мг/л без этиоляции (выход укорененных растений-регенерантов – 85,35 %, коэффициент развития корневой системы – $0,53 \pm 0,12$).

Положительное действие этиоляции на рост корневой системы зависело от сорта. Так, у подвоя 54-118 применение этиоляции стимулировало рост корней на среде с 1/3 макро- и микросолей MS в сочетании с ИМК в концентрации 1,0 мг/л, а у подвоя 106-13 – тормозило рост корневой системы растений-регенерантов как на среде с 1/2 макро- и микросолей, так и на среде с 1/3 макро- и микросолей MS, но оказывало стимулирующее влияние на закладку корней на протяжении всего времени субкультивирования. В то же время применение этиоляции продолжительностью 7 сут на этапе ризогенеза *in vitro* подвоев 106-13 и 54-118 в целом не представляется целесообразным, так как не оказывает стимулирующего эффекта на увеличение количества укорененных растений-регенерантов в конце субкультивирования.

Список использованных источников

1. Калинин, Ф. Л. Технология микрклонального размножения растений / Ф. Л. Калинин, Г. П. Кушнир, В. В. Сарнацкая. – Киев : Наук. думка, 1992. – 232 с.
2. Вечернина, Н. А. Методы биотехнологии в селекции, размножении и сохранении генофонда растений / Н. А. Вечернина, О. К. Таварткиладзе. – Барнаул : Изд-во Алт. гос. ун-та, 2014. – 250 с.
3. Brian, C. H. Micropropagation of the Cold-hardy apple rootstock KSC-3 / C. H. Brian, G. Hicks // *Canad. J. of Plant Science*. – 1989. – Vol. 69, N 2. – P. 555–564. <https://doi.org/10.4141/cjps89-068>
4. Деменко, В. И. Укоренение – ключевой этап размножения растений *in vitro* / В. И. Деменко, К. А. Шестибратов, В. Г. Лебедев // *Изв. Тимирязев. с.-х. акад.* – 2010. – № 1. – С. 73–85.
5. Сохранение и размножение ценных форм ягодных и декоративных растений методами биотехнологии / М. Б. Янковская [и др.] // *Вестн. Иркут. гос. с.-х. акад.* – 2011. – Т. 4, № 44. – С. 160–166.
6. James, D. J. The control of rhizogenesis *in vitro* in difficult-to-root apple rootstocks / D. J. James, I. J. Wakerell // *Plant tissue culture 1982 : proc. of 5th Intern. Congr., Japan, July 11–16, 1982 / Jap. Assoc. for Plant Tissue Culture ; ed. A. Fujiwara.* – Tokyo, 1982. – P. 187–188.
7. Ripley, K. P. Micropropagation of *Euphorbia lathyris* / K. P. Ripley, J. E. Preece // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. – 1986. – Vol. 5, N 3. – P. 213–218. <https://doi.org/10.1007/bf00040132>
8. Пронина, И. Н. Влияние этиоляции на ризогенную активность микропобегов яблони и груши *in vitro* / И. Н. Пронина // *Плодоводство и ягодоводство России : сб. науч. работ / Всерос. селекц.-технол. ин-т садоводства и питомниководства.* – М., 2011. – Т. 26. – С. 76–81.
9. Amitrani, A. The effect of the time of indole-3-butyric acid application and of darkness on the rooting of micropropagated M.27 shoots / A. Amitrani, F. Romani, A. Standardi // *Agricoltura Mediterranea*. – 1989. – Vol. 119, N 4. – P. 417–423.
10. Шорников, Д. Г. Совершенствование технологии размножения редких садовых растений в культуре *in vitro* и оценка их потенциала устойчивости к абиотическим стрессорам : дис. ... канд. с.-х. наук : 06.01.05 / Д. Г. Шорников. – Мичуринск, 2008. – 192 л.
11. Семенова, Н. А. Совершенствование технологии размножения *in vitro*, условий адаптации и доращивания жимолости съедобной : дис. ... канд. с.-х. наук : 06.01.08 / Н. А. Семенова. – М., 2016. – 189 л.
12. Hujun, J. The study of meristem-tip culture of peach (*Prunus persica* L.) / H. Jiang, J. Pan, X. Men // *Acta agriculturae Universitatis Pekinensis*. – 1993. – Vol. 19, N 1. – P. 49–52.

References

1. Kalinin F. L., Kushnir G. P., Sarnatskaya V. V. *Micropropagation technology*. Kiev, Naukova dumka Publ., 1992. 232 p. (in Russian).
2. Vechernina N. A., Tavartkiladze O. K. *Methods of biotechnology in breeding, reproduction and conservation of the gene pool of plants*. Barnaul, Publishing house of Altai State University, 2014. 250 p. (in Russian).

3. Brian C. H., Hicks G. Micropropagation of the Cold-hardy apple rootstock KSC-3. *Canadian Journal of Plant Science*, 1989, vol. 69, no. 2, pp. 555–564. <https://doi.org/10.4141/cjps89-068>
4. Demenko V. I., Shestibratov K. A., Lebedev V. G. Rooting is a key stage of *in vitro* plant propagation. *Izvestiya Timiryazevskoi sel'skokhozyaistvennoi akademii* [Proceedings of the Timiryazev Agricultural Academy], 2010, no. 1, pp. 73–85 (in Russian).
5. Yankovskaya M. B., Shornikov D. G., Muratova S. A., Solovykh N. V. Preservation and reproduction of valuable forms of berry and ornamental plants by the methods of biotechnology. *Vestnik Irkutskoi gosudarstvennoi sel'skokhozyaistvennoi akademii* [Bulletin of the Irkutsk State Agricultural Academy], 2011, vol. 4, no. 44, pp. 160–166 (in Russian).
6. James D. J., Wakerell I. J. The control of rhizogenesis in vitro in difficult-to-root apple rootstocks. *Plant tissue culture 1982: proceedings of the 5th International Congress of Plant Tissue and Cell Culture held at Tokyo and Lake Yamanaka, Japan, July 11–16, 1982*. Tokyo, 1982, pp. 187–188.
7. Ripley K. P., Preece J. E. Micropropagation of *Euphorbia lathyris*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 1986, vol. 5, no. 3, pp. 213–218. <https://doi.org/10.1007/bf00040132>
8. Pronina I. N. Influence of etiolation on rhizogenesis activity of apple and pear microcuttings in *in vitro* conditions. *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii: sbornik nauchnykh rabot* [Pomiculture and small fruits culture in Russia: a collection of scientific works]. Moscow, 2011, vol. 26, pp. 76–81 (in Russian).
9. Amitrani A., Romani F., Standardi A. The effect of the time of indole-3-butyric acid application and of darkness on the rooting of micropropagated M.27 shoots. *Agricoltura Mediterranea*, 1989, vol. 119, no. 4, pp. 417–423.
10. Shornikov D. G. *Improvement of technology of propagation of rare garden plants in in vitro culture and estimation of their resistance potential to abiotic stressor*. Ph. D. Thesis. Michurinsk, 2008. 23 p. (in Russian).
11. Semenova N. A. *Improvement of in vitro propagation technology, adaptation conditions and growing of honeysuckle edible*. Ph. D. Thesis. Moscow, 2016. 189 p. (in Russian).
12. Hujun J., Jishu P., Xinfu M. The study of meristem-tip culture of peach (*Prunus persica* L.). *Acta agriculturae Universitatis Pekinensis*, 1993, vol. 19, no. 1, pp. 49–52.

Информация об авторах

Шапорева Виктория Александровна – студентка. Белорусский государственный педагогический университет им. М. Танка (ул. Советская, 18, 220050, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: viktoria_shaporeva@mail.ru

Змушко Александр Александрович – канд. с/х наук, науч. сотрудник. Институт плодородия (ул. Ковалева, 2, 223013, пос. Самохваловичи, Минский район, Республика Беларусь). E-mail: temlein2015@yandex.ru

Колбанова Елена Вячеславовна – канд. биол. наук, заведующий лабораторией (ул. Ковалева, 2, 223013, пос. Самохваловичи, Минский район, Республика Беларусь). E-mail: kolbanova@tut.by

Information about the authors

Viktoria A. Shaporeva – Student. Belarusian State Pedagogical University named after Maxim Tank (18, Sovetskaya Str., 220050, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: viktoria_shaporeva@mail.ru

Aleksandr A. Zmushko – Ph. D. (Agric.), Researcher. Institute for Fruit Growing (2, Kovalyov Str., 223013, Samokhvalovichy, Minsk region, Republic of Belarus). E-mail: temlein2015@yandex.ru

Elena V. Kolbanova – Ph. D. (Biol.), Head of the Laboratory. Institute for Fruit Growing (2, Kovalyov Str., 223013, Samokhvalovichy, Minsk region, Republic of Belarus). E-mail: kolbanova@tut.by

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 585.32(476.2)
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-350-357>

Поступила в редакцию 22.11.2017
Received 22.11.2017

Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета, Г. И. Анискевич

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

КОМПЛЕКСНЫЙ АНАЛИЗ РОДА *BRYUM* HEDW. В СОСТАВЕ БРИОФЛОРЫ БЕЛАРУСИ

Аннотация. Статья посвящена комплексному анализу рода *Bryum* Hedw. в составе бриофлоры Беларуси. Этот род насчитывает 400–450 видов и в настоящее время представлен на территории Беларуси 31 видом, из которых 4 приводятся впервые.

Ключевые слова: бриокомпонент, мохообразные, таксономическая структура, редкие виды, *Bryum*, *Bryaceae*, *Bryales*, *Bryopsida*, *Bryophyta*

Для цитирования: Рыковский, Г. Ф. Комплексный анализ рода *Bryum* Hedw. в составе бриофлоры Беларуси / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета, Г. И. Анискевич // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 350–357. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-350-357>

G. F. Rykovsky, M. S. Shabeta, G. I. Aniskevich

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

INTEGRATED ANALYSIS OF THE GENUS *BRYUM* HEDW. IN THE BRIOFLORA OF BELARUS

Abstract. The article presents a comprehensive analysis of the species *Bryum* in Belarus bryoflora. The genus *Bryum* has 400–450 species and is represented on the territory of Belarus 31 species, 4 of which are given for the republic for the first time.

Keywords: bryocomponent, bryophytes, taxonomic structure, rare species, *Bryum*, *Bryaceae*, *Bryales*, *Bryopsida*, *Bryophyta*

For citation: Rykovsky G. F., Shabeta M. S., Aniskevich G. I. Integrated analysis of the genus *Bryum* Hedw. in the bryoflora of Belarus. *Vestsi Natsyyanal' nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 350–357 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-350-357>

Введение. Род *Bryum* Hedw. представляет собой наиболее сложную для детерминации и вместе с тем достаточно интересную для изучения группу мохообразных. Он насчитывает 400–450 видов (из-за нерешенных вопросов систематики и разного понимания объема видов), распространенных на разных континентах в основном в пионерных условиях. Это связано с низкой конкурентной способностью представителей данного рода, характеризующихся жизненной стратегией уклонения от конкуренции и, соответственно, с освоением экотопов и эконош с неблагоприятными условиями среды для сосудистых растений. На территории Беларуси в составе рода к настоящему времени известен 31 вид, 4 из которых приводятся впервые (Смолевичский район Минской области).

Цель работы – таксономическая и эколого-географическая характеристика представителей рода *Bryum* Hedw. во флоре Беларуси.

Материалы (объекты) и методы исследований. Используются данные фундаментального издания цикла «Флора Беларуси» по мохообразным [1] и другие научные работы [2–7], образцы гербарной коллекции мохообразных Института экспериментальной ботаники НАН Беларуси, собственные бриологические сборы [8, 9], дополненные и переработанные отчетные материалы

лаборатории флоры и систематики растений Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси.

Таксономическая структура и видовые названия мохообразных Беларуси приведены в соответствии с современной классификацией мхов [10] с некоторой корректировкой [11–13]. Авторы таксонов не указаны, но соответствуют данным источникам.

Для определения видов использовали стандартные методики и ключи, а также определители [14–17].

При проведении экологического анализа мохообразных учитывали их субстратную приуроченность и отношение к влажности среды, трофность субстрата, отчасти – реакцию среды и интенсивность освещения [1, 14, 18–22], а также данные наших исследований. При анализе жизненных стратегий использовали данные, приведенные в работах [2, 23–27], а при анализе форм роста (биоморф) – результаты исследований [28–30].

Результаты и их обсуждение. Род *Bryum* Hedw. – Бриум (название произошло от лат. *bryon* – мох) относится к семейству Bryaceae, порядку Bryales, классу Bryopsida, отделу Bryophyta. В настоящее время для территории Беларуси в составе рода *Bryum* известен 31 вид (см. таблицу), что составляет 6,9 % от видового состава бриофлоры Беларуси в целом, 8,8 % от видового состава отдела Bryophyta, 9,8 % от видового состава класса Bryopsida, 96,8 % от видового состава семейства Bryaceae, содержащего 31 вид из 2 родов (*Bryum* и *Rhodobryum*).

Представители рода Бриум – это многолетние, преимущественно напочвенные мхи в рыхлых или плотных дерновинках зеленого, желто-зеленого или красно-бурого цвета. Стебли прямостоячие, большей частью войлочные, часто с подвехущечными побегами. Листья в нижней части стебля мельче, к верхушке стебля крупнее, обычно собраны в хохолок или розетку, от яйцевидных до ланцетных, заостренные или тупые до закругленных, в основании часто суженные, иногда низбегающие, с плоскими или отогнутыми цельными или вверху зубчатыми, часто окаймленными краями. Жилка сильная, исчезает в верхушке листа или, как правило, выступает из нее в виде гладкого или зубчатого острия. Клетки листа гладкие, ромбические, ромбоидально-шестиугольные, тонко- или толстостенные, в основании листа удлинено-прямоугольные и квадратные. Клетки каймы листа удлинённые, с утолщенной оболочкой. Коробочка на красной, удлинённой, вверху дуговидно согнутой ножке, горизонтальная или поникшая до висячей, яйцевидная, грушевидная, булавовидная, цилиндрическая до шаровидной, в сухом состоянии суженная под устьем, с шейкой и устьицами. Крышечка выпуклая, с бородавочкой. Колечко отделяющееся. Перистом двойной. Зубцы наружного перистома ланцетные, желтые или оранжевые, внизу красные, вверху бесцветные, окаймленные, с прямой или зигзагообразной срединной линией, на внутренней стороне с параллельными или косыми поперечными пластинками, соединенными вертикальными или косыми перегородками. Внутренний перистом свободный и легко отделяется вместе со спорным мешком или более менее плотно соединенный с внешним. Основная перепонка высокая, отростки ланцетные, вдоль срединной линии щелистые; реснички нитевидные, преимущественно с хорошо развитыми придатками, реже рудиментарные. Это двудомные, однодомные и обоеполые виды, вегетативное размножение которых осуществляется ломкими верхушками побегов, выводковыми почками и выводковыми нитями.

Что касается биоморф, то почти все виды рода *Bryum* способны образовывать настоящую дерновину. Подушковидная дерновина отмечена у 12 видов, а группами особей встречаются 2 вида.

У представителей рода *Bryum* по числу видов экоморф преобладают мезофитная и мезотрофная группы. Среди гидроморф наиболее многочисленны виды мезофитов (15). С одной стороны, к ним примыкают более гигрофитные виды (2 – гигромезофиты и 5 – мезогигрофиты), а с другой, более ксерические – ксеромезофиты (4). В числе трофоморф больше всего мезотрофов (19), выделяется также группа видов с большей трофностью (8 – мезоэвтрофы, 2 – эвтрофы), меньше всего олигомезотрофов.

Среди геоэлементов больше всего представлены бореальные виды (16), им значительно уступают по численности неморальные виды и космополиты (по 5 видов), присутствуют субарктические (2), горные (2), а также бореально-монтанный и аркто-альпийский виды.

Видовой состав и эколого-географические характеристики представителей рода *Bryum* Hedw. во флоре Беларуси
Species composition and ecological-geographic characteristics of representatives of the genus *Bryum* Hedw. in the flora of Belarus

Вид	Синонимы	Биоморфа	Трофность	Влажность	Геоэлемент	Жизненная стратегия	Встречаемость на территории Беларуси
<i>Bryum algovicum</i> Sendtn. ex Muell. Hal.	<i>B. angustirete</i> , <i>B. pendulum</i>	Подушковидная дернина	Мезотроф	Гигромезофит	Бореальный	Бриопатит центогический	Изредка по всей территории
<i>Bryum amblyodon</i> Muell. Hal.	<i>B. imbricatum</i> , <i>B. inclinatum</i>	Настоящая дернина	Мезотроф	Мезофит	Бореальный	Бриопатит центогический	Редко
<i>Bryum argenteum</i> Hedw.	<i>B. lanatum</i>	Настоящая и подушковидная дернина	Олигомезотроф	Ксеромезофит	Космополит	Бриопатит центогический, бриоволюнт	Повсеместно
<i>Bryum badium</i> (Bruch ex Brid.) Schimp.	<i>B. caespiticium</i> var. <i>badium</i>	Настоящая дернина	Мезотроф	Ксеромезофит	Бореальный	Бриопатит центогический/эктопический	Очень редко
<i>Bryum bimum</i> (Schreb.) Turner	<i>B. pseudotriquetrum</i> var. <i>bimum</i> , <i>Mnium bimum</i>	Настоящая дернина	Мезозвтроф	Мезогигрофит	Бореальный	Бриопатит центогический	Очень редко
<i>Bryum caespiticium</i> Hedw.	–	Настоящая дернина	Мезотроф	Ксеромезофит	Бореальный	Бриопатит центогический/эктопический	Часто по всей территории
<i>Bryum capillare</i> Hedw.	–	Настоящая и подушковидная дернина	Мезотроф	Ксеромезофит	Бореальный	Бриопатит центогический/эктопический	Достаточно часто по всей территории
<i>Bryum creberrimum</i> Taylor	<i>B. affine</i> , <i>B. cuspidatum</i>	Настоящая дернина	Мезозвтроф	Мезофит	Бореальный	Бриопатит центогический/эктопический	Изредка
<i>Bryum cyclophyllum</i> (Schwaegr) Bruch et al.	<i>B. tortifolium</i>	Настоящая дернина	Мезозвтроф	Мезогигрофит	Субарктический	Бриопатит центогический	Очень редко
<i>Bryum dichotomum</i> Hedw.	<i>B. bicolor</i>	Настоящая и подушковидная дернина	Мезотроф	Мезофит	Неморальный	Бриопатит центогический, бриоэксплерент	Редко
<i>Bryum elegans</i> Nees	<i>B. capillare</i> var. <i>elegans</i>	Настоящая и подушковидная дернина	Мезотроф	Мезофит	Бореальный	Бриопатит центогический/эктопический	Редко (слабо изучен)
<i>Bryum funkii</i> Schwaegr.	–	Настоящая и подушковидная дернина	Мезотроф	Мезофит	Неморальный	Бриопатит эктопический	Очень редко
<i>Bryum intermedium</i> (Brid.) Blandow	–	Настоящая и подушковидная дернина	Мезотроф	Мезофит	Бореальный	Бриопатит центогический	Очень редко
<i>Bryum klinggraeffii</i> Schimp.	–	Настоящая дернина	Мезотроф	Мезофит	Неморальный	Бриопатит эктопический	Очень редко

<i>Bryum knowltonii</i> Barnes	<i>B. lacustre</i>	Настоящая дернина	Мезотроф	Мезофит	Субарктический	Бриопатит центогический	Очень редко
<i>Bryum kunzei</i> Hoppe et Hornsch.	<i>B. caespitiosum</i> var. <i>kunzei</i>	Настоящая дернина	Мезотроф	Ксеромезофит	Бореальный	Бриопатит центогический	Очень редко
<i>Bryum lonchocaulon</i> Muell.Hal.	<i>B. cirrhatum</i>	Настоящая дернина	Мезотроф	Мезофит	Космополит	Бриопатит центогический/экотопический, бриоэксплерент	Редко (слабо изучен)
<i>Bryum longisetum</i> Blandow ex Schwaegr.	–	Настоящая дернина	Мезоэвтроф	Гигрофит	Бореальный	Бриопатит центогический	Очень редко
<i>Bryum moravicum</i> Podp.	<i>B. subelegans</i> , <i>B. capillare</i> var. <i>fuscidum</i> , <i>B. laevifilum</i>	Настоящая и подушковидная дернина	Мезотроф	Мезофит	Бореальный	Бриопатит экотопический	Очень редко
<i>Bryum neodamense</i> Itzigs.	–	Настоящая дернина	Мезоэвтроф	Мезогигрофит	Бореальный	Бриопатит центогический	Очень редко
<i>Bryum pallens</i> Sw. ex anon. (B. fallax)	–	Настоящая дернина	Мезоэвтроф	Гигромезофит	Бореальный	Бриопатит центогический	Редко
<i>Bryum pallens</i> Schlecht. ex Schwaegr.	<i>B. cirratum</i> , <i>B. contextum</i>	Настоящая дернина	Мезотроф	Мезофит	Бореальный	Бриопатит центогический/экотопический, бриоэксплерент	Изредка
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb.	<i>B. ventricosum</i>	Настоящая дернина	Эвтроф	Гидрофит	Бореальный	Бриопатит центогический	Очень часто по всей территории
<i>Bryum rubens</i> Mitt.	<i>B. erythrocarpum</i> , <i>B. subapiculatum</i>	Настоящая дернина	Мезотроф	Мезофит	Неморальный	Бриопатит центогический	Редко
<i>Bryum sauteri</i> Bruch et al.	–	Не образует дерновины, группами среди других мхов	Мезотроф	Мезофит	Космополит	Бриоэксплерент	Очень редко
<i>Bryum schleicheri</i> DC.	–	Настоящая дернина	Эвтроф	Мезогигрофит	Аркто-альпийский	Бриопатит центогический	Очень редко
<i>Bryum subapiculatum</i> Hampe	<i>B. erythrocarpum</i> auct. partim, <i>B. microerythrocarpum</i>	Настоящая дернина	Мезотроф	Мезофит	Космополит	Бриопатит экотопический, бриоэксплерент	Очень редко
<i>Bryum turbinatum</i> (Hedw.) Turner	–	Настоящая дернина	Мезоэвтроф	Гигромезофит	Бореальный	Бриопатит центогический	Редко
<i>Bryum uliginosum</i> (Brid.) Bruch et al.	<i>B. cernuum</i>	Настоящая дернина	Мезоэвтроф	Мезогигрофит	Бореальный	Бриопатит экотопический	Очень редко
<i>Bryum warneum</i> (Roehl.) Brid.	–	Настоящая дернина	Мезотроф	Мезофит	Неморальный	Бриопатит центогический	Очень редко
<i>Bryum weigeltii</i> Spreng.	<i>B. duvalii</i>	Настоящая дернина	Мезоэвтроф	Гигромезофит	Бореально-монтанный	Бриопатит центогический	Редко

Что касается филогенеза, то семейство Bryaceae, в которое входит род *Bryum*, вероятно, производно от семейства Mniaceae. Типовые признаки класса Briopsida сформировались в лесных сообществах областей умеренного климата с последующей радиацией в иные климатические области.

