

ВЕСЦІ НАЦЫЯНАЛЬнай АКАДЭМІІ НАВУК БЕЛАРУСІ

СЕРЫЯ БІЯЛАГІЧНЫХ НАВУК. 2018. Т. 63, № 4

ИЗВЕСТИЯ НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК БЕЛАРУСИ

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК. 2018. Т. 63, №4

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, № 4.

Выходит на русском, белорусском и английском языках

Редактор *В. Г. Колосовская*
Компьютерная верстка *О. Л. Смольской*

Подписано в печать 05.10.2018. Выход в свет 29.10.2018. Формат 60×84^{1/8}. Бумага офсетная.

Печать цифровая. Усл. печ. л. 14,88. Уч.-изд. л. 16,4. Тираж 78 экз. Заказ 209.

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. 4

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 – Warszaw University of Life Sciences, Warszaw, 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. Schwartzau – 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. 4.

Printed in Russian, Belarusian and English languages

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

Sent for press 05.10.2018. Output 29.10.2018. Format 60×84¹/₈. Offset paper.
Digital press. Printed sheets 14,88. Publisher's signatures 16,4. Circulation 78 copies. Order 209.
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

Побойнев В. В., Хрусталёв В. В., Хрусталёва Т. А., Стожаров А. Н. Стабільнасць альфа-спіральных і бета-структурных блокаў у бялках чатырох структурных класоў	391
Мороз М. Д., Байчоров В. М., Гигиняк Ю. Г. Водовай склад водных беспазвоначных рэкі Вільі	401
Головач Т. Н., Тарун Е. И., Дудчик Н. В., Романович Р. В., Бубра И. А., Курченко В. П. Характэрыстыка біялагічна актыўных гідролізатаў бялкоў молачнай сывороткі і молазіва	409
Кравченко Л. М., Кудин К. В., Прокулевич В. А. Генетычная канструкцыя для стварэння ДНК-вакцыны супраць рэпрадуктыўна-рэспіраторнага сіндрома свіней	419
Вязов Е. В., Мананкіна Е. Е., Филипчик Е. А., Гончарик Р. Г., Шалыго Н. В. Эфектыўнасць паўторнага выкарыстання мадыфіцыраванай пільнавай сроды Зарука для культывіравання спіруліны (<i>Spirulina platensis</i>)	426
Савіцкая К. Л., Джус М. А. Новыя месцазнаходжэння рэдкіх і ахоўваемых відаў раслін водных экосістэм Мінскай вобласці і Нацыянальнага парку «Белавежская пушча»	437
Дворник А. А., Дворник А. М. Прасторнае размеркаванне іонізуючага выпраменьвання ў лясных насаджэннях, забрудненых радыёнуклідамі	447
Торчик В. И., Караневский Р. И. Прадстаўніцы рода <i>Abies</i> Mill. у складзе культурнай дендрофлары Беларусі	455
Завадская Л. В. Морфобіялагічная характэрыстыка розовакоранчатых нарцысоў (<i>Narcissus</i>) калекцыі Цэнтральнага ботанічнага сада НАН Беларусі	463
Дрозд О. В. Сезонны рытм росту і развіцця новых сортаў голубікі высокорослой (<i>Vaccinium corymbosum</i> L.), інтродуцыраваных у Беларускае Полессе	472
Павловскі Н. Б. Плодаванне сортаў голубікі высокорослой (<i>Vaccinium corymbosum</i> L.) у Беларусі ...	486
Вейко А. Г., Ильич Т. В., Лапшина Е. А., Буко В. У., Заводник И. Б. Квантава-хімічнае мадэліраванне электроннай структуры кверцетина і інгібіраванне кверцетинам і комплексам кверцетин-гідроксіпропіл- β -цыклодекстрын перакіснага акіслення ліпідаў у мітахондрыях і эрытроцытах крыс	500

CONTENTS

Poboinev V. V., Khrustalev V. V., Khrustaleva T. A., Stozharov A. N. Stability of alpha-helical and beta-structural blocks in proteins of four structural classes	391
Moroz M. D., Baichorov V. M., Hihiniak Yu. G. Species composition of aquatic invertebrates of the Viliya River	401
Halavach T. M., Tarun E. I., Dudchik N. V., Romanovich R. V., Bubra I. A., Kurchenko V. P. Description of biologically active protein hydrolysates of whey and colostrum	409
Kravchenko L. M., Kudzin K. V., Prakulevich U. A. Design of genetic construction for creation DNA vaccine against porcine reproductive and respiratory syndrome	419
Viazau Y. V., Manankina E. E., Filipchik E. A., Goncharik R. G., Shalygo N. V. Effectiveness of repeated usage of modified Zarrouk culture medium for cultivation of <i>Spirulina platensis</i>	426
Savitskaya K. L., Dzhus M. A. New locations of rare and protected plant species of the aquatic ecosystems of Minsk