Судя по фоссилиям из каменноугольных отложений Ангариды [3], еще в палеозое проявилось их формовое разнообразие. Мниевые мхи, по-видимому, в значительной мере сохранили свои позиции в лесных сообществах умеренного климата до настоящего времени, т. е. им требуется относительно стабильный по влажности микроклимат, формирующийся в фитоценозах. Хотя в условиях умеренного климата конкурентные отношения также носят умеренный характер, но массовое распространение покрытосеменных все же привело к переходу многих видов из лесных сообществ в условия открытой экспозиции с нарушенным или отсутствующим растительным покровом. Развитие у ряда древних мниевых в результате такой адаптации пионерных свойств привело, в частности, к дифференциации рода *Bryum*. У его представителей способность уклоняться от конкуренции, повышая выносливость к прямому воздействию абиотических факторов внешней среды, была наиболее высокой. Стратегия экспансии на свободные от конкуренции участки территории ощутимо отразилась на их биоморфологии. В отличие от лесных мниевых, у представителей рода *Bryum* отсутствует возможность образования плагиотропных вегетативных побегов, которые позволяют увеличивать поглощение световой энергии в тенистых местах произрастания, а прилегание побегов к субстрату способствует лучшему влагообеспечению и захвату большой площади поверхности в лесных ценозах. Возрастанию формового разнообразия рода *Bryum* способствует процесс деструкции растительных сообществ. Из покрытосеменных эту тенденцию широко проявляют однодольные. Их процветанию помогает дестабилизация растительного покрова. Наиболее мощный ее фактор в настоящее время – антропогенная деятельность. Однако, нивелируя природные условия, антропогенез негативно отражается не только на формировании ценозов, но и на формовом разнообразии пионерного компонента, элиминируя, прежде всего, стенотопные виды. Таким образом, бриевые относятся преимущественно к ценофобам, а мниевые – к фенофилам. Исторически ценофилам всегда уделялось большее внимание, чем ценофобам, но и те и другие образуют единый комплекс в динамике растительного покрова как его звенья в сукцессионном процессе.

Более 75 % видового состава рода *Bryum* на территории страны являются редкими, очень редкими и слабо изученными видами в плане распространения. Достаточно распространены по всей территории страны виды *Bryum argenteum*, *Bryum caespiticium*, *Bryum capillare*, *Bryum pseudotriquetrum*. Изредка встречаются *Bryum creberrimum*, *Bryum pallescens* и *Bryum algovicum*. Редкими представителями рода *Bryum* являются виды *Bryum amblyodon*, *Bryum dichotomum*, *Bryum elegans*, *Bryum lonchocaulon*, *Bryum pallens*, *Bryum rubens*, *Bryum turbinatum*, очень редкими – *Bryum badium*, *Bryum bimum*, *Bryum cyclophyllum*, *Bryum funkii*, *Bryum intermedium*, *Bryum klinggraeffii*, *Bryum knowtonii*, *Bryum longisetum*, *Bryum moravicum*, *Bryum neodamense*, *Bryum sauteri*, *Bryum schleicheri*, *Bryum subapiculatum*, *Bryum uliginosum*, *Bryum warneum*, *Bryum weigelii*.

Впервые для Беларуси (Смолевичский район Минской области) указываются виды *Bryum sauteri*, *Bryum lonchocaulon*, *Bryum subapiculatum*. Такие виды, как *Bryum lonchocaulon* Muell. Hal. (*B. cirrhatum*) и *Bryum subapiculatum* Hampe (*B. erythrocarpum auct. partim*, *B. microerythrocarpum*), выделены, соответственно, из видов *Bryum pallescens* Schleich. ex Schwaegr. (*B. cirrhatum*, *B. contextum*) и *Bryum rubens* Mitt. (*B. erythrocarpum*, *B. subapiculatum*) и рассматриваются в настоящее время не как разновидности и вариации, а как самостоятельные виды. *Bryum badium* (Bruch ex Brid.) Schimp. (*B. caespiticium* var. *badium*) и *Bryum kunzei* Hoppe et Hornsch. (*B. caespiticium* var. *badium*) выделены из *Bryum caespiticium* Hedw., ранее они указывались для данной территории А. С. Лазоренко [31].

Заключение. Характер распределения видов рода *Bryum* во флоре Беларуси по их экологическим группам отражает их пионерные свойства у большинства видов в условиях экосистем страны, т. е. это средние экологические условия. Преобладание в геосоставе рода бореалов отвечает их преобладанию в составе бриофлоры Беларуси в целом и соответствует ее географическому облику.

Образованная почти всеми видами рода биоморфа дерновина (настоящая и подушковидная) соответствует их выраженной акрокарпности и является наследием первичной эксплерентности рода *Bryum*. Хотя ряд видов рода встречается в лесных, луговых и в меньшей мере болотистых сообществах, везде просматриваются их пионерные генетические корни, что проявляется в их предпочтении заселять нарушенные и лишенные растительного покрова участки. Пионерные свойства позволяют им осваивать антропогенные субстраты, в том числе каменистого характера. Их стратегия включает эксплерентность, экотопическую и ценотическую патиентность. Только такой вид, как *Bryum argenteum*, способен образовывать на некоторых антропогенных субстратах сплошное покрытие, которое можно отнести к проявлению виолентности.

Список использованных источников

1. Рыковский, Г. Ф. Флора Беларуси. Мохообразные : в 2 т. / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский / под ред. В. И. Парфенова. – Минск : Тэхналогія, 2004–2009.
2. Рыковский, Г. Ф. Мохообразные Березинского биосферного заповедника / Г. Ф. Рыковский. – Минск : Наука и техника, 1980. – 136 с.
3. Рыковский, Г. Ф. Происхождение и эволюция мохообразных с оценкой современного состояния и генезиса бриофлоры : дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / Г. Ф. Рыковский. – Минск, 1993. – 1153 л.
4. Рыковский, Г. Ф. Биологическое разнообразие мохообразных Полесья / Г. Ф. Рыковский // Природнае асяроддзе Палесся: сучасны стан і яго змены : пол.-укр.-бел. міжнар. канф., 17–21 чэрв. 2002 г., Люблін – Шацк – Брэст : матэрыялы канф. : у 2 ч. / Нац. акад. навук Беларусі [і інш.]. – Брэст, 2002. – Ч. 2. – С. 390–392.
5. Мохообразные Национального парка «Припятский» (эволюционный аспект, таксономия, экология, география, жизненные стратегии) / Г. Ф. Рыковский [и др.]. – Минск : Беларус. дом печати, 2010. – 160 с.
6. Биологическое разнообразие Национального парка «Браславские озера»: Мохообразные / Г. Ф. Рыковский [и др.]. – Минск : Беларус. дом печати, 2012. – 263 с.
7. Рыковский, Г. Ф. Современная таксономическая структура бриофлоры Беларуси / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // Ботаника: (исследования) : сб. науч. тр. / Нац. акад. наук Беларуси, Отд-ние биол. наук [и др.]. – Минск, 2015. – Вып. 44. – С. 85–102.
8. Шабета, М. С. Структура бриокомпонента хвойных лесов Беларуси: таксономия, биоморфология, экология, география, созология : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.01 ; 03.02.08 / М. С. Шабета. – Минск, 2014. – 369 л.
9. Мохообразные хвойных лесов Беларуси: таксономия, биоморфология, экология, биоиндикация, география, созология / М. С. Шабета [и др.] ; под ред. В. И. Парфенова. – Saarbrücken : Lap Lambert Acad. Publ., 2016. – 185 с.
10. Ignatov, M. S. Check-list of mosses of East Europe and North Asia / M. S. Ignatov, O. M. Afonina, E. A. Ignatova // Arctoa. – 2006. – Vol. 15, N 1. – P. 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
11. Рыковский, Г. Ф. Происхождение и эволюция мохообразных / Г. Ф. Рыковский. – Минск : Беларус. навука, 2011. – 432 с.
12. Stebel, A. Mosses of the pieniny range (Polish Western Carpatians) / A. Stebel, R. Ochyra, G. Vončina. – Poznań : Sorus Wydaw. i Druk. Cyfrowa, 2010. – 114 s.
13. Szafnagel, K. Zapiski bryologiczne / K. Szafnagel. – Wilno : J. Zawadzki, 1908. – 74 s.
14. Аболинь, А. А. Листостебельные мхи Латвийской ССР / А. А. Аболинь. – Рига : Зинатне, 1968. – 330 с.
15. Золотов, В. И. *Bryum sauteri* V. S. G. в средней части европейской России / В. И. Золотов // Arctoa. – 2003. – Т. 12, № 1. – С. 117–120. <https://doi.org/10.15298/arctoa.12.12>
16. Игнатов, М. С. Листостебельные мхи верхнетатарских отложений севера Русской платформы / М. С. Игнатов ; Гл. ботан. сад Акад. наук СССР. – М., 1987. – 80 с. – Деп. в ВИНТИ ; 3 2840-B87.
17. Игнатов, М. С. Флора мхов средней части европейской России : в 2 т. / М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова. – М. : КМК, 2003. – Т. 1. : Sphagnaceae – Hedwigiaceae. – 608 с.
18. Бардунов, Л. В. Листостебельные мхи Южного Приморья / Л. В. Бардунов, В. Я. Черданцева. – Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1982. – 207 с.
19. Мельничук, В. М. Матэрыялы до вызначення рН у лісьяных мохів / В. М. Мельничук // Наук. зап. Львів. наук. природознавч. музею. – 1951. – Т. 1. – С. 91–111.
20. Раменский, Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии / Л. Г. Раменский // Совет. ботаника. – 1935. – № 4. – С. 25–41.
21. Шляков, Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР / Р. Н. Шляков. – Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976–1982. – Вып. 1 : Антоцеротовые; Печеночники: Гапломитриевые – Мецгериевые. – 1976. – 90 с.
22. Apinis, A. Data on the ecology of bryophytes. II. Acidity of the substrata of musci / A. Apinis, L. Lacis // Acta horti botanici universitatis Latviensis. – 1934/1935. – N 9/10. – P. 1–100.
23. Абрамов, И. И. Проблема эндемизма у листостебельных мхов : доложено на двадцать втором ежегодном Комаровском чтении в окт. 1967 г. / И. И. Абрамов. – Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. – 53 с.
24. Бойко, М. Ф. Мохообразные в ценозах степной зоны Европы / М. Ф. Бойко. – Херсон : Айлант, 1999. – 160 с.
25. Миркин, Б. М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений / Б. М. Миркин // Журн. общей биологии. – 1983. – Т. 44, № 5. – С. 603–613.

26. Работнов, Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений / Т. А. Работнов // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отдел биол. – 1975. – Т. 80, № 2. – С. 5–17.
27. Рыковский, Г. Ф. Жизненные стратегии бриевых мхов во флоре Беларуси / Г. Ф. Рыковский // Ботаника: (исследования) : сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Отд-ние биол. наук [и др.]. – Минск, 2008. – Вып. 36. – С. 14–26.
28. Рыковский, Г. Ф. Биоморфы бриевых мхов во флоре Беларуси / Г. Ф. Рыковский // Ботаника: (исследования) : сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Отд-ние биол. наук [и др.]. – Минск, 2011. – Вып. 36. – С. 126–137.
29. Улична, К. О. Формы росту мохів високогір'я Карпат // Укр. ботан. журн. – 1970. – Т. 27, № 2. – С. 189–196.
30. Gimingham, C. H. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities / C. H. Gimingham, W. M. Robertson // Transactions of the Brit. Bryol. Soc. – 1950. – Vol. 1, N 4. – P. 330–344. <https://doi.org/10.1179/006813850804878734>
31. Лазаренко, А. С. Определитель листовых мхов БССР / А. С. Лазаренко. – Минск : Изд-во Акад. наук Белорус. ССР, 1951. – 397 с.

References

- Rykovskii G. F., Maslovsky O. M. *Flora of Belarus. Bryophytes. Vol. 1–2*. Minsk, Tekhnologiya Publ., 2004–2009 (in Russian).
- Rykovskii G. F. *Bryophytes of the Berezinsky Biosphere Reserve*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1980. 136 p. (in Russian).
- Rykovskii G. F. *The origin and evolution of bryophytes with an assessment of the current state and genesis of bryoflora*. Ph. D. Thesis. Minsk, 1993. 1153 p. (in Russian).
- Rykovskii G. F. Biological diversity of Bryophytes of Polesye. *Pryrodnae asyaroedze Palessya: suchasny stan i yago zmeny: pol'ska-ukrainskaya-belaruskaya mizhnarodnaya kanferentsyya (17–21 chervenya 2002 g., Lyublin – Shatsk – Brest): materyyaly kanferentsyi* [Natural environment of Polesie: Present situation and changes: Polish-Ukrainian-Belarusian International Conference, 17–21 June 2002, Lublin – Shatsk – Brest: conference materials]. Brest, 2002, pt. 2, pp. 390–392 (in Russian).
- Rykovskii G. F., Shabeta, M. S., Arkhipenko N. A., Parfenov V. I. *Bryophytes of the National Park "Pripyatsky" (evolutionary aspect, taxonomy, ecology, geography, life strategies)*. Minsk, Belorusskij Dom pečhati Publ., 2010. 160 p. (in Russian).
- Rykovskii G. F., Shabeta, M. S., Arkhipenko N. A., Parfenov V. I. *Biological diversity of the National park "Braslaw Lakes": Bryophytes*. Minsk, Belorusskij Dom pečhati Publ., 2012. 263 p. (in Russian).
- Rykovskii G. F., Shabeta M. S. Modern taxonomic structure of bryological flora of Belarus. *Botanika (issledovaniya): sbornik nauchnykh trudov* [Botany (research): a collection of scientific papers]. Minsk, 2015, iss. 44, pp. 85–102 (in Russian).
- Shabeta M. *Structure of the bryological component of the coniferous forests of Belarus: taxonomy, biomorphology, ecology, geography, zoology*. Ph. D. Thesis. Minsk, 2014. 369 p. (in Russian).
- Shabeta M. S., Rykovskii G. F., Parfenov V. I. *Bryophytes of the coniferous forests of Belarus*. Saarbrücken, Lap Lambert Academic Publishing, 2016. 185 p. (in Russian).
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*, 2006, vol. 15, no. 1, pp. 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Rykovskii G. F. *The origin and evolution of bryophytes*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2011. 432 p. (in Russian).
- Stebel A., Ochyra R., Vončina G. *Mosses of the pieniny range (Polish Western Carpatians)*. Poznań, Sorus Wydawnictwo i Drukarnia Cyfrowa, 2010. 114 p. (in Polish).
- Szafnagel K. *Zapiski bryologiczne*. Wilno, J. Zawadzki Publ., 1908. 74 s. (in Polish).
- Abolin' A. A. *Leafy mosses of Latvia SSR*. Riga, Zinatne Publ., 1968. 330 p. (in Russian).
- Zolotov V. I. Bryum sauteri B. S. G. in the middle part of European Russia. *Arctoa*, 2003, no. 12, pp. 117–120 (in Russian).
- Ignatov M. S. *Leafy mosses of the Upper-Tatar deposits of the North of the Russian Platform*. Moscow, 1987. 80 p. (in Russian).
- Ignatov M. S., Ignatova E. A. *Flora of mosses in the middle part of European Russia. Vol. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae*. Moscow, KMK Publ., 2003. 608 p. (in Russian).
- Bardunov L. V., Cherdantseva V. Ya. *Leafy mosses of Southern Primor'ye*. Novosibirsk, Nauka Sibirskoe otdelenie Publ., 1982. 207 p. (in Russian).
- Mel'nychuk V. M. Materials for pH identification of leafy mosses. *Naukovi zapiski L'viv'skogo naukovoogo prirodnoznavchogo muzeju* [Scientific notes of the Lviv Scientific Natural History Museum], 1951, vol. 1, pp. 91–111 (in Ukrainian).
- Ramenskii L. G. The principal directives, basic conceptions and terms of the industrial typology of lands, geobotany and ecology. *Sovetskaya botanika* [Soviet Botany], 1935, no. 4, pp. 25–41 (in Russian).
- Shlyakov R. N. *Liverworts of the North of the USSR. Vol. 1*. Leningrad, Nauka Publ., 1976. 90 p. (in Russian).
- Apinis A., Lacis L. Data on the ecology of bryophytes. II. Acidity of the substrata of music. *Acta horti botanici universitatis Latviensis*, 1934/1935, no. 9/10, pp. 1–100.
- Abramov I. I. *The problem of endemism in post-stem mosses: reported on the twenty-second annual Comarovskiy reading in October 1967*. Leningrad, Nauka Leningradskoe otdelenie Publ., 1969. 53 p. (in Russian).
- Boiko M. F. *Bryophytes in cenosis of steppe zone of Europe*. Kherson, Ailant Publ., 1999. 160 p. (in Russian).
- Mirkin B. M. The types of ecologo-cenotic strategies in plants. *Zhurnal obshchei biologii = Biology Bulletin Reviews*, 1983, vol. 44, no. 5, pp. 603–613 (in Russian).
- Rabotnov T. A. Studying of cenotic populations in order to clarify the life strategy of plant species. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow society of naturalists. Biological department], 1975, vol. 80, no. 2, pp. 5–17 (in Russian).
- Rykovskiy G. F. Life strategies of Bryopsida in the flora of Belarus. *Botanika (issledovaniya): sbornik nauchnykh trudov* [Botany (research): a collection of scientific papers]. Minsk, 2008, vol. 36, pp. 14–26 (in Russian).

28. Rykovsky G. F. Biomorphs of Bryopsida in the flora of Belarus. *Botanika (issledovaniya): sbornik nauchnykh trudov* [Botany (research): a collection of scientific papers]. Minsk, 2011, vol. 40, pp. 126–137 (in Russian).
29. Ulichna K. O. Forms of growth of bryophytes of the Carpathian Highlands. *Ukrains'kii botanichnii zhurnal* [Ukrainian botanical journal], 1970, vol. 27, no. 2, pp. 189–195 (in Ukrainian).
30. Gimingham C. H., Robertson W. M. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communitie. *Transaction of the British Briology Society*, 1950, vol. 1, no. 4, pp. 330–344. <https://doi.org/10.1179/006813850804878734>
31. Lazarenko A. S. *Identification guide of leafy mosses of the BSSR*. Minsk, Publishing house of the Academy of Sciences of the Belorussian SSR, 1951. 397 p. (in Russian).

Информация об авторах

Геннадий Феодосьевич Рыковский – д-р биол. наук, гл. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220023, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: dr.Rykovsky@yandex.by

Марина Сергеевна Шабета – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220023, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: Zentsova2009@gmail.com

Галина Ивановна Анискевич – педагог дополнительного образования. Жодинская женская гимназия (ул. Советская, 20, 222163, г. Жодино, Республика Беларусь). E-mail: girls.gymn@gmail.com

Information about the authors

Gennady F. Rykovsky – D. Sc. (Biol.), Chief 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: dr.Rykovsky@yandex.by

Marina S. Shabeta – Ph. D. (Biol.), 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: Zentsova2009@gmail.com

Halina I. Aniskevich – the teacher of supplementary education. Zhodinskaj girls grammar school (20, Sovietskaya Str., 222163, Zhodino, Republic of Belarus). E-mail: girls.gymn@gmail.com

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 582.579.2-581.522

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-358-364>

Поступила в редакцию 31.01.2018

Received 31.01.2018

Г. С. Бородич

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ОПЫТ ИНТРОДУКЦИИ ИРИСА КАРЛИКОВОГО (*IRIS PUMILA*) И ЕГО СОРТОВ В БЕЛАРУСИ

Аннотация. Приведены сведения о географическом распространении и причинах сокращения популяций в природной среде охраняемого вида ириса карликового (*I. pumila* L.). Дана краткая характеристика биологических особенностей и обоснована целесообразность сохранения ириса в коллекциях ботанических садов. Изучены адаптивные свойства 5 образцов *I. pumila* разного географического происхождения в условиях интродукции в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси. Фенонаблюдения позволили установить фазы отрастания, бутонизации, цветения и плодоношения в местных условиях. Подтверждены литературные данные о недолговечности *I. pumila* в культуре: растения выпадают на 3–4-й год жизни. Показана целесообразность генеративного размножения ириса карликового в целях сохранения коллекционного фонда. Испытано два способа семенного размножения. Описаны наиболее интересные в декоративном отношении растения. Оценены адаптационные возможности 8 сортов миниатюрных карликовых ирисов иностранной селекции, созданных с участием *I. pumila*. Проведена первичная и сравнительная сорто-оценка, включающая декоративные качества и хозяйственно-биологические особенности сортов. Многолетние наблюдения показали, что в условиях интродукции миниатюрные карликовые ирисы проходят все стадии онтогенеза, ежегодно цветут и плодоносят, зимуют без укрытия, относительно устойчивы к болезням и вредителям. Применение дикого *I. pumila* в озеленении ограничивается его биологическими особенностями. Сорта, отличающиеся разнообразием окрасок, благодаря ранним срокам цветения, обильному цветению и высокому коэффициенту вегетативного размножения рекомендуются для использования в озеленительных посадках.

Ключевые слова: интродукция, ирис карликовый, сорта, миниатюрные карликовые ирисы, образец, декоративные качества, биологические особенности

Для цитирования: Бородич, Г. С. Опыт интродукции ириса карликового (*Iris pumila*) и его сортов в Беларуси / Г. С. Бородич // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 358–364. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-358-364>

G. S. Borodich

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

EXPERIENCE OF INTRODUCTION OF IRIS DWARF (*IRIS PUMILA*) AND ITS VARIETIES IN BELARUS

Abstract. Information is given on geographical distribution and causes of decline of populations in the natural environment of protected species iris dwarf (*I. pumila* L.). Gives a brief description of the biological characteristics and the necessity of saving iris in Botanical gardens. Studied the adaptive properties of 5 samples of *I. pumila* of different geographical origin in the conditions of introduction in the Central Botanical garden of NAS of Belarus. Pronalazenje established phases of regeneration, budding, flowering and fruiting in the local context. Confirmed by literary data about the fragility of *I. pumila* in the culture: the plants fall to 3–4 year of life. The expediency of sexual reproduction dwarf iris in order to preserve the collection Fund. Tested 2 methods of seed propagation. The most interesting in the decorative plants. Evaluated the adaptive capacity of 8 varieties of miniature dwarf irises foreign selection, created with the participation of *I. pumila*. Conducted primary and comparative grade score, including ornamental and economic-biological features of varieties. Long-term observations revealed that in the conditions of introduction of miniature dwarf irises are all the stages of ontogenesis, yearly flower and fruit. Winter without shelter. Relatively resistant to diseases and pests. The use of wild *I. pumila* in gardening is limited by its biological features. Varieties, differing variety of colors, due to the early timing of flowering, abundant flowering and high rate of vegetative propagation is recommended for use in landscaping plantings.

Keywords: introduction, dwarf iris, varieties of miniature dwarf irises, sample, decorative qualities, biological peculiarities

For citation: Borodich G. S. Experience of introduction of iris dwarf (*Iris pumila*) and its varieties in Belarus. *Vestsi Natsyuanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 358–364 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-358-364>

Введение. Ирис карликовый (*Iris pumila* L.) – широко распространенный европейско-кавказский вид. Природный ареал его включает южную часть Восточной Европы и Кавказ в пределах степной зоны и отчасти лесостепной. Произрастает на каменистых и известковых склонах, реже встречается на песках и солонцах. Из-за недостаточной конкурентоспособности предпочитает открытые места, свободные от других многолетних растений [1–3]. В культуре известен с конца XVIII в. как высокодекоративный многолетник ранневесеннего срока цветения.

К сожалению, численность популяций *I. pumila* в местах естественного произрастания постепенно сокращается под влиянием природных и антропогенного факторов, что подтверждается работами ряда исследователей [4–7]. Поэтому в одних регионах ирис карликовый имеет статус краснокнижного вида, в других – внесен в списки охраняемых растений. Естественные популяции вида находятся под охраной на заповедных территориях. Интродукция вида в ботанических садах позволяет сохранить и изучить его в условиях культуры.

Предполагается, что в далеком историческом прошлом предки этого вида были высокостебельными растениями, но, попав в степные районы при расширении ареала, в условиях резко континентального климата образовали формы с недоразвитыми цветоносами и превратились в степняков-сухолобов. Возможно, поэтому при выращивании растений в регионах с влажным климатом на цветоносах иногда появляются зачатки второго цветка. По сообщению Г. И. Родионенко [8], *I. pumila* и сорта миниатюрных карликовых ирисов, созданные с его участием, оказались малоперспективными для выращивания в условиях северо-западного региона России с его обильными осадками. Причина в том, что *I. pumila* «в процессе длительной приспособительной эволюции строил всю свою структуру и биологию в строгом соответствии с условиями засушливого степного климата, то есть стал видом узкоспециализированным к условиям обитания».

Известно, что *I. pumila* является природным гибридом, содержащим в своих ядрах полный набор хромосом, свойственный обоим родителям: *I. attica* и *I. pseudopumila*. Благодаря этому, по мнению ученых, растения вида отличаются многообразием форм и размеров цветков, широким спектром их окрасок, а также повышенными гибридными свойствами [8, 9]. Интродукция ириса карликового представляет определенный интерес в связи с его полиморфизмом, а также ранними сроками цветения.

Цель данной работы – изучение адаптивных свойств *I. pumila* и его сортов при интродукции в Беларуси.

Объекты и методы исследования. Исследования проводили на базе коллекции миниатюрных карликовых ирисов (Miniature Dwarf Bearded, MDB) Центрального ботанического сада НАН Беларуси (ЦБС НАН Беларуси) в период с 2012 по 2017 г. включительно. Известно, что первые формы, отобранные по окраске из популяций *I. pumila* и *I. chamaeiris*, были привлечены в ЦБС НАН Беларуси в 1977 и 1982 гг. из Ставропольского ботанического сада им. В. В. Скрипчинского. Биологические особенности ириса карликового начали изучать с 1985 г. [10]. К сожалению, ставропольские формы *I. pumila* не сохранились до настоящего времени. Объектом наших исследований являлись образцы ириса карликового, выращенные из делектусных семян, полученных из Австрии (австрийский образец), Болгарии (болгарский образец), Польши (польский образец), а также из Ботанического сада Самарского государственного университета (самарский образец). Корневища *I. pumila* были собраны и привезены автором статьи из типчаково-ковыльных степей Волгоградской области (волгоградский образец). Кроме образцов дикого *I. pumila* в исследования были включены сорта ирисов, созданные с участием этого вида: ‘Маныч’, ‘Ставропольские Степи’, ‘Шатыр-Курган’, ‘Alpine Lake’, ‘Egret Snow’, ‘Gold Canary’, ‘Golden Eyelet’, ‘Robin’s Egg’. Наблюдениями было охвачено 5–10 растений каждого образца или сорта.

Фенологические наблюдения за ростом и развитием проводили по методике И. Н. Бейдеман [11]. Для сортооценки использовали методику отдела цветоводства Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН [12].

Результаты и их обсуждение. Территория Беларуси относится к ареалу с влажным, умеренно континентальным климатом, умеренно снежной зимой и теплым летом [13].

В Ботаническом саду растения с учетом их биологических особенностей высаживали на открытом солнцу участке с легкими питательными хорошо дренированными почвами. Проводили своевременные прополки, рыхление почвы и подкормки.

Многолетние фенонаблюдения подтвердили имеющиеся литературные данные о том, что начало вегетации у *I. pumila* находится в тесной зависимости от суммы весенних положительных температур [3]. В местных условиях амплитуда отрастания растений приходится в основном на период с 15 марта по 15 апреля. Наличие генеративных побегов в листовых пучках можно определить по утолщениям в их нижней части, которые легко прощупываются. Рост цветоносных побегов продолжается в течение 2–3 недель. После появления окрашенных бутонов раскрытие цветков происходит через 2–3 дня. Цветут карликовые ирисы обычно в конце апреля – начале мая в течение 5–15 дней. Установлено, что все выращенные растения цветут одновременно, независимо от географического происхождения образцов и способов их выращивания. По интенсивности разрастания и обилию цветения на первом месте оказался образец из Болгарии, у которого в первый год цветения на 4 растениях насчитывалось 13, на второй – 54, на третий – 36 цветков. К сожалению, на 4-й год количество цветков сократилось до 6, а через год остались две куртинки с 2 цветками. Другие образцы таких обильно цветущих куртинок не образовывали. Цветение у них ограничивалось 3–5 цветками на куст. Растения фактически выпадали на 3–4-м году жизни.

В природе дикие *I. pumila* размножаются как вегетативно за счет разрастания корневищ, так и семенным путем. В результате многочисленных исследований выявлено, что в природных популяциях преобладает вегетативное размножение [6, 7, 14]. Диаметр взрослых куртин составляет от 15 до 85 см. Чаще всего границы между куртинами выражены слабо за счет их взаимопроникновения [7]. По сообщению Г. И. Родионенко, в окрестностях г. Керчи им были обнаружены круговины *I. pumila* диаметром до 1,5 м, возраст которых достигал 60–70 лет [8]. Семенная продуктивность ириса карликового в местах естественного произрастания невысокая, потому что каждый генеративный побег образует всего лишь одну семенную коробочку. Кроме того, генеративное размножение вида, по мнению исследователей, зависит от климатических условий вегетационного периода и наблюдается в наиболее благоприятные годы [6, 14].

Попытка вегетативного размножения в наших условиях не всегда давала положительный эффект. Подмечено, что лучше растут и развиваются растения, выращенные из семян, чем посаженные корневищами. Поэтому надежным способом поддержания коллекционного фонда ириса карликового является семенное размножение. Семенные коробочки созревают в июле. В зависимости от размера, в них насчитывается от 5 до 40 полноценных семян. Нами испытано два способа выращивания *I. pumila*. В первом случае семена в течение месяца (март) проходят стратификацию во влажном песке при температуре 0...+5 °С. Затем их высевают в горшки в оранжерее. По мере появления всходов сеянцы высаживают на участок. В сухую погоду они до укоренения нуждаются в обязательном поливе. При втором способе посев производят в октябре в открытый грунт. Установлено, что семена, независимо от способа проращивания, всходят с апреля по октябрь. Первый способ позволяет легко регулировать и учитывать количество сеянцев, хотя он более трудозатратный. Сеянцы зацветают на второй год.

Приводим описание наиболее интересных в декоративном отношении растений.

Австрийский образец. Цветок размером 5,5–6,0 см, с узковатыми долями. Внутренние доли пурпурно-фиолетовые, волнистые, образуют полусвод, наружные – темные с белым основанием в сиреневых разводах, полупущенные, ветви столбика кремовые с розовинкой, надрыльцевые гребни и центральная линия – сиреневые, бородки сине-желтые. Высота цветоноса с цветком 12 см. Листья длиной 8–10 см, шириной до 1,5 см.

Болгарский образец. Очень красивые кустики. Цветки размером 4,5–5,0 см, сидят густо. Приводим несколько описаний:

- цветки синие, бородки голубовато-желтые;
- цветки синие, бородки голубовато-красные;
- цветки двухтонные пурпурно-фиолетовые, бородки синие;
- цветки желтые с серым пятном на наружных долях, бородки ярко-желтые;
- цветки светло-желтые с малозаметным серым пятном на наружных долях, бородки желто-белые.

Волгоградский образец. Растения собирали в природе после цветения, когда еще можно было определить окраску цветков. Деленки высажены на участок в 2013 г. Ирисы в хорошем состоянии, но разрастаются медленно. У трехлетних растений зафиксировано от 6 до 25 вегетативных побегов на один кустик, а цветков – от 3 до 16. Цветки отличаются разнообразием форм и окрасок. Доли околоцветника у них продолговатые, с заостренными кончиками. Приводим несколько описаний:

внутренние доли желтые, волнистые, направленные вверх, наружные – желтые с серым пятном, полуопущенные, ветви столбика желтые, бородки бело-оранжевые;

внутренние доли желтые, волнистые, образуют свод, наружные – желтые с крупным красно-коричневым пятном, горизонтальные, ветви столбика желтые;

цветки пурпурно-фиолетовые, внутренние доли направлены вверх, наружные – бархатистые, полуопущенные, ветви столбика кремовые с сиреневым оттенком, надрыльцевые гребни в тон внутренним долям, центральная линия сине-голубая с сиреневым оттенком;

внутренние доли светло-фиолетовые, направленные вверх и в стороны, наружные – светло-фиолетовые с коричневым оттенком, горизонтальные, со временем отгибаются книзу, ветви столбика тускло-розовые, надрыльцевые гребни и центральная линия синие, бородки бело-желтые.

I. pumila – один из основных родоначальников сортов миниатюрных карликовых ирисов. На базе нашей коллекции проведена оценка декоративных качеств и изучены биологические особенности сортов селекции Ставропольского ботанического сада: ‘Маныч’ (Шевченко 1992), ‘Ставропольские Степи’ (Шевченко, 1992), ‘Шатыр-Курган’ (Шевченко, 1992). В скобках указана высота цветоноса при описании в Ставропольском ботаническом саду.

‘Маныч’. Цветки размером 5,0–5,5 см, двухтонные фиолетовые, бородки голубовато-желтые, высота цветоноса 20–22 (16) см.

‘Ставропольские Степи’. Цветки размером 5,5–6,0 см, желтые с большим бордово-коричневым пятном на наружных долях, бородки желто-оранжевые, высота цветоноса 20–25 (17–18) см.

‘Шатыр-Курган’. Цветки размером 4,5–5,0 см, внутренние доли пурпурные, наружные – пурпурно-бордовые с коричневым оттенком. Бородки ярко-желтые, высота цветоноса 15–20 (16) см.

По имеющимся данным, сорта являются внутривидовыми гибридами с последующими улучшающими отборами. Поэтому их цветки по форме очень напоминают дикие *I. pumila*. Но в условиях интродукции сорта оказались более устойчивыми по сравнению со своими предками. На 3–4-й год после пересадки растения развивают куртинки 30–40 и даже 50 см в диаметре. Цветут одновременно с видовыми карликовыми ирисами, обильно, в течение 10–15 дней. Выявлено, что максимум цветения наблюдается на 3-й год выращивания и составляет у ‘Маныч’ – 30–45, у ‘Ставропольские Степи’ – 50–65, у ‘Шатыр-Курган’ – 70–80 (95) цветков на одно растение. На 4-м году количество цветков у всех сортов резко уменьшается в 2 раза. Для обеспечения декоративности растений требуется их пересадка. Хорошо размножаются вегетативно. Завязывают полноценные семена, которые могут быть использованы в селекционных целях.

Из сортов *американской селекции* в коллекции выращиваются: белые ‘Alpine Lake’ (Kepp, 2001) с голубым пятнышком, ‘Egret Snow’ (Sindt, 1985), желтые ‘Gold Canary’ (Willot, 1981), ‘Golden Eyelet’ (Miller, 1983), голубой ‘Robin’s Egg’ (Sindt, 1986). Сорта являются сложными межвидовыми и межсортовыми гибридами. Цветки у них с прочной субстанцией, с вверх направленными внутренними долями и горизонтальными или полуопущенными нижними. Цветение обильное: у двулетних растений насчитывается от 10 до 30, у трехлетних – от 15 до 40, у четырехлетних – от 10 до 45 цветков на куст. Начало зацветания обычно отмечается вместе с видами *I. pumila* или на несколько дней позже. В зависимости от погодных условий и особенностей сорта цветение продолжается 7–20 дней (табл. 1).

С целью выявления перспективности выращивания сортов в условиях Беларуси проводилась их сортооценка. Первичную оценку ирисов проводили по 5-балльной шкале по двум показателям: декоративности в период массового цветения и общей приспособленности растений к местным условиям. Все сорта получили 5 баллов. Сравнительную оценку проводили по показателям декоративности и хозяйственно-биологической ценности.

Т а б л и ц а 1. Сроки цветения миниатюрных карликовых ирисов

T a b l e 1. The flowering of miniature dwarf irises

Таксон	2013 г.		2014 г.		2015 г.	
	Начало цветения	Конец цветения	Начало цветения	Конец цветения	Начало цветения	Конец цветения
<i>Iris pumila</i>	05.05	11.05	21.04	26.04	26.04	08.05
‘Alpine Lake’	05.05	20.05	07.05	16.05	10.05	17.05
‘Egret Snow’	06.05	30.05	12.05	23.05	11.05	20.05
‘Gold Canary’	02.05	21.05	07.05	16.05	10.05	19.05
‘Golden Eyelet’	05.05	21.05	07.05	14.05	15.05	23.05
‘Robin’s Egg’	10.05	22.05	10.05	25.05	15.05	21.05
‘Маньч’	08.05	16.05	25.04	08.05	1.05	14.05
‘Ставропольские Степи’	09.05	21.05	28.04	12.05	07.05	16.05
‘Шатыр-Курган’	04.05	14.05	21.04	04.05	26.04	11.05

Декоративные качества оценивали по 100-балльной шкале по 10 признакам: окраске, размеру, форме и аромату цветка, количеству цветков в соцветии, обилию цветения, устойчивости к неблагоприятным погодным условиям, декоративности листьев, оригинальности и выравненности сорта. Хозяйственно-биологические особенности оценивали по 50-балльной шкале по 5 показателям: продолжительности и продуктивности цветения, репродуктивной способности, устойчивости к болезням и вредителям и зимостойкости.

Из табл. 2 видно, что изученные сорта получили высокие оценки по декоративным признакам (80 баллов и более) и по хозяйственно-биологическим качествам (37 баллов и более). По результатам комплексной оценки сорта можно рекомендовать для использования в весенних цветниках, где они будут прекрасным дополнением к различным первоцветам.

Т а б л и ц а 2. Сравнительная оценка сортов миниатюрных карликовых ирисов, балл

T a b l e 2. Comparative evaluation of varieties of miniature dwarf irises

Название сорта	Декоративные качества	Хозяйственно-биологические особенности	Комплексная оценка
‘Alpine Lake’	84	39	123
‘Egret Snow’	80	37	127
‘Gold Canary’	84	38	122
‘Golden Eyelet’	80	46	126
‘Robin’s Egg’	82	44	126
‘Маньч’	82	42	124
‘Ставропольские Степи’	82	48	130
‘Шатыр-Курган’	84	48	132

Наблюдения показали, что миниатюрные карликовые ирисы в местных условиях проходят все стадии онтогенеза. Для видовых *I. pumila* предпочтительнее семенное размножение. Сорта хорошо размножаются вегетативно делением корневищ. Зимуют карлики без укрытия, выпадов растений после зимы не наблюдается. Ежегодно цветут и плодоносят. Относительно устойчивы к бактериальной гнили, к сосущим и листогрызущим насекомым.

Заключение. Таким образом, культура ириса карликового *I. pumila* возможна в коллекции Ботанического сада при строгом соблюдении агротехники выращивания и использовании семенного способа размножения. Применение этого вида в озеленительных посадках ограничивается его биологическими особенностями. Изученные сорта благодаря богатой палитре окрасок, ранним срокам цветения и таким хозяйственно-биологическим качествам, как обильное продолжительное цветение и высокий коэффициент вегетативного размножения, рекомендуются для украшения каменистых горок и рокариев. К сожалению, они еще не часто используются в ландшафтном дизайне.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Алексеева, Н. Б. Иридарий Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Коллекция растений семейства касатиковых) / Н. Б. Алексеева. – СПб. : Анатолия, 2009. – 143 с.
2. Декоративные травянистые растения для открытого грунта СССР: в 2 т. / сост. : Н. А. Аврорин [и др.]. – Л. : Наука, 1977. – Т. 1. – 331 с.
3. Шевченко, Г. Т. Фенология сезонного развития растений ириса низкого (*Iris pumila* L.) в связи с интродукцией в Центральном Предкавказье / Г. Т. Шевченко // Тр. Ставроп. науч.-исслед. ин-та сел. хоз-ва. – 1975. – Вып. 27. – С. 333–348.
4. Ефимов, С. В. Морфологические особенности *Iris pumila* L. на примере крымских популяций / С. В. Ефимов, Л. Ф. Кирпичева, Е. И. Дацюк // Материалы II Моск. междунар. симпозиума по роду Ирис «Iris-2011», г. Москва, 14–17 июня 2011 г. / Ботан. сад биол. фак. Моск. гос. ун-та; редкол. : Н. Б. Алексеева [и др.]. – М., 2011. – С. 64–73.
5. Крюкова, А. В. Редкие виды рода *Iris* L. в Республике Башкортостан / А. В. Крюкова, Л. М. Абрамова // Материалы III Моск. междунар. симпозиума по роду Ирис «Iris-2016», г. Москва, 15–18 июня 2016 г., посвящ. 305-летию Ботан. сада биол. фак. Моск. гос. ун-та и памяти Г. И. Родионенко (1913–2014) / отв. ред. В. С. Новиков. – М., 2016. – С. 102–107.
6. *Iris pumila* L. на Украине / И. Ю. Парникоза [и др.] // Материалы II Моск. междунар. симпозиума по роду Ирис «Iris-2011», г. Москва, 14–17 июня 2011 г. / Ботан. сад биол. фак. Моск. гос. ун-та; редкол. : Н. Б. Алексеева [и др.]. – М., 2011. – С. 105–110.
7. Федяева, В. В. Охрана популяций *Iris pumila* L. в Ростовской области / В. В. Федяева, А. Н. Шмараева, Ж. Н. Шишлова // Материалы II Моск. междунар. симпозиума по роду Ирис «Iris-2011», г. Москва, 14–17 июня 2011 г. / Ботан. сад биол. фак. Моск. гос. ун-та; редкол. : Н. Б. Алексеева [и др.]. – М., 2011. – С. 128–132.
8. Родионенко, Г. И. Постигая тайны природы (Судьба моя – ирисы) / Г. И. Родионенко. – СПб. : С.-Петерб. гос. изд.-полиграф. техникум, 2013. – 257 с.
9. Randolph, L. F. Karyotypes of *Iris pumila* and related species / L. F. Randolph, J. Mitra // Amer. J. of Botany. – 1959. – Vol. 46, N 2. – P. 93–102. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1959.tb06988.x>
10. Бородич, Г. С. Сравнительная оценка карликовых сортов и форм *Iris* × *Hybrida* Hort. и отбор перспективных таксонов для промышленного ассортимента / Г. С. Бородич // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2008. – № 3. – С. 12–15.
11. Бейдеман, И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / И. Н. Бейдеман. – Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1974. – 156 с.
12. Былов, В. Н. Основы сравнительной сортооценки декоративных растений / В. Н. Былов // Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений : сб. ст. / ред. Н. В. Цицин. – М., 1978. – С. 7–32.
13. Климат Беларуси / В. Ф. Логинов [и др.]; под ред. В. Ф. Логинова. – Минск : Ин-т геол. наук Акад. наук Беларуси, 1996. – 235 с.
14. Абрамова, Л. М. Семенная продуктивность редкого вида *Iris pumila* L. в природе и в условиях интродукции / Л. М. Абрамова, А. В. Крюкова // Вестн. Оренбург. ун-та. – 2013. – № 10 (159). – С. 156–159.

References

1. Alekseeva N. B. *Iridarium of the Botanical Garden of the Botanical Institute of V. L. Komarova RAN (Collection of plants of Iridaceae family)*. Sankt Petersburg, Anatoliya Publ., 2009. 143 p. (in Russian).
2. *Decorative herbaceous plants for the open ground of the USSR. Vol. 1*. Leningrad, Nauka Publ., 1977. 331 p. (in Russian).
3. Shevchenko G. T. The phenology of seasonal development of iris plants of low (*Iris pumila* L.) in connection with the introduction in Central Ciscaucasia. *Trudy Stavropol'skogo nauchno-issledovatel'skogo instituta sel'skogo khozyaistva* [Proceedings of the Stavropol Scientific Research Institute of Agriculture], 1975, iss. 27, pp. 333–348 (in Russian).
4. Efimov S. V., Kirpicheva L. F., Datsyuk E. I. Morphological features of *Iris pumila* L. on the example of Crimean populations. *Materialy II Moskovskogo mezhdunarodnogo simpoziuma po rodu Iris "Iris-2011" (Moskva, 14–17 iyunya 2011 g.)* [Proceedings of the II Moscow international symposium on the Root of Iris “Iris-2011” (Moscow, June 14–17, 2011)]. Moscow, 2011, pp. 64–73 (in Russian).
5. Kryukova A. V., Abramova L. M. Rare species of the genus *Iris* L. in the Republic of Bashkortostan. *Materialy III Moskovskogo mezhdunarodnogo simpoziuma po rodu Iris "Iris-2016" (Moskva, 15–18 iyunya 2016 g.), posvyashchennye 305-letiyu Botanicheskogo sada biologicheskogo fakul'teta Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta i pamyati G. I. Rodionenko (1913–2014)* [Proceedings of the III Moscow international symposium on Iris-type Iris-2016 (Moscow, June 15–18, 2016): dedicated to the 305th anniversary of the Botanical Garden of the Biological Faculty of the Moscow State University and the memory of G. I. Rodionenko (1913–2014)]. Moscow, 2016, pp. 102–107 (in Russian).
6. Parnikoza I. Yu., Troitskaya T. B., Troitskiy M. A., Kunakh V. A. *Iris pumila* L. in Ukraine. *Materialy II Moskovskogo mezhdunarodnogo simpoziuma po rodu Iris "Iris-2011" (Moskva, 14–17 iyunya 2011 g.)* [Proceedings of the II Moscow international symposium on the Root of Iris “Iris-2011” (Moscow, June 14–17, 2011)]. Moscow, 2011, pp. 105–110 (in Russian).
7. Fedyeva V. V., Shmaraeva A. N., Shishlova Zh. N. Protection of *Iris pumila* L. populations in the Rostov Region. *Materialy II Moskovskogo mezhdunarodnogo simpoziuma po rodu Iris "Iris-2011" (Moskva, 14–17 iyunya 2011 g.)* [Proceedings of the II Moscow international symposium on the Root of Iris “Iris-2011” (Moscow, June 14–17, 2011)]. Moscow, 2011, pp. 128–132 (in Russian).

8. Rodionenko G. I. *Learning the secrets of nature (My destiny – iris)*. Sankt Petersburg, Sankt Petersburg State Publishing and Polygraphic College, 2013. 257 p. (in Russian).
9. Randolph L. F., Mitra J. Karyotypes of *Iris pumila* and related species. *American Journal of Botany*, 1959, vol. 46, no. 2, pp. 93–102. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1959.tb06988.x>
10. Borodich G. S. Comparative evaluation of dwarf varieties and forms of *Iris* × *Hybrida* Hort. and selection of promising taxa for industrial assortment. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2008, no. 3, pp. 12–15 (in Russian).
11. Beydeman I. N. *The method of study of phenology of plants and plant communities*. Novosibirsk, Nauka (Sibirskoe otделение) Publ., 1974. 156 p. (in Russian).
12. Bylov V. N. Fundamentals of comparative assessment of ornamental plants. *Introduktsiya i selektsiya tsvetchno-dekorativnykh rastenii: sbornik statei* [Introduction and selection of flower-ornamental plants: a collection of articles]. Moscow, 1978, pp. 7–32 (in Russian).
13. Loginov V. F. (ed.). *Climate of Belarus*. Minsk, Institute of Geological Sciences of the Academy of Sciences of Belarus, 1996. 235 p. (in Russian).
14. Abramova L. M., Kryukova A. V. Seed productivity of a rare species of *Iris pumila* L. in nature and in conditions of introduction. *Vestnik Orenburgskogo universiteta* [Bulletin of the Orenburg University], 2013, no. 10 (159), pp. 156–159 (in Russian).

Информация об авторе

Бородич Галина Сергеевна – науч. сотрудник (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: G.Borodich@cbg.org.by

Information about the author

Galina S. Borodich – Researcher. Central Botanic Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: G.Borodich@cbg.org.by

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 591.16:595.371.13/15 (476)

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-365-373>

Поступила в редакцию 15.02.2018

Received 15.02.2018

А. И. Макаренко

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

ПАРАМЕТРЫ ПЛОДОВИТОСТИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РАЗНОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ (CRUSTACEA, AMPHIPODA) ИЗ ВОДОТОКОВ БЕЛАРУСИ

Аннотация. На основании исследований 2008–2015 гг. впервые для водоемов Беларуси изучены основные параметры плодовитости 8 чужеродных видов амфипод. Установлены минимальные размеры особей, позволяющие идентифицировать их половую принадлежность, определены диапазоны длины тела яйценосных самок и средние размеры размножающихся особей, размеры и количество яиц на трех стадиях развития у самок различных возрастных групп, а также показатели абсолютной и относительной плодовитости. Выявлено, что количество яиц в выводковой сумке коррелирует с размером и массой самки. Рассчитаны зависимости плодовитости от длины и массы тела самки. Теоретически определено возможное число пометов в период размножения животных в условиях приобретенного ареала. Полученные результаты в сравнении с литературными данными из регионов со сходными климатическими условиями отличались незначительно, что было обусловлено в основном разными экологическими условиями.

Ключевые слова: амфиподы, инвазивные виды, чужеродные виды, самки, абсолютная плодовитость, масса тела, линейные размеры

Для цитирования: Макаренко, А. И. Параметры плодовитости чужеродных видов разноногих ракообразных (Crustacea, Amphipoda) из водотоков Беларуси / А. И. Макаренко // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 365–373. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-365-373>

A. I. Makaranka

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

PARAMETERS OF THE FECUNDITY OF AMPHIPOD CRUSTACEAN ALIEN SPECIES (CRUSTACEA, AMPHIPODA) FROM WATERCOURSES OF BELARUS

Abstract. For the first time for water bodies of Belarus, based on studies (2008–2015), the main fertility parameters for eight alien species of amphipods were established. The minimum sizes of individuals for which identification of sex and the size of sexual maturation is possible are presented. The ranges of the body length of the egg-bearing females and the average sizes of the breeding individuals were determinate. The sizes and number of eggs are given at three stages of development for females of different age groups. Absolute and relative fertility were revealed. It is established that the number of eggs in the brood bag correlates with the size and weight of the female; the dependences of fecundity on the length and weight of the female were calculated. The theoretical possible number of litters in the period of reproduction of animals in the conditions of the obtained range was determined. The obtained results differed insignificantly with the literature data from regions with similar climatic conditions, that was determined mainly by various ecological conditions.

Keywords: amphipods, invasive species, alien species, female, absolute fecundity, body weight, linear measurements

For citation: Makaranka A. I. Parameters of the fecundity of amphipod crustacean alien species (Crustacea, Amphipoda) from watercourses of Belarus. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 365–373 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-365-373>

Введение. Плодовитость водных беспозвоночных зависит от множества факторов (температурных, световых, солевых), в том числе и от гетерогенности среды обитания. У многих беспозвоночных существенные изменения этого параметра [1] связаны с освоением новых мест обитания, что обусловлено, прежде всего, температурой воды [2]. Установлено, что при продвижении на север от исходного ареала размеры амфипод Понто-Каспийского региона уменьшаются. В результате половозрелость наступает при меньшей длине тела, что приводит к изменению зависимости плодовитости от длины тела самки [1]. Определение параметров плодовитости для чужеродных видов амфипод в пределах приобретенного ареала (новые места обитания) и сравнение

полученных данных с нативными местообитаниями позволяет глубже понять адаптационные способности этих видов в процессе расселения и натурализации, а кроме того, полученные данные могут быть использованы для прогноза дальнейшей экспансии этих видов.

Цель работы – определение параметров плодовитости чужеродных видов разноногих ракообразных для водоемов Беларуси.

Материалы и методы исследования. Обработаны собственные полевые сборы за период 2011–2016 гг. и коллекционные материалы лаборатории гидробиологии ГНПО «Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам» за 2008 и 2010 гг. Чужеродные виды были отловлены на створах рек Днепр, Припять, Сож, Горынь, Пина, Неман, Мухавец и в канале Днепро-Бугский в летнее время [3] с помощью гидробиологического сачка (на расстоянии 10 м вдоль береговой линии, как правило, в зарослях высшей водной растительности, на глубине 0,2–0,7 м – с использованием трала салазочного типа, а также сбором вручную – с погруженных предметов). Для фиксации проб применяли 10 %-ный формалин или 70 %-ный раствор этилового спирта [4–6]. Таксономическую идентификацию проводили с помощью «Определителя фауны Черного и Азовского морей» [7], «Invasive amphipods (Crustacea, Amphipoda) in Polish waters» [8], «A key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany» [9].

Общую длину амфипод измеряли по А. А. Асочакову как расстояние вдоль дорзальной стороны тела от дистального конца рострума до основания тельсона [10–12]. Применена оригинальная методика [13], которая позволяла проводить измерения, используя стандартную программу ПЭВМ для криволинейных объектов без выпрямления тела пинцетом или создания криволинейного шаблона [10]. Сформировавшуюся молодь в выводковой сумке (III стадия) измеряли таким же образом, что и у взрослых особей. В общей сложности измерено и определено 1797 яйценосных самок 8 чужеродных видов амфипод и 35035 яиц, находящихся в выводковых камерах.

При обработке материала для определения стадий размножения самок использовали метод, предложенный в работах [10, 14, 15], где стадия 0 – самки с зачатками оостегитов, готовящиеся к откладке яиц; стадия I – самки с яйцами, заполненными желтком и снабженными яйцевой оболочкой; стадия II – самки с яйцами, в которых различается сегментированный зародыш, заключенный в зародышевую оболочку; стадия III – в инкубаторной камере самок содержится уже вполне сформированные молодые особи; стадия IV – самки с пустыми выводковыми камерами, выметающие молодь.

В других литературных источниках с применением гистологических методов может указываться 7 [16] или даже до 8 стадий (стадии развития оостегитов самки O1–O3 и яиц S2–S5 в выводковой камере) [17, с. 18–20, 322], которые включают весь процесс – от развития выводковой камеры самки до формирования молодки. Нами морфологически выделялись только три стадии развития (I–III), что соответствовало постэмбриональному развитию яиц, находящихся уже в выводковой камере самки, при этом стадия III соответствовала сформировавшейся молодки. В сравнении с литературными данными выделяемые нами стадии соответствовали II–IV [10, 14, 15], IV–VII [16] и V–VIII [17, с. 322] стадиям. Развитие яиц в выводковой сумке самки было синхронным, т. е. все они находились на одной из стадий.

При измерении яиц на I и II стадиях учитывали полусумму большого и малого диаметра, после чего рассчитывали среднее кубическое (мм) [21]:

$$x_Q = \sqrt{\frac{\sum x_i^3}{n}},$$

где x_i – полусумма большого и малого диаметра, мм; n – количество яиц, шт.

Объем яиц (мм³) рассчитывался по формуле, предложенной в [22]:

$$V = \pi ab^2/6,$$

где a – наибольший диаметр, мм; b – наименьший диаметр, мм.

Для ориентировочного определения общего числа яйцекладок использовали формулу, предложенную Н. Н. Хмелевой и Ю. Г. Гигиняком [23]:

$$N = 1,35(L_{\max}/L_{\min})^{2,5},$$

где L_{\max} – максимальная длина яйценосных самок, мм; L_{\min} – минимальная длина яйценосных самок, мм.

Сухую массу определяли путем прямого взвешивания особей после высушивания в течение суток при температуре не более 60 °С [24]. Как сырую, так и сухую массу определяли на торсионных весах WT-50 и WT-500 с точностью до десятых долей миллиграмма, а также на аналитических весах Item PA214C.

В уравнениях криволинейной регрессии плодовитости самок статистические показатели (E), связанные с длиной (L , мм) и сухой массой тела (w , мг), рассчитывали исходя из степенных уравнений $E = aL^b$ и $E = aw^b$.

Во всех случаях использования средней величины указывали уровень надежности ($\alpha = 0,05$). Обработку данных проводили с помощью специализированного программного обеспечения Statistica и табличного редактора Ms Excel, установленного на ПЭВМ.

Результаты и их обсуждение. В общей сложности определены параметры плодовитости для 8 видов амфипод, которые являются чужеродными в водотоках Беларуси: *Chelicorophium curvispinum* (G. O. Sars, 1895), *Chelicorophium robustum* (G. O. Sars, 1895), *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1899), *Echinogammarus trichiatus* (Martynov, 1932), *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Obesogammarus crassus* (G. O. Sars, 1894) и *Obesogammarus obesus* (G. O. Sars, 1894).

Половую принадлежность особей *C. curvispinum*, выловленных из рек Днепр, Припять, Сож, Пина, Неман, Мухавец и канала Днепро-Бугский, определяли при размере особей 2,5 мм, но в литературе указывается возможность определения при длине 2 мм из устьевых областей рек северо-западного Причерноморья [25]. Считается, что половозрелость у *C. curvispinum* наступает при длине особей 3–3,5 мм [25]. Размерный диапазон выловленных нами яйценосных самок этого вида составил 2,6–7,8 мм [26], количество яиц – от 3 до 29 шт. (см. таблицу). Размеры яиц варьировались в пределах 0,18–0,51 мм (в среднем $0,41 \pm 0,04$ мм), что согласуется с литературными сведениями, где указываются размеры 0,25–0,45 мм [25], а максимальное количество яиц – 30 [1]. Размер большинства яйценосных самок – 4–6 мм. Показатели плодовитости (E) самок от длины тела (L , мм) и сухой массы (w , мг) представлены степенными уравнениями

$$E = 0,1262 \pm 0,019L^{2,6917 \pm 0,0831} (r^2 = 0,64 \pm 0,06; p \leq 0,05);$$

$$E = 21,389 \pm 0,4755w^{1,087 \pm 0,0336} (r^2 = 0,63 \pm 0,06; p \leq 0,05).$$

Выборка самок *C. robustum* из р. Припять ввиду небольшой распространенности вида была представлена в основном размерным диапазоном 6,3–8,2 мм [26]. Количество яиц в выводковой камере изменялось от 4 до 13 шт. при средних размерах самок $7,2 \pm 0,3$ мм. Минимальный размер, при котором определяли половую принадлежность, – 3,4 мм. Наименьший диаметр яйца составлял 0,41 мм, наибольший – 0,52 мм (в среднем – $0,48 \pm 0,03$ мм) (см. таблицу). Уравнения зависимости плодовитости от размеров тела и сухой массы самок имеют следующий вид:

$$E = 0,014 \pm 0,0068L^{3,1102 \pm 0,9707} (r^2 = 0,42 \pm 0,05; p \leq 0,05);$$

$$E = 4,2311 \pm 0,7073w^{1,2791 \pm 0,392} (r^2 = 0,42 \pm 0,05; p \leq 0,05).$$

При определении половой принадлежности *E. ischnus* из рек Сож, Днепр, Припять, Мухавец и Горынь минимальный размер особей составил 3,3 мм. Длина яйценосных особей изменялась от 3,8 до 11 мм [26–28]. Средний размер самок – $6,7 \pm 0,2$ мм. Диаметр вынашиваемых яиц колебался в пределах 0,32–0,66 мм, составляя в среднем $0,43 \pm 0,07$ мм. Количество яиц в выводковой камере – от 1 до 22 шт. (см. таблицу).

По имеющимся данным, у особей этого вида из Кременчугского водохранилища [29] абсолютная плодовитость составляла 7–18 яиц при длине тела 6,5–9,0 мм. Некоторые расхождения между нашими и литературными данными можно объяснить разными экологическими условиями [29].

Параметры плодовитости и размеры яиц (мм) чужеродных видов амфипод
Parameters of fecundity and size of eggs (mm) of alien species of amphipods

Вид	Стадия	<i>n</i>	$E_{\min} - E_{\max}$	E_{\max}/E_{\min}	E_{cp}	$d_{\min} - d_{\max} (L_{\min} - L_{\max})$	$d_{\text{cp}} (L_{\text{cp}})$	V_{cp}
<i>C. curvispinum</i>	I	302	3–29	9,7	10,1	0,24–0,49	0,39	0,031
	II	118	3–20	6,7	9,1	0,18–0,51	0,42	0,039
	III	2	4–5	1,3	4,5	(1,14–1,28)	(1,21)	–
<i>C. robustum</i>	I	4	4	–	–	0,41–0,52	0,45	0,048
	II	11	5–13	2,2	8,1	0,43–0,58	0,49	0,062
<i>E. ischnus</i>	I	140	1–22	22,0	8,4	0,32–0,53	0,42	0,039
	II	41	2–15	7,5	8,2	0,38–0,66	0,47	0,054
	III	1	4	–	–	–	(1,67)	–
<i>E. trichiatus</i>	I	89	5–49	9,8	20,0	0,52–0,71	0,59	0,108
	II	22	5–28	5,6	16,5	0,59–0,70	0,66	0,151
	III	3	8–31	3,9	17,0	(2,11–2,33)	(2,21)	–
<i>D. villosus</i>	I	76	12–125	10,4	44,9	0,23–0,55	0,45	0,048
	II	68	11–92	8,4	35,9	0,36–0,91	0,56	0,092
	III	11	11–46	4,2	24,3	(1,48–2,13)	(1,73)	–
<i>D. haemobaphes</i>	I	457	3–73	24,3	26,8	0,27–0,69	0,46	0,051
	II	212	8–78	9,8	26,6	0,33–0,94	0,52	0,074
	III	36	5–38	7,8	16,6	(1,55–2,11)	(1,66)	–
<i>O. crassus</i>	I	100	4–58	14,5	16,6	0,22–0,56	0,43	0,042
	II	45	5–24	4,8	14,1	0,39–0,59	0,48	0,058
	III	10	4–21	9,7	5,3	(1,24–2,03)	(1,61)	–
<i>O. obesus</i>	I	23	8–66	8,3	18,0	0,39–0,51	0,44	0,045
	II	23	5–49	9,8	23,9	0,41–0,56	0,49	0,062
	III	3	5–17	3,4	12,7	(1,69–1,87)	1,77	–

Примечание. E – плодовитость, количество яиц; d – диаметр, мм; L – длина, мм; V – объем, мм³.

Исходя из этих сведений, зависимость плодовитости от размеров тела и сухой массы самок *E. ischnus* (6,0–10,0 мм) можно выразить следующими степенными уравнениями:

$$E = 0,0701L^{2,46 \pm 0,24} (r = 0,957) [29];$$

$$E = 0,0921 \pm 0,0203L^{2,3583 \pm 0,0385} (r^2 = 0,70 \pm 0,11; p \leq 0,05);$$

$$E = 10,9151 \pm 0,1691w^{1,1184 \pm 0,0436} (r^2 = 0,70 \pm 0,11; p \leq 0,05).$$

Минимальные размеры *E. trichiatus* из р. Днепр, при которых определяли половую принадлежность, – 4,5 мм [26–28]. Размерный диапазон половозрелых яйценосных самок составлял от 7,3 до 18,0 мм (в среднем – 12,9 ± 0,3 мм). Размеры большинства яйценосных самок – от 11 до 14 мм. Наименьший диаметр яйца – 0,53 мм, наибольший – 0,71 мм (в среднем – 19,2 ± 1,4 мм) (см. таблицу). Зависимость между размером особи и количеством вынашиваемых яиц, а также сухой массой самки представлена следующими уравнениями:

$$E = 0,0622 \pm 0,0345L^{2,2193 \pm 0,2001} (r^2 = 0,42 \pm 0,06; p \leq 0,05);$$

$$E = 2,2860 \pm 0,4799w^{0,9283 \pm 0,0829} (r^2 = 0,44 \pm 0,06; p \leq 0,05).$$

Минимальная длина тела особей *D. villosus*, выловленных в реках Сож, Днепр, Припять и Мухавец, позволяющая определить пол, была равна 4,7 мм. Размерный диапазон яйценосных самок варьировался от 5,5 до 20,7 мм [26–28], чаще – 10–16 мм (средний размер самок – 13,1 ± 0,3 мм) [28]. Среднее количество яиц в выводковой камере – 40 шт., диапазон плодовитости – 12–125 яиц (см. таблицу). Средний показатель плодовитости особей из устьев рек Черного и Каспийского морей – 80 яиц [1], диапазон – от 5 до 191 [30] или от 11 до 211 [1] яиц, что несколько выше, чем в белорусских водоемах. Наименьший диаметр яйца – 0,45 мм, наибольший – 0,56 мм (см. таблицу) (в среднем – 0,48 ± 0,03 мм), что согласуется с литературными данными [30] не только по диаметру, но и по среднему объему яиц для каждой из стадий. По имеющимся литературным [30]

и собственным данным, зависимость плодовитости от размеров тела и массы самок можно выразить следующими уравнениями:

$$E = 4,0315 \pm 3,7233 + 0,2728 \pm 0,1467L^{1,5078 \pm 0,1323} (r^2 = 0,7) [30];$$

$$E = 0,2243 \pm 0,0516L^{2,0311 \pm 0,1286} (r^2 = 0,82 \pm 0,09; p \leq 0,05);$$

$$E = 2,3397 \pm 0,1675w^{1,2175 \pm 0,0341} (r^2 = 0,82 \pm 0,09; p \leq 0,05).$$

Известно, что *D. haetobaphes* обладает самой большой потенциальной плодовитостью [31] с репродуктивным периодом, состоящим из трех поколений: осенних, или перезимовавших, весенних и летних особей [16]. В реках Сож, Припять, Пина, Мухавец, Днепр, Горынь, Березина и в канале Днепро-Бугский минимальный размер особей, при котором возможно определить половую принадлежность, – 3,6 мм [26]. Диапазон длины тела выловленных половозрелых яйценосных самок – от 4,2 до 21,9 мм [26–28] (в среднем – $13,1 \pm 0,1$ мм [1, 26]), в выводковой камере в среднем 27 яиц (см. таблицу). По литературным данным, диапазон плодовитости – от 23 [1] до 171 яиц [1, 31]. Наименьший диаметр яйца – 0,27 мм, наибольший – 0,94 мм (см. таблицу) (в среднем – $0,48 \pm 0,02$ мм). Для водоемов Центральной Европы только для яиц особей II стадии приводится меньшая величина – 0,43 мм [16], а по нашим данным, средняя для этого возраста – $0,52 \pm 0,04$ мм (см. таблицу). Основные размеры встреченных яйценосных самок составили 8–14 мм с существенным преобладанием особей 10–12 мм. Связь между плодовитостью *D. haetobaphes*, его длиной тела и массой, по имеющимся литературным [29, 31] и собственным данным, можно выразить уравнениями

$$E = 0,0016L^{3,90 \pm 0,22} (r = 0,99) [29]; E = 0,8L^{1,6 \pm 0,3} (r = 0,78) [31];$$

$$E = 0,095 \pm 0,018L^{2,3359 \pm 0,0786} (r^2 = 0,63 \pm 0,07; p \leq 0,05);$$

$$E = 3,525 \pm 0,2639w^{1,05 \pm 0,0353} (r^2 = 0,63 \pm 0,07; p \leq 0,05).$$

Длина *O. crassus* из рек Припять, Пина, Днепр и Горынь, при которой возможно было разделить животных по полу, составила 3,5 мм. Диапазон размеров, использованных для анализа яйценосных самок, составил от 4,1 до 12,2 мм [26, 28] (в среднем – $8,1 \pm 0,2$ мм [26]). Количество яиц колебалось в пределах от 4 до 58 (в среднем – 23) (табл. 1). В литературе приводятся разные значения последнего показателя. По обобщенным данным [1], диапазон плодовитости – от 5 до 86 шт., близкие значения наблюдались в Кременчугском водохранилище, где для длины 7,5–12,5 мм приводятся данные от 10 до 46 яиц на самку [29]. Основной размерный диапазон яйценосных самок в Беларуси находится в пределах 6–10 мм (пик – 7–8 мм). Наименьший диаметр яйца составляет 0,22 мм, наибольший – 0,59 мм (в среднем – $0,46 \pm 0,01$ мм). Зависимость между плодовитостью, длиной и массой тела для *O. crassus* выражается следующими уравнениями:

$$E = 0,0108L^{3,38 \pm 0,24} (r = 0,986) [29];$$

$$E = 0,2243 \pm 0,0516L^{2,0311 \pm 0,1286} (r^2 = 0,61 \pm 0,13; p \leq 0,05);$$

$$E = 8,1162 \pm 0,4492w^{0,7957 \pm 0,0503} (r^2 = 0,61 \pm 0,13; p \leq 0,05).$$

Половую дифференциацию особей *O. obesus*, выловленных из рек Припять, Днепр и Сож, определяли начиная с размера 3,4 мм. Диапазон размеров яйценосных самок составил 6,1–12,2 мм [26, 28]. В основном встречались яйценосные самки длиной 7,5–9,5 мм (средний размер $8,5 \pm 0,4$ мм [28]). Количество яиц в выводковой камере самки колебалось от 5 до 66 (см. таблицу) (в среднем – $20,6 \pm 3,2$). Близкие общие значения приводятся для устьевых областей Черного моря – от 4 до 67 яиц (в среднем – 19) [1]. Для пресных вод при длине особей 6–10 мм диапазон плодовитости был 9–50 яиц [29]. Наименьший диаметр яйца составлял 0,39 мм, наибольший – 0,56 мм (в среднем – $0,45 \pm 0,03$ мм). Плодовитость *O. obesus* выражают с помощью следующих уравнений:

$$E = 0,0216L^{3,32 \pm 0,29} (r = 0,99) [29];$$

$$E = 0,0265 \pm 0,0082L^{2,0738 \pm 0,2024} (r^2 = 0,79 \pm 0,18; p \leq 0,05);$$

$$E = 19,695 \pm 0,8283w^{1,383 \pm 0,091} (r^2 = 0,79 \pm 0,18; p \leq 0,05).$$

У инвазивного вида *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) за весь период проведения исследований (2011–2015 гг.) яйценосные самки не выявлены, поэтому для определения параметров их плодовитости использованы литературные данные [32, 33]. Минимальный размер тела, при которых определяли половую принадлежность особи, составлял 4,5 мм. Минимальная длина тела яйценосных самок, по литературным сведениям, – 8,5 мм [2]. Для особей, средняя длина которых 13,5 мм, в литературе [1] приводятся данные об откладке от 16 до 201 яиц (в среднем – 53), но в основном самки откладывают 20–50 яиц [2]. Зависимость плодовитости от размеров выражается уравнением

$$E = 0,01L^{3,3932} \quad (r^2 = 0,8879) \quad [2].$$

Таким образом, полученные зависимости для всех изученных видов между длиной особи и количеством вынашиваемых яиц, а также сухой массой тела в целом согласуются с литературными данными.

Обобщенные зависимости плодовитости самок чужеродных видов от длины и сухой массы тела, за исключением *P. robustoides*, представлены в степенных уравнениях

$$E = 0,3431 \pm 0,0287L^{2,2941 \pm 0,0335} \quad (r^2 = 0,68 \pm 0,04; p \leq 0,05);$$

$$E = 9,2214 \pm 0,2771w^{0,5843 \pm 0,0144} \quad (r^2 = 0,65 \pm 0,03; p \leq 0,05).$$

Исходя из полученных материалов, число яйцекладок, рассчитанное по формуле $N = 1,35(L_{\max}/L_{\min})^{2,5}$, с учетом продолжительности жизни может достигать следующих значений: *C. curvispinum* – 10, *C. robustum* – 2, *E. ischnus* – 10, *E. trichiatus* – 7, *D. villosus* – 19, *O. crassus* – 11, *O. obesus* – 4. Однако, по литературным данным, число пометов в год у *C. curvispinum* – 2 [34], у *E. ischnus* – 2 [35], у *D. villosus* – 3 [35], у *D. haemobaphes* – 3 [34, 35], у *O. crassus* – 3 [35], у *O. obesus* – 2 [34], у *P. robustoides* – 3 [34, 35]. Различия между расчетными и реальными значениями позволяют сделать заключение об ограниченности применения приведенной формулы для данной группы ракообразных.

Заключение. Таким образом, впервые для водоемов Беларуси определены параметры плодовитости 8 чужеродных видов амфипод и проведено их сравнение с данными из других регионов. Определено среднее, минимальное и максимальное количество яиц у самок разных возрастных групп и приведены размеры и объем яиц в выводковой сумке самок для I и III стадий развития. Установлено, что количество яиц в выводковой сумке коррелирует с размером и массой самки. На этом основании приведены уравнения зависимости плодовитости от длины и массы тела для 8 чужеродных видов. Определено ориентировочное число яйцекладок чужеродных видов в приобретенном ареале.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам Научно-практического центра НАН Беларуси по биоресурсам: В. В. Вежновец, Ю. Г. Гигиняку, Т. П. Липинской за помощь в написании работы. Работа частично поддержана грантом БРФФИ № Б18М-094.

Acknowledgements. The author is deeply grateful to colleagues from the Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources: V. V. Vezhnavecs, Y. G. Hihiniak, T. P. Lipinskaya, for help in writing the work. This work was partially supported by the BRFFR grant № Б18М-094.

Список использованных источников

1. Иоффе, Ц. И. Обогащение кормовой базы для рыб в водохранилищах СССР путем акклиматизации беспозвоночных / Ц. И. Иоффе // Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва. – 1974. – Т. 100. – С. 3–226.
2. Bacela, K. The life history of *Pontogammarus robustoides*, an alien amphipod species in polish waters / K. Bacela, A. Konopacka // J. of Crustacean Biology. – 2005. – Vol. 25, N 2. – P. 190–195. <https://doi.org/10.1651/c-2519>
3. Шаповалова, И. М. О количественном учете бокоплава озерного / И. М. Шаповалова, М. П. Вологдин // Гидробиол. журн. – 1973. – Т. 9, № 5. – С. 85–90.
4. Вежновец, В. В. Мониторинг водных беспозвоночных / В. В. Вежновец, Ю. Г. Гигиняк, В. И. Разлуцкий // Мониторинг животного мира Беларуси (основные принципы и результаты) / ред. Л. М. Сушеня. – Минск, 2005. – С. 33–57.
5. Инвазивные амфиподы как фактор трансформации экосистемы Ладожского озера / Е. А. Курашов [и др.] // Рос. журн. биол. инвазий. – 2012. – Т. 5, № 2. – С. 87–104.

6. Сони́на, Е. Э. *Dikerogammarus caspius* (Pallas) в Волгоградском водохранилище / Е. Э. Сони́на, Е. И. Фили́нова // Рос. журн. биол. инвазий. – 2011. – Т. 4, № 1. – С. 91–104.
7. Определитель фауны Черного и Азовского морей : в 3 т. / под общ. ред. Ф. М. Мордухай-Болтовского. – Киев : Наук. думка, 1969. – Т. 2 : Свободноживущие беспозвоночные. – 536 с.
8. Konopacka, A. Inwazyjne skorupiaki obunogie (Crustacea, Amphipoda) w wodach Polski / A. Konopacka // Przegląd Zoologiczny. – 2004. – Vol. 48, N 3–4. – P. 141–162.
9. Eggers, T. O. Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands. A key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany / T. O. Eggers, A. Martens // Lauterbornia. – 2001. – N 42. – P. 1–68.
10. Цветкова, Н. Л. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод: роды *Gammarus*, *Marinogammarus*, *Anisogammarus*, *Mesogammarus*, *Amphipoda*, *Gammaridae* / Н. Л. Цветкова. – Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. – 258 с.
11. Асочаков, А. А. К методике измерения длины тела амфипод / А. А. Асочаков // Гидробиол. журн. – 1993. – Т. 29, № 2. – С. 90–94.
12. Тихонова, Е. Н. Изменчивость локальных популяций *Pallasea cancellus* (Pallas, 1772) (Crustacea, Amphipoda) в озере Байкал и реке Ангара : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10 ; 03.02.08 / Е. Н. Тихонова ; Новосибир. гос. аграр. ун-т. – Новосибирск, 2012. – 20 с.
13. Способ определения длины криволинейного биологического микрообъекта: заявка ВУ 20140604 / А. И. Макаренко, В. В. Вежновец. – Опубл. 14.11.2014.
14. Гептнер, М. В. Биология размножения и жизненный цикл *Caprella septemtrionalis* Kröyer (Amphipoda, Caprellidae) в районе Беломорской биологической станции Московского университета (Ругозерская губа Белого моря) / М. В. Гептнер // Зоол. журн. – 1963. – Т. 42, № 11. – С. 1619–1630.
15. Kjennerud, J. Ecological observations on *Idotea neglecta* G. O. Sars // Årbok. Naturvitenskapelig rekke. – 1952. – N 7. – P. 1–47.
16. Bacela, K. Reproductive biology of *Dikerogammarus haemobaphes*: an invasive gammarid (Crustacea: Amphipoda) colonizing running waters in Central Europe / K. Bacela, A. Konopacka, M. Grabowski // Biol. Invasions. – 2009. – Vol. 11, N 9. – P. 2055–2066. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9496-2>
17. Барков, Д. В. Особенности экологии и биологии байкальской эндемичной амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в Ладожском озере. Обсуждение полученных результатов по питанию *G. fasciatus* / Д. В. Барков, Е. А. Курашов // Литоральная зона Ладожского озера / под ред. Е. А. Курашова. – СПб., 2011. – С. 294–350.
18. Zielinski, D. Life history of *Gammarus balcanicus* Schaäferna, 1922 from the Bieszczady Mountains (Eastern Carpathians, Poland) / D. Zielinski // Crustaceana. – 1995. – Vol. 68, N 1. – P. 61–72. <https://doi.org/10.1163/156854095x00386>
19. Weygoldt, P. Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex pulex* (L.) // Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. – 1958. – Bd. 77. – S. 51–110.
20. Skadsheim, A. The ecology of intertidal amphipods in the Oslofjord. The life cycles of *Chaetogammarus marinus* and *C. stoerensis* / A. Skadsheim // Marine Ecology. – 1982. – Vol. 3, N 3. – P. 213–224. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1982.tb00109.x>
21. Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М. : Высш. шк., 1990. – 352 с.
22. Kley, A. Life history characteristics of the invasive freshwater gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the river Main and the Main-Donau canal / A. Kley, G. Maier // Archiv für Hydrobiologie. – 2003. – Vol. 156, N 4. – P. 457–470. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2003/0156-0457>
23. Способ определения числа пометов у ракообразных : пат. № 910140 / Н. Н. Хмелева, Ю. Г. Гигиняк. – Опубл. 09.11.1981.
24. Остапеня, А. П. Биомасса и способы ее выражения / А. П. Остапеня, Л. И. Лебедева, А. П. Павлютин // Методы определения продукции водных животных / под ред. Г. Г. Винберга. – Минск, 1968. – С. 20–44.
25. Борткевич, Л. В. Экология и продукция *Corophium curvispinum* G.O. Sars из устьевых областей рек северо-западного Причерноморья / Л. В. Борткевич // Гидробиол. журн. – 1987. – Т. 23, № 6. – С. 91–93.
26. Макаренко, А. И. Размерные характеристики чужеродных и аборигенных видов амфипод Беларуси / А. И. Макаренко // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2015. – № 1. – С. 100–105.
27. Макаренко, А. И. Обилие и размерные характеристики чужеродных видов амфипод бассейна реки Днепр (Беларусь) при различных способах сбора / А. И. Макаренко, В. В. Вежновец // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран / Сев.-Осет. гос. ун-т ; редкол. : Л. В. Чопикашливи [и др.]. – Владикавказ, 2013. – Вып. 9. – С. 171–176.
28. Макаренко, А. И. Размерные характеристики чужеродных видов амфипод Беларуси / А. И. Макаренко // Актуальные проблемы экологии : материалы X Междунар. науч.-практ. конф., Гродно, 1–3 окт. 2014 г. : в 2 ч. / редкол. : В. Н. Бурдь (гл. ред.) [и др.]. – Гродно, 2014. – Ч. 2. – С. 41–43.
29. Курандина, Д. П. Некоторые данные о размножении и плодовитости Каспийских гаммарид в Кременчугском водохранилище / Д. П. Курандина // Гидробиол. журн. – 1975. – Т. 11, № 5. – С. 35–41.
30. Pöckl, M. Strategies of a successful new invader in European fresh waters: fecundity and reproductive potential of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in the Austrian Danube, compared with the indigenous *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* / M. Pöckl // Freshwater Biology. – 2007. – Vol. 52, N 1. – P. 50–63. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01671.x>
31. Китицына, Л. А. Эколого-физиологические особенности бокоплава *Dikerogammarus haemobaphes* (Eich.) в районе сброса подогретых вод Трипольской ГРЭС / Л. А. Китицына // Гидробиол. журн. – 1980. – Т. 16, № 4. – С. 77–85.

32. The profile of a “perfect” invader – the case of killer shrimp, *Dikerogammarus villosus* / T. Rewicz [et al.] // Aquatic Invasions. – 2014. – Vol. 9, N 3. – P. 267–288. <https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.3.04>
33. Grabowski, M. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda / M. Grabowski, K. Jażdżewski, A. Konopacka // Aquatic Invasions. – 2007. – Vol. 2, N 1. – P. 25–38. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.1.3>
34. Курина, Е. М. Чужеродные виды амфипод (Amphipoda, Gammaridea) в составе донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: особенности распространения и стратегий жизненных циклов / Е. М. Курина // Рос. журн. биол. инвазий. – 2017. – № 2. – С. 69–80.
35. Grabowski, M. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits / M. Grabowski, K. Bacela, A. Konopacka // Hydrobiologia. – 2007. – Vol. 590, N 1. – P. 75–84. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0759-6>

References

1. Ioffe C. I. Enrichment of the fodder base for fish in the reservoirs of the USSR by acclimatization of invertebrates. *Izvestiya Gosudarstvennogo nauchno-issledovatel'skogo instituta ozernogo i rechnogo rybnogo khozyaistva* [Proceedings of the State Research Institute of Lake and River Fisheries], 1974, vol. 100, pp. 3–226 (in Russian).
2. Bacela K., Konopacka A. The life history of *Pontogammarus robustoides*, an alien amphipod species in polish waters. *Journal of Crustacean Biology*, 2005, vol. 25, no. 2, pp. 190–195. <https://doi.org/10.1651/c-2519>
3. Shapovalova I. M., Vologdin M. P. On the quantitative account of the lacustrine lake. *Gidrobiologicheskii zhurnal* [Hydrobiological Journal], 1973, vol. 9, no. 5, pp. 85–90 (in Russian).
4. Vezhnovets V. V., Giginyak Yu. G., Razlutskiy V. I. Monitoring of the animal world of Belarus (basic principles and results. *Monitoring zhitovnogo mira Belarusi (osnovnye printsipy i rezul'taty)* [Monitoring of the animal world of Belarus (basic principles and results)]. Minsk, 2005, pp. 33–57 (in Russian).
5. Kurashov E. A., Barbashova M. A., Barkov D. V., Rusanov A. G., Lavrova M. S. Invasive amphipods as a factor of Ladoga lake ecosystem transformation. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii* [Russian Journal of Biological Invasions], 2012, vol. 5, no. 2, pp. 87–104 (in Russian).
6. Sonina E. E., Filinova E. I. *Dikerogammarus caspius* (Pallas) in the Volgograd Reservoir. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii* [Russian Journal of Biological Invasions], 2011, vol. 4, no. 1, pp. 91–104 (in Russian).
7. Mordukhai-Boltovskii F. M. (ed.). *The determinant of the fauna of the Black and Azov Seas. Vol. 2*. Kiev, Naukova dumka Publ., 1969. 536 p. (in Russian).
8. Konopacka A. Inwazyjne skorupiaki obunogie (Crustacea, Amphipoda) w wodach Polski. *Przegląd Zoologiczny*, 2004, vol. 48, no. 3–4, pp. 141–162.
9. Eggers T. O., Martens F. Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands. A key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany. *Lauterbornia*, 2001, no. 42, pp. 1–68 (in German).
10. Cvetkova N. L. *Coastal gammarids of the northern and far eastern seas of the USSR and adjacent waters: the genera Gammarus, Marinogammarus, Anisogammarus, Mesogammarus, Amphipoda, Gammaridae*. Leningrad, Nauka Leningradskoe otделение Publ., 1975. 258 p. (in Russian).
11. Asochakov A. A. Technique for measuring body length of amphipods. *Gidrobiologicheskii zhurnal* [Hydrobiological Journal], 1993, vol. 29, no. 2, pp. 90–94 (in Russian).
12. Tikhonova E. N. *Variability of local populations of Pallasia cancellus (Pallas, 1772) (Crustacea, Amphipoda) in Lake Baikal and the Angara River*. Abstract Ph. D. Thesis. Novosibirsk, 2012. 20 p. (in Russian).
13. Makarenko A. I., Vezhnovets V. V. Method for determining the length of a curvilinear biological microobject. 2014. Application BY 20140604 (in Russian).
14. Geptner M. V. Biology of reproduction and the life cycle of *Caprella septemtrionalis* Kröyer (Amphipoda, Caprellidae) in the area of the White Sea biological station of Moscow University (Rugozerskaya Bay of the White Sea). *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological Journal], 1963, vol. 42, no. 11, pp. 1619–1630 (in Russian).
15. Kjennerud J. Ecological observations on *Idotea neglecta* G. O. Sars. *Årbok. Naturvitenskapelig rekke*, 1952, no. 7, pp. 1–47.
16. Bacela K., Konopacka A., Grabowski M. Reproductive biology of *Dikerogammarus haemobaphes*: an invasive gammarid (Crustacea: Amphipoda) colonizing running waters in Central Europe. *Biological Invasions*, 2009, vol. 11, no. 9, pp. 2055–2066. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9496-2>
17. Barkov D. V., Kurashov E. A. Features of ecology and biology of the Baikal endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) in Lake Ladoga. Discussion of the results of *G. fasciatus* nutrition. *Litoral'naya zona Ladozhskogo ozera* [The littoral zone of Lake Ladoga]. Saint Petersburg, 2011, pp. 294–350 (in Russian).
18. Zielinski D. Life history of *Gammarus balcanicus* Schaäferna, 1922 from the Bieszczady Mountains (Eastern Carpathians, Poland). *Crustaceana*, 1995, vol. 68, no. 1, pp. 61–72. <https://doi.org/10.1163/156854095x00386>
19. Weygoldt P. Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex* (L.). *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 1958, vol. 77, pp. 51–110 (in German).
20. Skadsheim A. The ecology of intertidal amphipods in the Oslofjord. The life cycles of *Chaetogammarus marinus* and *C. stoerensis*. *Marine Ecology*, 1982, vol. 3, iss. 3, pp. 213–224. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1982.tb00109.x>
21. Lakin G. F. *Biometrics*. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1990. 352 p. (in Russian).
22. Kley A., Maier G. Life history characteristics of the invasive freshwater gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the river Main and the Main-Donau canal. *Archiv für Hydrobiologie*, 2003, vol. 156, no. 4, pp. 457–470. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2003/0156-0457>

23. Khmeleva N. N., Giginyak Yu. G. *Method for determining the number of litters in crustaceans*. Patent USSR, 1981, no. 910140 (in Russian).
24. Ostapenya A. P., Lebedeva L. I., Pavlyutin A. P. Biomass and ways of its expression. *Metody opredeleniya produktivnosti vodnykh zhivotnykh* [Methods for determining the production of aquatic animals]. Minsk, 1968, pp. 20–44 (in Russian).
25. Bortkevich L. V. Ecology and production *Corophium curvispinum* G. O. Sars from the mouths of the rivers of the north-western Black Sea coast. *Gidrobiologicheskii zhurnal* [Hydrobiological Journal], 1987, vol. 23, no. 6, pp. 91–93 (in Russian).
26. Makarenko A. I. Dimensional characteristics of alien and native species of amphipods in Belarus. *Vestsi Natsyyanal'noi akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2015, no. 3, pp. 100–105 (in Russian).
27. Makarenko A. I., Vezhnovets V. V. Abundance and dimensional characteristics of alien species of amphipods of the Dnipro river basin (Belarus) under different methods of collection. *Aktual'nye problemy ekologii i sokhraneniya bioraznoobraziya Rossii i sopredel'nykh stran* [Actual problems of ecology and biodiversity conservation in Russia and neighboring countries.]. Vladikavkaz, 2013, iss. 9, pp. 171–176 (in Russian).
28. Makarenko A. I. Dimensional characteristics of alien amphipod species in Belarus. *Aktual'nye problemy ekologii: materialy X Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, (Grodno, 1–3 oktyabrya 2014 g.). Chast' 2* [Actual problems of ecology: materials of the X International scientific and practical conference (Grodno, October 1–3, 2014). Pt. 2]. Grodno, 2014, pp. 41–43 (in Russian).
29. Kurandina D. P. Some data on the reproduction and fecundity of the Caspian Gammarids in the Kremenchug Reservoir. *Gidrobiologicheskii zhurnal* [Hydrobiological Journal], 1975, vol. 11, no. 5, pp. 35–41 (in Russian).
30. Pöckl M. Strategies of a successful new invader in European fresh waters: fecundity and reproductive potential of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in the Austrian Danube, compared with the indigenous *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. *Freshwater Biology*, 2007, vol. 52, no. 1, pp. 50–63. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01671.x>
31. Kititsyna L. A. Ecological and physiological features of the amphipod *Dikerogammarus haemobaphes* (Eich.) in the region of discharge of heated waters of the Tripolskaya GRES. *Gidrobiologicheskii zhurnal* [Hydrobiological Journal], 1980, vol. 16, no. 4, pp. 77–85 (in Russian).
32. Rewicz T., Grabowski M., MacNeil C., Bacela-Spychalska K. The profile of a “perfect” invader – the case of killer shrimp. *Aquatic Invasions*, 2014, vol. 9, no. 3, pp. 267–288. <https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.3.04>
33. Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda. *Aquatic Invasions*, 2007, vol. 2, no. 1, pp. 25–38. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.1.3>
34. Kurina E. M. Alien species of amphipods (Amphipoda, Gammaridea) in the composition of the bottom communities of Kuibyshev and Saratov reservoirs: features of distribution and life cycle strategies. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii* [Russian Journal of Biological Invasions], 2017, no. 2, pp. 69–80 (in Russian).
35. Grabowski M., Bacela K., Konopacka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits. *Hydrobiologia*, 2007, vol. 590, no. 1, pp. 75–84. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0759-6>

Информация об авторе

Макаренко Андрей Игоревич – магистр биол. наук, мл. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: amakarenko198989@mail.ru

Information about the author

Andrei I. Makaranka – M. S. (Biol.), Junior researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: amakarenko198989@mail.ru

АГЛЯДЫ
REVIEWS

УДК 615.371+616-006+577.113.3
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-374-381>

Поступила в редакцию 29.01.2018
Received 29.01.2018

А. И. Зинченко, А. С. Щеколова, Л. Л. Биричевская

Институт микробиологии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

**К ВОПРОСУ О СОЗДАНИИ УНИВЕРСАЛЬНОЙ ИММУНОТЕРАПЕВТИЧЕСКОЙ
ПРОТИВОРАКОВОЙ ВАКЦИНЫ**

Аннотация. В этом сообщении теоретически обосновывается метод лечения опухолей путем активации *in situ* дендритных клеток с помощью внутриопухолевой инъекции двух молекулярных «сигналов опасности» бактериального происхождения – плазмидной ДНК, содержащей неметилированные CpG-динуклеотиды, и циклического дигуанозинмонофосфата (цикло-диГМФ). Приведенные в литературе сведения дают основания предположить, что эта процедура способна высвободить из погибающих раковых клеток большое число опухоль-ассоциированных мутантных белков, рекрутировать в ложе опухоли эффекторные иммунциты, активировать дендритные клетки и в результате – индуцировать мощный системный антираковый Т-клеточный иммунный ответ, способный ликвидировать как первичные солидные опухоли, так и возможные метастазы.

Ключевые слова: иммунотерапия рака, терапевтическая вакцина, циклический дигуанозинмонофосфат, плазмидная ДНК, неметилированные CpG-динуклеотиды, дендритные клетки

Для цитирования: Зинченко, А. И. К вопросу о создании универсальной иммунотерапевтической противораковой вакцины // А. И. Зинченко, А. С. Щеколова, Л. Л. Биричевская // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 374–381. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-374-381>

A. I. Zinchenko, A. S. Shchokolova, L. L. Birichevskaya

Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

**ON THE PROBLEM OF DEVELOPMENT OF THE UNIVERSAL
IMMUNOTHERAPEUTIC ANTICANCER VACCINE**

Abstract. The authors of this paper theoretically substantiated the cancer treatment method, using *in situ* activation of dendritic cells with intratumoral injection of two molecular “danger signals” of bacterial origin – plasmid DNA containing unmethylated CpG-dinucleotides and cyclic diguanosine monophosphate (cyclo-diGMP). Based on literature data it might be presumed that this procedure is capable to release from the dying cancer cells a large number of tumor-associated mutant proteins, to recruit effector immune cells into the tumor bed, to activate dendritic cells and as a result to induce a potent anti-cancer T-cellular immune response leading to elimination of both primary solid tumors and possible metastases.

Keywords: cancer immunotherapy, therapeutic vaccine, cyclic diguanosine monophosphate, plasmid DNA, unmethylated CpG-dinucleotides, dendritic cells

For citation: Zinchenko A. I., Shchokolova A. S., Birichevskaya L. L. On the problem of development of the universal immunotherapeutic anticancer vaccine. *Vesti Natsyyanal'noi akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 374–381 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-374-381>

«Что было, то и будет;
и что делалось, то и будет делаться,
и нет ничего нового под солнцем» (Еккл. 1:9)

Согласно статистике, каждый второй человек в течение жизни сталкивается с тем или иным онкологическим заболеванием [1]. Специалисты утверждают, что этому способствуют старение населения и ухудшение экологической обстановки.

По свидетельству патологоанатомов, у большинства людей старше 40 лет, умерших от других (кроме рака) заболеваний, при вскрытии обнаруживаются многочисленные «молчащие» опухоли на различных стадиях своего развития [2]. Отсюда следует, что каждый человек, даже считающий себя здоровым, рано или поздно (если, конечно, не уйдет из жизни по какой-либо иной причине) вынужден будет встретиться с онкологом, поскольку, к сожалению, медицина пока бессильна перед большинством онкологических заболеваний, особенно на поздних стадиях их развития.

В настоящее время для лечения рака применяются, главным образом, хирургия, лучевая терапия и химиотерапия – раздельно или в комбинациях. Радиационное воздействие и хирургическое вмешательство не могут излечивать метастазы, которые возникают иногда уже на ранних стадиях заболевания и считаются главными виновниками гибели пациентов [3]. Немногие осознают, что хирургическое удаление опухоли или процедура биопсии иногда стимулируют метастазирование [4].

К химиопрепаратам быстро вырабатывается резистентность [5]. Кроме того, большинство из них воздействуют не только на больные клетки, но и на здоровые. В результате пациенты, принимающие такие препараты, страдают от разнообразных побочных эффектов, зачастую непереносимых.

К недостаткам стандартной химио- и радиотерапии следует отнести также то, что они не затрагивают практически бессмертные раковые стволовые клетки [6]. Наконец, существует проблема развития новой злокачественной опухоли или лейкоза (спустя 5–10 лет) после проведения лучевой и химиотерапии первичной опухоли [7].

Все приведенные выше обстоятельства ставят под сомнение принципиальную возможность победить рак, используя конвенциональные терапевтические приемы [8].

Нам представляется, что победить рак можно, если призвать на помощь защитные силы собственного организма, как советовал более двух тысяч лет назад греческий врач Гиппократ, который утверждал, что «человек носит врача в себе, надо только уметь помочь ему в его работе». В пользу такого предположения говорят многочисленные факты из истории борьбы человека с раком.

1. Известно, что ежедневно в организме человека возникает угроза развития 5–7 видов опухолевых заболеваний [9], однако иммунная система какое-то время защищает людей от появления рака.

2. При искусственном подавлении иммунитета (при трансплантации органов, например) частота возникновения онкологических заболеваний заметно повышается [10].

3. Иммунные Т-клетки, часто накапливающиеся в опухолевой массе, не реагируют на раковые клетки, однако вне опухоли (*in vitro*) они могут специфически лизировать такие клетки [11]. Эти факты указывают на то, что опухоли устанавливают неподходящую окружающую среду для антиопухолевых иммунных клеток, которые могут быть активными эффекторными клетками в других условиях [12].

4. Известны хотя и немногочисленные, но, тем не менее, бесспорные случаи самоизлечения от рака [13], т. е. случаи ремиссии злокачественного новообразования при отсутствии медицинского лечения или после проведения лечения, которое считается неадекватным. Первый такой случай зафиксирован документально еще в XIII в. со Святым Перегрином (Peregrine Laziosi, 1265–1345), который считается покровителем онкологических больных [14]. Характерно, что все сообщения о спонтанной регрессии опухолей указывали на то, что этот феномен всегда наблюдался одновременно с каким-либо острым инфекционным заболеванием – дифтерией, гонореей, гепатитом, малярией, туберкулезом и др. [15]. Давно замечено, что рак никогда не встречается у пациентов, страдающих сифилисом или лепрой. Считается, что иммунная система таких больных особым образом активирована и не допускает образования и развития никаких видов рака.

5. Уже много лет вакцина БЦЖ (аттенуированная бактерия *Mycobacterium bovis*) используется в качестве иммунотерапевтического средства для лечения поверхностного рака мочевого пузыря [16], а финскими учеными установлено, что обычная вакцинация БЦЖ против туберкулеза приводит к снижению риску заболеть всеми видами лейкемии в последующий 30-летний период [17].

6. В начале XX в. американский врач Вильям Коули, вводя онкологическим больным смесь убитых бактерий *Serratia marcescens* и *Streptococcus pyogenes*, добивался такого высокого показателя пожизненного излечения от неоперабельных (!) сарком и лимфом, который не превзойден до сих пор [18]. Несмотря на сопротивление официальной медицины, препарат Коули (Coley's Toxin) до середины прошлого века успешно использовался некоторыми врачами-энтузиастами, но, к сожалению, после появления лучевой, а затем химиотерапии от препарата Коули отказались, так как ученым на тот момент не удавалось объяснить механизм его действия.

В настоящее время благодаря развитию онкоиммунологии [19] стало понятно, что препарат Coley's Toxin не содержал цитотоксинов, а превращал опухоль в своеобразную вакцину (а именно в «вакцину *in situ*», если использовать современную иммунологическую терминологию). Несколько упрощенно механизм действия этой вакцины можно представить в виде цепи физиолого-биохимических событий, которые иллюстрирует рис. 1.

Событие 1. Вводимые Вильямом Коули в опухоль убитые бактерии вызывали неинфекционное воспаление, сопровождавшееся лихорадкой и подъемом температуры тела, что приводило к гипертермической гибели некоторой части опухолевых клеток.

Событие 2. При разрушении раковых клеток из них высвобождались опухоль-ассоциированные антигены, а также тысячи мутантных белков-антигенов (нео-антигенов), которые образуются в процессе развития опухолевого процесса [20].

Событие 3. Весь спектр опухолевых антигенов поглощался дендритными клетками, которые необходимы для запуска эффективного адаптивного иммунного ответа [21]. Функция дендритных клеток заключается в обработке информации о раковых белках-антигенах и презентации, т. е. в передаче информации о том, как распознать раковую опухоль (своеобразные биологические «отпечатки пальцев») наивным Т-клеткам.

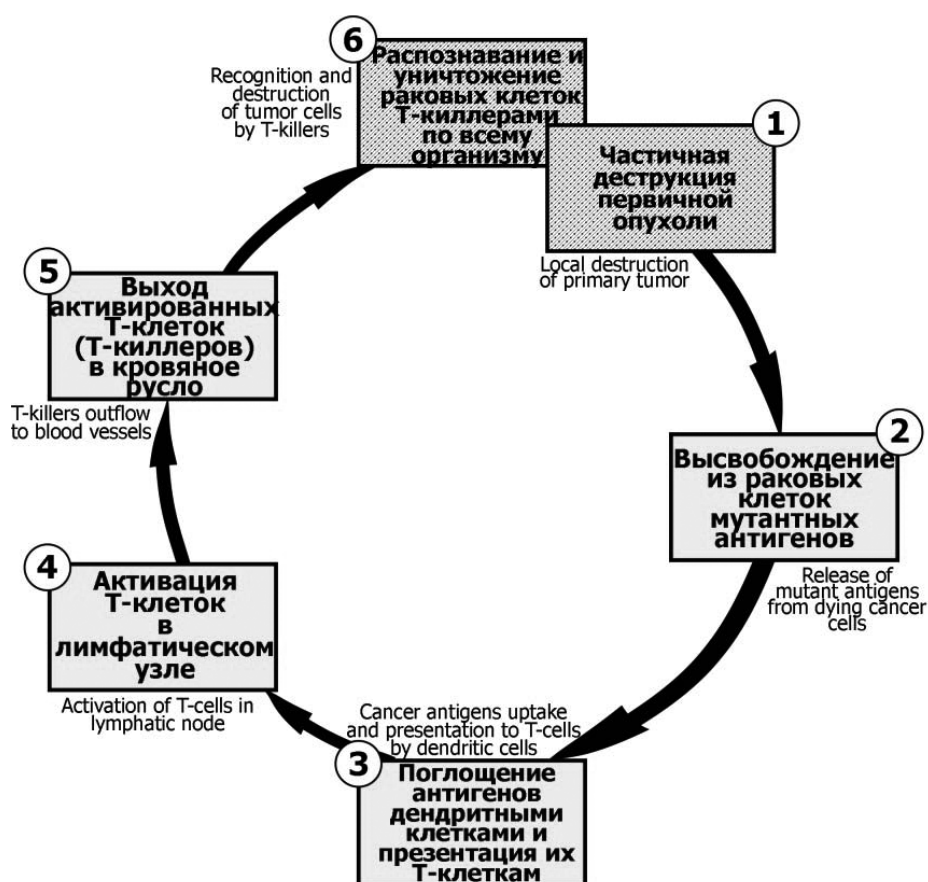


Рис. 1. Механизм действия антираковой «вакцины *in situ*»

Fig. 1. Mechanism of action of anti-cancer "vaccine *in situ*"

Событие 4. Т-клетки мигрировали в региональный лимфатический узел, где активировались и превращались в цитотоксические Т-лимфоциты (ЦТЛ), которые, как известно, играют ключевую роль в борьбе организма с внутриклеточными инфекциями и раком.

Событие 5. Активированные ЦТЛ (иногда эти клетки обозначают как «Т-киллеры») выходили из лимфатического узла в кровяное русло и разносились кровью по всему организму.

Событие 6. Наконец, ЦТЛ распознавали и уничтожали раковые клетки как в составе первичной опухоли, так и формирующие метастазы.

Спустя 100 лет после пионерских исследований В. Коули, уже на новом этапе развития медицинской науки и практики, ученые наиболее развитых стран возвращаются к идее Гиппократата активировать защитные силы собственного организма человека с целью исцеления его от имеющихся опухолей. Речь идет о создании и использовании индивидуализированных противораковых терапевтических вакцин.

Самыми эффективными из таких вакцин в настоящее время являются CAR-T-вакцины [22], представляющие собой Т-клетки с *химерными антигенными рецепторами*. Получение такой вакцины предусматривает выделение из опухоли пациента Т-клеток, генетическую модификацию их с помощью техники рекомбинантной ДНК, размножение *in vitro* и инъекцию этих генно-модифицированных Т-клеток обратно пациенту.

Более простым решением, на наш взгляд, может явиться вакцинация *in situ* [23], когда в качестве вакцины используется сама опухоль.

Для этого мы предлагаем кардинально усовершенствовать вакцину Коули, заменив препарат из двух убитых бактерий на разрабатываемый нами препарат «Караул», в состав которого входят:

- 1) бактериальная плаزمид, содержащая неметилованные CpG-динуклеотиды;
- 2) бактериальный циклический дигуанозинмонофосфат (цикло-диГМФ) (рис. 2).

Эти природные молекулы-алармины (от англ. *alarm* – опасность, тревога) встречаются только в составе бактерий и выполняют роль молекулярных «сигналов опасности» в случае попадания в организм человека и животных патогенных вирусов и бактерий.

Есть все основания полагать, что вещества-алармины в составе вакцины «Караул», взаимодействуя, соответственно, с рецепторами TLR9 [24, 25] и STING [26–29], будут имитировать вторжение в опухоль пациента бактериальных патогенов и мобилизовать ресурсы врожденного и адаптивного иммунитета на уничтожение такой якобы «инфицированной» опухоли [30–33].

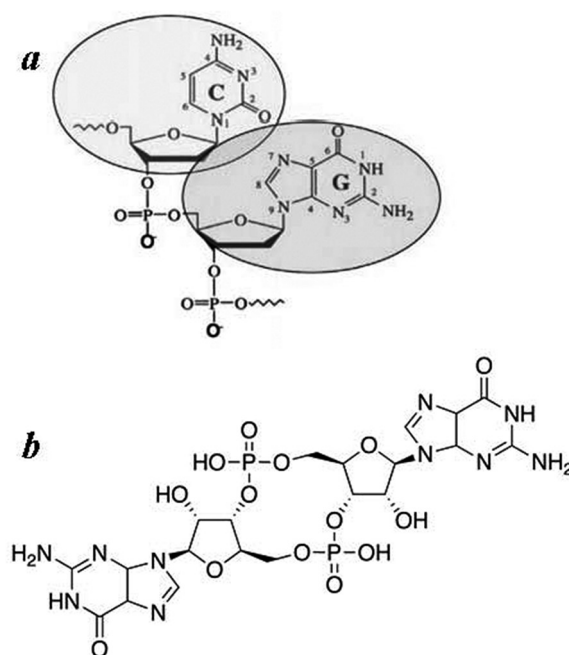


Рис. 2. Структурные формулы CpG-динуклеотида (а) и цикло-диГМФ (b)
 Fig. 2. Structural formulas of CpG-dinucleotide (a) and cyclo-diGMP (b)

Таким образом, вместо трудно стандартизируемого лизата двух патогенных бактерий в опухоль будут вводиться высокоочищенные вещества: плазмидная ДНК, изолированная из специально сконструированного нами непатогенного штамма кишечной палочки [34], и природный циклический динуклеотид, синтезируемый с помощью фермента, выделяемого из созданного нами рекомбинантного штамма-производителя [35].

Имеющиеся в литературе данные позволяют предположить, что преимущества вакцины «Караул» перед противоопухолевыми вакцинами-аналогами [36] будут заключаться в следующем:

- 1) универсальность (отпадает необходимость определять опухоль-специфические антигены для каждого пациента);
- 2) быстрое действие (антиопухолевые ответы врожденного иммунитета запускаются спустя минуты после введения препарата в организм);
- 3) персонализация (адаптивный иммунитет будет формироваться автоматически против каждой конкретной вакцинированной опухоли);
- 4) безопасность (препарат состоит из соединений, не содержащих каких-либо неприродных модификаций, обуславливающих побочные эффекты);
- 5) простота изготовления вакцины позволит снизить стоимость лечения и сделать его доступным.

Заключение. Проведение в последние годы полногеномных секвенсов опухолевых клеток [37] показало, что опухоль каждого пациента уникальна по антигенному составу и поэтому для ее лечения требуется индивидуальное лекарство или индивидуальная вакцина. По нашему мнению, вводимые непосредственно в опухоль два мощных адъюванта и высвобождающиеся из погибающих под действием вакцины «Караул» раковых клеток тысячи мутантных белков-антигенов будут активировать дендритные клетки, рекрутировать в ложе опухоли эффекторные иммунные клетки и превратят опухоль в индивидуализированную вакцину не только в отношении конкретного пациента, но даже в отношении конкретной опухоли! Образующиеся при этом антиопухолевые Т-лейкоциты-киллеры должны обеспечить ликвидацию во всем организме пациента как солидных опухолей (даже на 3-й и 4-й стадиях развития), так и метастазов.

Список использованных источников

1. Akhmetzhanov, A. R. Dynamics of preventive vs post-diagnostic cancer control using low-impact measures / A. R. Akhmetzhanov, M. E. Hochberg // *eLife*. – 2015. – Vol. 4. – Art. e06266. <https://doi.org/10.7554/eLife.06266>
2. Welch, H. G. Overdiagnosis in cancer / H. G. Welch, W. C. Black // *J. of the Nat. Cancer Inst.* – 2010. – Vol. 102, N 9. – P. 605–613. <https://doi.org/10.1093/jnci/djq099>
3. Combining radiotherapy with immunotherapy: the past, the present and the future / E. J. van Limbergen [et al.] // *Brit. J. of Radiology*. – 2017. – Vol. 90, N 1076. – Art. 20170157. <https://doi.org/10.1259/bjr>
4. Core needle biopsy of breast cancer tumors increases distant metastases in a mouse model / E. G. Mathenge [et al.] // *Neoplasia*. – 2014. – Vol. 16, N 11. – P. 950–960. <https://doi.org/10.1016/j.neo.2014.09.004>
5. Therapy's shadow: a short history of the study of resistance to cancer chemotherapy / P. Keating [et al.] // *Frontiers in Pharmacology*. – 2013. – Vol. 4. – Art. 58. <https://doi.org/10.3389/fphar.2013.00058>
6. Cancer stem cell plasticity drives therapeutic resistance / M. R. Doherty [et al.] // *Cancers*. – 2016. – Vol. 8. – Art. 8. <https://doi.org/10.3390/cancers8010008>
7. Second cancer after radiotherapy, 1981–2007 / D. Bartkowiak [et al.] // *Radiotherapy and Oncology*. – 2012. – Vol. 105, N 1. – P. 122–126. <https://doi.org/10.1016/j.radonc.2011.09.013>
8. Sverdlov, E. D. Multidimensional complexity of cancer. Simple solutions are needed / E. D. Sverdlov // *Biochemistry*. – 2016. – Vol. 81, N 7. – P. 731–738. <https://doi.org/10.1134/S0006297916070099>
9. Folkman, J. Cancer without disease / J. Folkman, R. Kalluri // *Nature*. – 2004. – Vol. 427, N 6977. – P. 787. <https://doi.org/10.1038/427787a>
10. Cancer mortality among recipients of solid-organ transplantation in Ontario, Canada / S. A. Acuna [et al.] // *JAMA Oncology*. – 2016. – Vol. 2, N 4. – P. 463–469. <https://doi.org/10.1001/jamaoncol.2015.5137>
11. Itoh, K. Interleukin 2 activation of cytotoxic T-lymphocytes infiltrating into human metastatic melanomas / K. Itoh, A. B. Tilden, C. M. Balch // *Cancer Res*. – 1986. – Vol. 46, N 6. – P. 3011–3017.
12. Ohta, A. A metabolic immune checkpoint: adenosine in tumor microenvironment / A. Ohta // *Frontiers in Immunology*. – 2016. – Vol. 7. – Art. 109. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2016.00109>
13. Kumar, T. Spontaneous regression of thoracic malignancies / T. Kumar, N. Patel, A. Talwar // *Respiratory Medicine*. – 2010. – Vol. 104, N 10. – P. 1543–1550. <https://doi.org/10.1016/j.rmed.2010.04.026>

14. Jackson, R. Saint Peregrine, O. S. M. – the patron saint of cancer patients / R. Jackson // *Canad. Med. Assoc. J.* – 1974. – Vol. 111, N 8. – P. 824–827.
15. Kienle, G. S. Fever in cancer treatment: Coley's therapy and epidemiologic observations / G. S. Kienle // *Global Advances in Health and Medicine.* – 2012. – Vol. 1, N 1. – P. 92–100. <https://doi.org/10.7453/gahmj.2012.1.1.016>
16. Krone, B. The biography of the immune system and the control of cancer: from St Peregrine to contemporary vaccination strategies / B. Krone, K. F. Kolmel, J. M. Grange // *BMC Cancer.* – 2014. – Vol. 14, N 1. – Art. 595. <https://doi.org/10.1186/1471-2407-14-595>
17. Haro, A. S. The effect of BCG-vaccination and tuberculosis on the risk of leukaemia / A. S. Haro // *Developments in Biological Standardization.* – 1986. – Vol. 58, pt. A. – P. 433–439.
18. Tsung, K. Lessons from Coley's toxin / K. Tsung, J. A. Norton // *Surgical Oncology.* – 2006. – Vol. 15, N 1. – P. 25–28. <https://doi.org/10.1016/j.suronc.2006.05.002>
19. Garg, A. D. Cell death and immunity in cancer: From danger signals to mimicry of pathogen defense responses / A. D. Garg, P. Agostinis // *Immunological Rev.* – 2017. – Vol. 280, N 1. – P. 126–148. <https://doi.org/10.1111/imr.12574>
20. Trial watch: immunogenic cell death induction by anticancer chemotherapeutics / A. Garg [et al.] // *Oncoimmunology.* – 2017. – Vol. 6, N 12. – Art. e1386829. <https://doi.org/10.1080/2162402X.2017.1386829>
21. Exploiting the immunogenic potential of cancer cells for improved dendritic cell vaccines / L. Vandenberk [et al.] // *Frontiers in Immunology.* – 2016. – Vol. 6. – Art. 663. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2015.00663>
22. Posey, A. D. Cancer killers / A. D. Posey, C. H. June, B. L. Levine // *Scientific Amer.* – 2017. – Vol. 316, N 3. – P. 38–43. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0317-38>
23. Hammerich, L. *In situ* vaccination: cancer immunotherapy both personalized and off-the-shelf / L. Hammerich, A. Binder, J. D. Brody // *Molecular Oncology.* – 2015. – Vol. 9, N 10. – P. 1966–1981. <https://doi.org/10.1016/j.molonc.2015.10.016>
24. Targeting malignant B cells as antigen-presenting cells: TLR-9 agonist induces systemic regression of lymphoma / N. Klein-González [et al.] // *Expert Rev. Vaccines.* – 2011. – Vol. 10, N 3. – P. 295–298. <https://doi.org/10.1586/erv.11.6>
25. Therapeutic injection of a C-type CpG ODN induced an antitumor immune response in C57/BL6 mice of orthotopically transplanted hepatocellular carcinoma / H. Jia [et al.] // *Oncology Res.* – 2016. – Vol. 23, N 6. – P. 321–326. <https://doi.org/10.3727/096504016X14570992647041>
26. STING is a direct innate immune sensor of cyclic di-GMP / D. L. Burdette [et al.] // *Nature.* – 2011. – Vol. 478, N 7370. – P. 515–518. <https://doi.org/10.1038/nature10429>
27. STING ligand c-di-GMP improves cancer vaccination against metastatic breast cancer / D. Chandra [et al.] // *Cancer Immunology Res.* – 2014. – Vol. 2, N 9. – P. 901–910. <https://doi.org/10.1158/2326-6066.CIR-13-0123>
28. Direct activation of STING in the tumor microenvironment leads to potent and systemic tumor regression and immunity / L. Corrales [et al.] // *Cell Reports.* – 2015. – Vol. 11, N 7. – P. 1018–1030. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2015.04.031>
29. Rivera Vargas, T. Rationale for stimulator of interferon genes-targeted cancer immunotherapy / T. Rivera Vargas, I. Benoit-Lizon, L. Apetoh // *European J. of Cancer.* – 2017. – Vol. 75. – P. 86–97. <https://doi.org/10.1016/j.ejca.2016.12.028>
30. Carpentier, A. F. CpG-oligonucleotides for cancer immunotherapy: review of the literature and potential applications in malignant glioma / A. F. Carpentier, G. Auf, J. Y. Delattre // *Frontiers in Bioscience.* – 2003. – Vol. 8, N 5. – P. 115–127. <https://doi.org/10.2741/934>
31. *In situ* vaccination with a TLR9 agonist induces systemic lymphoma regression: a phase I/II study / J. D. Brody [et al.] // *J. of Clinical Oncology.* – 2010. – Vol. 28, N 28. – P. 4324–4332. <https://doi.org/10.1200/JCO.2010.28.9793>
32. Simultaneous delivery of doxorubicin and immunostimulatory CpG motif to tumors using a plasmid DNA/doxorubicin complex in mice / Y. Mizuno [et al.] // *J. of Controlled Release.* – 2010. – Vol. 141, N 2. – P. 252–259. <https://doi.org/10.1016/j.jconrel.2009.09.014>
33. Promising targets for cancer immunotherapy: TLRs, RLRs, and STING-mediated innate immune pathways / K. Li [et al.] // *Intern. J. of Molecular Sciences.* – 2017. – Vol. 18, N 2. – Art. 404. <https://doi.org/10.3390/ijms18020404>
34. Zinchenko, A. I. Construction of plasmid enriched with immunostimulatory CpG motifs / A. I. Zinchenko, S. V. Kvach, A. S. Shchokolova // *Eastern European Scientific J.* – 2014. – N 3. – P. 10–13. <https://doi.org/10.12851/EESJ201406C01ART02>
35. Enzymatic synthesis of c-di-GMP using inclusion bodies of *Thermotoga maritima* full-length diguanylatecyclase / A. S. Korovashkina [et al.] // *J. Biotechnol.* – 2012. – Vol. 164, N 2. – P. 276–280. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2012.12.006>
36. McNeel, D. G. Therapeutic cancer vaccines: how much closer are we? / D. G. McNeel // *BioDrugs.* – 2017. – Vol. 32, N 1. – P. 1–7. <https://doi.org/10.1007/s40259-017-0257-y>
37. Cancer immunogenomics: computational neoantigen identification and vaccine design / J. Hundal [et al.] // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.* – 2017. – Vol. 81. – P. 105–111. <https://doi.org/10.1101/sqb.2016.81.030726>

References

1. Akhmetzhanov A. R., Hochberg M. E. Dynamics of preventive vs post-diagnostic cancer control using low-impact measures. *eLife*, 2015, vol. 4, art. e06266. <https://doi.org/10.7554/eLife.06266>
2. Welch H. G., Black W. C. Overdiagnosis in cancer. *Journal of National Cancer Institute*, 2010, vol. 102, no. 9, pp. 605–613. <https://doi.org/10.1093/jnci/djq099>
3. Van Limbergen E. J., de Ruyscher D. K., Olivo Pimentel V., Marcus D., Berbee M., Hoeben A., Rekers N., Theys J., Yaromina A., Dubois L. J., Lambin Ph. Combining radiotherapy with immunotherapy: the past, the present and the future. *British Journal of Radiology*, 2017, vol. 90, no. 1076, art. 20170157. <https://doi.org/10.1259/bjr>
4. Mathenge E. G., Dean C. A., Clements D., Vaghar-Kashani A., Photopoulos S., Coyle K. M., Giacomantonio M., Malueth B., Nunokawa A., Jordan J., Lewis J. D., Gujar S. A., Marcato P., Lee P. W. K., Giacomantonio C. A. Core needle

biopsy of breast cancer tumors increases distant metastases in a mouse model. *Neoplasia*, 2014, vol. 16, no. 11, pp. 950–960. <https://doi.org/10.1016/j.neo.2014.09.004>

5. Keating P., Cambrosio A., Nelson N. C., Mogoutov A., Cointet J. P. Therapy's shadow: a short history of the study of resistance to cancer chemotherapy. *Frontiers in Pharmacology*, 2013, vol. 4, art. 58. <https://doi.org/10.3389/fphar.2013.00058>

6. Doherty M. R., Smigiel J. M., Junk D. J., Jackson M. W. Cancer stem cell plasticity drives therapeutic resistance. *Cancers*, 2016, art. 8. <https://doi.org/10.3390/cancers8010008>

7. Bartkowiak D., Humble N., Suhr P., Hagg J., Mair K., Polivka B., Schneider U., Bottke D., Wiegel T. Second cancer after radiotherapy, 1981–2007. *Radiotherapy and Oncology*, 2012, vol. 105, no. 1, pp. 122–126. <https://doi.org/10.1016/j.radonc.2011.09.013>

8. Sverdlov E. D. Multidimensional complexity of cancer. Simple solutions are needed. *Biochemistry*, 2016, vol. 81, no. 7, pp. 731–738. <https://doi.org/10.1134/S0006297916070099>

9. Folkman J., Kalluri R. Cancer without disease. *Nature*, 2004, vol. 427, no. 6977, pp. 787. <https://doi.org/10.1038/427787a>

10. Acuna S. A., Fernande K. A., Daly C., Hicks L. K., Sutradhar R., Kim S. J., Baxter N. N. Cancer mortality among recipients of solid-organ transplantation in Ontario, Canada. *JAMA Oncology*, 2016, vol. 2, no. 4, pp. 463–469. <https://doi.org/10.1001/jamaoncol.2015.5137>

11. Itoh K., Tilden A. B., Balch C. M. Interleukin 2 activation of cytotoxic T-lymphocytes infiltrating into human metastatic melanomas. *Cancer Research*, 1986, vol. 46, no. 6, pp. 3011–3017.

12. Ohta A. A metabolic immune checkpoint: adenosine in tumor microenvironment. *Frontiers in Immunology*, 2016, vol. 7, art. 109. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2016.00109>

13. Kumar T., Patel N., Talwar A. Spontaneous regression of thoracic malignancies. *Respiratory Medicine*, 2010, vol. 104, no. 10, pp. 1543–1550. <https://doi.org/10.1016/j.rmed.2010.04.026>

14. Jackson R. Saint Peregrine, O.S.M. – the patron saint of cancer patients. *Canadian Medical Association Journal*, 1974, vol. 111, no. 8, pp. 824–827.

15. Kienle G. S. Fever in cancer treatment: Coley's therapy and epidemiologic observations. *Global Advances in Health and Medicine*, 2012, vol. 1, no. 1, pp. 92–100. <https://doi.org/10.7453/gahmj.2012.1.1.016>

16. Krone B., Kolmel K. F., Grange J. M. The biography of the immune system and the control of cancer: from St Peregrine to contemporary vaccination strategies. *BMC Cancer*, 2014, vol. 14, no. 1, art. 595. <https://doi.org/10.1186/1471-2407-14-595>

17. Haro A. S. The effect of BCG-vaccination and tuberculosis on the risk of leukaemia. *Developments in Biological Standardization*, 1986, vol. 58, pt. A, pp. 433–449.

18. Tsung K., Norton J. A. Lessons from Coley's toxin. *Surgical Oncology*, 2006, vol. 15, no. 1, pp. 25–28. <https://doi.org/10.1016/j.suronc.2006.05.002>

19. Garg A. D., Agostinis P. Cell death and immunity in cancer: From danger signals to mimicry of pathogen defense responses. *Immunological Reviews*, 2017, vol. 280, no. 1, pp. 126–148. <https://doi.org/10.1111/imr.12574>

20. Garg A. D., More S., Rufo N., Mece O., Sassano M. L., Agostinis P., Zitvogel L., Kroemer G., Galluzzi L. Trial watch: immunogenic cell death induction by anticancer chemotherapeutics. *Oncoimmunology*, 2017, vol. 6, no. 12, art. e1386829. <https://doi.org/10.1080/2162402X.2017.1386829>

21. Vandenberg L., Belmans J., van Woensel M., Riva M., van Gool S. W. Exploiting the immunogenic potential of cancer cells for improved dendritic cell vaccines. *Frontiers in Immunology*, 2016, vol. 6, art. 663. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2015.00663>

22. Posey A. D., June C. H., Levine B. L. Cancer killers. *Scientific American*, 2017, vol. 316, no. 3, pp. 38–43. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0317-38>

23. Hammerich L., Binder A., Brody J. D. *In situ* vaccination: cancer immunotherapy both personalized and off-the-shelf. *Molecular Oncology*, 2015, vol. 9, no. 10, pp. 1966–1981. <https://doi.org/10.1016/j.molonc.2015.10.016>

24. Klein-González N., Holtick U., Fairfax K., Weihrauch M. R., von Bergwelt-Baildon M. S. Targeting malignant B cells as antigen-presenting cells: TLR-9 agonist induces systemic regression of lymphoma. *Expert Review of Vaccines*, 2011, vol. 10, no. 3, pp. 295–298. <https://doi.org/10.1586/erv.11.6>

25. Jia H., Zhao T., Zou D., Jia X., Gao J., Song X. Therapeutic injection of a C-type CpG ODN induced an antitumor immune response in C57/BL6 mice of orthotopically transplanted hepatocellular carcinoma. *Oncology Research*, 2016, vol. 23, no. 6, pp. 321–326. <https://doi.org/10.3727/096504016X14570992647041>

26. Burdette D. L., Monroe K. M., Sotelo-Troha K., Iwig J. S., Eckert B., Hyodo M., et al. STING is a direct innate immune sensor of cyclic di-GMP. *Nature*, 2011, vol. 478, no. 7370, pp. 515–518. <https://doi.org/10.1038/nature10429>

27. Chandra D., Quispe-Tintaya W., Jahangir A., Asafu-Adjei D., Ramos I., Sintim H. O., Zhou J., Hayakawa Y., Karaolis D. K., Gravekamp C. STING ligand c-di-GMP improves cancer vaccination against metastatic breast cancer. *Cancer Immunology Research*, 2014, vol. 2, no. 9, pp. 901–910. <https://doi.org/10.1158/2326-6066.CIR-13-0123>

28. Corrales L., Glickman L. H., McWhirter S. M., Kanne D. B., Sivick K. E., Katibah G. E., Woo S. R., Lemmens E., Banda T., Leong J. J., Metchette K., Dubensky T. W., Gajewski T. F. Direct activation of STING in the tumor microenvironment leads to potent and systemic tumor regression and immunity. *Cell Reports*, 2015, vol. 11, no. 7, pp. 1018–1030. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2015.04.031>

29. Rivera Vargas T., Benoit-Lizon I., Apetoh L. Rationale for stimulator of interferon genes-targeted cancer immunotherapy. *European Journal of Cancer*, 2017, vol. 75, pp. 86–97. <https://doi.org/10.1016/j.ejca.2016.12.028>

30. Carpentier A. F., Auf G., Delattre J. Y. CpG-oligonucleotides for cancer immunotherapy: review of the literature and potential applications in malignant glioma. *Frontiers in Bioscience*, 2003, vol. 8, no. 5, pp. 115–127. <https://doi.org/10.2741/934>

31. Brody J. D., Ai W. Z., Czerwinski D. K., Torchia J. A., Levy M., Advani R. H., Kim Y. H., Hoppe R. T., Knox S. J., Shin L. K., Wapnir I., Tibshirani R. J., Levy R. *In situ* vaccination with a TLR9 agonist induces systemic lymphoma

regression: a phase I/II study. *Journal of Clinical Oncology*, 2010, vol. 28, no. 28, pp. 4324–4332. <https://doi.org/10.1200/JCO.2010.28.9793>

32. Mizuno Y., Naoi T., Nishikawa M., Rattanakit S., Hamaguchi N., Hashida M., Takakura Y. Simultaneous delivery of doxorubicin and immunostimulatory CpG motif to tumors using a plasmid DNA/doxorubicin complex in mice. *Journal of Controlled Release*, 2010, vol. 141, no. 2, pp. 252–259. <https://doi.org/10.1016/j.jconrel.2009.09.014>

33. Li K., Qu S., Chen X., Wu Q., Shi M. Promising targets for cancer immunotherapy: TLRs, RLRs, and STING-mediated innate immune pathways. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, vol. 18, no. 2, art. 404. <https://doi.org/10.3390/ijms18020404>

34. Zinchenko A. I., Kvach S. V., Shchokolova A. S. Construction of plasmid enriched with immunostimulatory CpG motifs. *Eastern European Scientific Journal*, 2014, no. 3, pp. 10–13. <https://doi.org/10.12851/EESJ201406C01ART02>

35. Korovashkina A. S., Rymko A. N., Kvach S. V., Zinchenko A. I. Enzymatic synthesis of c-di-GMP using inclusion bodies of *Thermotoga maritima* full-length diguanylatecyclase. *Journal of Biotechnology*, 2012, vol. 164, no. 2, pp. 276–280. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2012.12.006>

36. McNeel D. G. Therapeutic cancer vaccines: how much closer are we? *BioDrugs*, 2017, vol. 32, no. 1, pp. 1–7. <https://doi.org/10.1007/s40259-017-0257-y>

37. Hundal J., Miller C. A., Griffith M., Griffith O. L., Walker J., Kiwala S., Graubert A., McMichael J., Coffman A., Mardis E. R. Cancer immunogenomics: computational neoantigen identification and vaccine design. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 2017, vol. 81, pp. 105–111. <https://doi.org/10.1101/sqb.2016.81.030726>

Информация об авторах

Зинченко Анатолий Иванович – член-корреспондент, д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Институт микробиологии НАН Беларуси (ул. Купревича, 2, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: zinch@mbio.bas-net.by

Щеколова Анастасия Сергеевна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт микробиологии НАН Беларуси (ул. Купревича, 2, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: nastindeathnote@gmail.com

Биричевская Лариса Леонидовна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт микробиологии НАН Беларуси (ул. Купревича, 2, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: l.birichevskaya@mbio.bas-net.by

Information about the authors

Anatoliy I. Zinchenko – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Laboratory. Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus (2, Kuprevich Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: zinch@mbio.bas-net.by

Anastasiya S. Schokolova – Ph. D. (Biol.), Senior researcher. Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus (2, Kuprevich Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nastindeathnote@gmail.com

Larisa L. Birichevskaya – Ph. D. (Biol.), Senior researcher. Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus (2, Kuprevich Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: l.birichevskaya@mbio.bas-net.by

ВУЧОНЫЯ БЕЛАРУСІ
SCIENTISTS OF BELARUS

АНАТОЛИЙ ГЕОРГИЕВИЧ ЛОБАНОК

(К 80-летию со дня рождения)



Исполнилось 80 лет известному ученому в области микробиологии и микробных технологий, доктору биологических наук, профессору, академику НАН Беларуси, заслуженному деятелю науки Республики Беларусь Анатолию Георгиевичу Лобанку.

Анатолий Георгиевич родился 18 июня 1938 г. в г. Минске в семье служащих. После окончания средней школы в 1957 г. он поступает в один из престижнейших вузов страны – Минский медицинский институт. По распределению работает главным врачом Деревнянской сельской участковой больницы (1961–1963), отдавая все свободное время изучению английского языка и чтению книг. Именно под влиянием литературы, посвященной миру микробов, молодой врач окончательно решает посвятить себя микробиологии и становится аспирантом Института биологии АН БССР. Результаты его первых научных исследований, выполненных под руководством члена-корреспондента АН Казахской ССР, профессора П. А. Буланова, составляют основу кандидатской диссертации «Характеристика биологически активного по-

лисахаридного комплекса из *Pullularia prototropha* и его действие на радиорезистентность мышечной и клеток опухоли Эрлиха» (1967). С этого времени научная, трудовая и творческая биография Анатолия Георгиевича неразрывно связана с НАН Беларуси. Талантливый и амбициозный молодой кандидат наук работает ученым секретарем (1966–1967), младшим (1967–1968), старшим научным сотрудником (1968–1972) Отдела микробиологии АН БССР, созданного на базе лаборатории микробиологии Института экспериментальной ботаники и микробиологии.

После стажировки в Имперском колледже Лондонского университета (1971–1972) Анатолий Георгиевич заведует лабораторией биосинтеза ферментов (1972–1973), а затем, приняв предложение Президента Академии наук БССР академика АН БССР Н. А. Борисевича, возглавляет Отдел микробиологии АН БССР (1973–1975).

Защита в Институте микробиологии АН СССР докторской диссертации «Биогенез экзоферментов у микроскопических грибов» (1977), посвященной изучению основных механизмов регуляции конститутивного и индуцированного синтеза ферментов у микроорганизмов, а также закономерностей продукции ферментных белков и роли в этом процессе внешней среды, подводит итог многолетним исследованиям Анатолия Георгиевича Лобанка и его соратников.

С именем Анатолия Георгиевича тесно связано создание и становление Института микробиологии АН БССР (1975). Оставаясь на посту директора института в течение 30 лет (1975–2004), он предлагает стратегические направления развития микробиологии, а затем и биотехнологии в Республике Беларусь, обосновывает концепцию первой государственной научно-технической программы «Промышленная биотехнология» (2001–2005), становится координатором исследований, нацеливая научные коллективы на решение актуальных для Беларуси теоретических и прикладных задач. Полученные результаты способствуют укреплению научного авторитета Института микробиологии НАН Беларуси и превращению его в признанный в стране и за рубежом научно-исследовательский центр в области микробиологии и биотехнологии продуктов микробного синтеза. Верно оценивая научную и практическую значимость сохранения генофонда микроорганизмов как объектов биотехнологии, он доказывает необходимость создания Белорусской коллекции непатогенных микроорганизмов.

Анатолий Георгиевич Лобанок проявляет незаурядные организаторские способности. Он представляет страну в Исполнительном совете ЮНЕСКО (1987–1992), возглавляет Отделение биологических наук НАН Беларуси (1997–2002) и Белорусское микробиологическое общество (1970–2010).

С благодарностью вспоминая своих первых наставников – члена-корреспондента АН Казахской ССР, профессора П. А. Буланова, члена-корреспондента НАН Беларуси, профессора С. А. Самцевича, доктора биологических наук, профессора М. В. Залашко, доктора биологических наук, профессора Т. Г. Зименко, кандидата биологических наук С. М. Сосину, – Анатолий Георгиевич поддерживает концепцию преемственности в науке, уделяет особое внимание профессиональной подготовке молодых специалистов. Под его руководством защищены 3 докторские и 25 кандидатских диссертаций, многочисленные курсовые и дипломные проекты студентами ведущих учебных заведений страны. Молодежь, для которой Анатолий Георгиевич является примером для подражания, притягивают его профессионализм, преданность науке, эрудиция, сильная внутренняя энергия, уравновешенность, тонкий юмор, спокойное и доброжелательное отношение.

За достижения в научно-организационной, педагогической и общественной деятельности Анатолию Георгиевичу присваивается ученое звание профессора (1981) и почетное звание заслуженного деятеля науки Республики Беларусь (1998). Он избирается членом-корреспондентом (1984) и академиком (1991) Академии наук Беларуси, действительным академиком Международной академии организационных и управленческих наук (1994).

В сферу разносторонних научных интересов Анатолия Георгиевича Лобанка входят физиология и биохимия микроорганизмов, энзимология, технологии получения и применения ферментов и других биологически активных веществ микробного происхождения. Он является создателем и руководителем научной школы по биогенезу микробных ферментов, в рамках которой сформировалось новое научное направление по изучению механизмов секреции продуктов микробного метаболизма. Возглавляемое членом-корреспондентом НАН Беларуси Н. И. Астапович, а затем кандидатом биологических наук Н. А. Головневой, это направление развилось в школу по биогенезу секреторных продуктов метаболизма.

Свойственные Анатолию Георгиевичу широта научных интересов и дальновидность приводят к появлению и развитию в институте и других новых направлений исследований. Это и биоконверсия лигноцеллюлозных субстратов с целью получения кормового белка, и биологическая защита растений, и микробная деградация ксенобиотиков, и биосинтез соединений нуклеиновой природы, а позднее – создание с использованием методов молекулярной биологии штаммов-продуцентов востребованных в республике ферментов. Значительным итогом его целеустремленности и настойчивости является появление в Беларуси собственных технологий получения и применения биопрепаратов на основе культур микроорганизмов и продуктов их жизнедеятельности, начало их опытно-промышленного производства.

В разные периоды научной деятельности Анатолием Георгиевичем Лобанком, его учениками и последователями установлены контрольные механизмы и общие закономерности образования у микроорганизмов ферментов, расщепляющих полисахариды растительных и микробных клеточных стенок, определена роль среды в биогенезе экзогидролаз. Сформулирована концепция катаболитной инактивации ферментов – реализуемого на уровне выделения ферментов в окружающую среду регуляторного механизма, который связан с деградацией ферментных белков, носит избирательный характер и является АТФ-зависимым процессом.

Выявлена молекулярно-функциональная гетерогенность микробных деполимераз, обнаружено различие механизмов регуляции синтеза отдельных молекулярных форм ферментов и их свойств. Конститутивный, устойчивый к репрессии катаболитом контроль определен как обязательный базовый механизм регуляции образования функционально наиболее значимых молекулярных форм ферментов. Принцип биохимического маркирования электроморфами конститутивных катаболитустойчивых ферментных белков предложен для использования в таксономии микроорганизмов различных систематических групп. Молекулярно-функциональная гетерогенность деполимераз определена как эволюционно закрепленная варибельность ферментного аппарата, возникшая в условиях утилизации микроорганизмами гетерогенных природных полимеров. Объяснена биологическая целесообразность существования сложной системы контрольных механизмов синтеза деполимераз в клетках низших эукариот как элемента их адаптации, высокой конкурентоспособности и экологической пластичности.

На различных модельных микроорганизмах определена роль субстратов, их структурных аналогов и продуктов ферментативной деструкции, кофакторов ферментов, оксидантов и низкомолекулярных антиоксидантов, других соединений в регуляции синтеза оксидоредуктаз и гидролаз.

Под руководством Анатолия Георгиевича впервые в стране выполнены работы по выделению, секвенированию, амплификации и клонированию генов, ответственных за синтез у микроорганизмов промышленно значимых ферментов, сконструированы конкурентоспособные штаммы-продуценты, разработаны способы выделения, очистки, иммобилизации и модификации ферментных белков с целью улучшения их каталитических свойств.

В последние годы Анатолий Георгиевич руководит исследованиями по установлению специфичности взаимодействия нативных и модифицированных оксидоредуктаз с медиаторами различной природы, обоснованию эффективности их использования как компонента биотопливных ячеек и тест-систем для определения глюкозы. Особое внимание он уделяет получению конъюгатов ферментных белков и наночастиц благородных металлов в качестве компонентов глюкозных сенсоров.

Научные результаты, полученные под руководством Анатолия Георгиевича Лобанка, не только вносят значительный вклад в развитие фундаментальных представлений микробиологии и энзимологии, но и используются при разработке биотехнологий получения ферментных препаратов, способов их применения. Многие из разработок запатентованы, реализованы в опытно-промышленных условиях, нашли применение в научных исследованиях, аналитической химии, клинической диагностике, пищевой и текстильной промышленности, кормопроизводстве. Только за последние 10 лет разработаны новые ресурсосберегающие технологии, освоено производство ферментного препарата «Глюкозооксидаза» для клинической диагностики, индикаторного слоя бимедиаторных тест-полосок «Глюкосен» для определения глюкозы в крови и модифицированного биосенсора «Глюкосен-М», ферментированного и неферментированного ржаного солода (совместно с ОАО «Машпрод»), кормовых ферментных добавок фитинолитического и целлюлолитического действия, биологически активных кормовых добавок пребиотического действия (совместно с Витебской государственной академией ветеринарной медицины).

Результаты исследований, выполненных под руководством Анатолия Георгиевича Лобанка, обобщены более чем в 600 научных публикациях, в том числе в монографиях, авторских свидетельствах на изобретения и патентах, используются при чтении курсов лекций по микробному синтезу биологически активных соединений в высших учебных заведениях республики.

В настоящее время Анатолий Георгиевич является почетным директором института, возглавляет лабораторию ферментов, руководит деятельностью (с 2010 г.) аккредитованной испытательной лаборатории по оценке качества ферментных препаратов. Он является председателем совета по защите диссертаций в Институте микробиологии НАН Беларуси, членом советов по защите диссертаций в ряде профильных научных учреждений, членом редколлегий научных журналов, членом экспертных советов.

Признанием достижений Анатолия Георгиевича Лобанка, а также его незаурядных организаторских и педагогических дарований, активной общественной позиции являются Почетная грамота Президиума Верховного Совета БССР (1988), серебряная медаль ЮНЕСКО (1993), почетное звание «Заслуженный деятель науки Республики Беларусь» (1998), почетные грамоты Совета Министров Беларуси (2005), НАН Беларуси (2008, 2013), Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (2008), Государственного комитета по науке и технологиям при Совете Министров Республики Беларусь (2013) и многие другие. Научные достижения Анатолия Георгиевича и его коллег вошли в топ-10 результатов деятельности ученых НАН Беларуси в области фундаментальных и прикладных исследований (2016), отмечены премиями президентов академий наук Украины, Беларуси и Молдовы (2000), НАН Беларуси (2017).

Отделение биологических наук, коллектив сотрудников Института микробиологии НАН Беларуси, друзья и ученики ценят профессионализм, эрудицию, интеллигентность, оптимизм, обаяние, житейскую мудрость, внимательность Анатолия Георгиевича, сердечно поздравляют с юбилеем и желают крепкого здоровья, душевной энергии и творческого вдохновения, новых идей и их воплощения в жизнь, семейного тепла и благополучия.

*А. В. Кильчевский, М. Е. Никифоров, Э. И. Коломиец, Л. И. Сапунова,
Т. В. Семашко, З. И. Алещенкова, А. И. Зинченко, Н. В. Сверчкова, Е. В. Болотник*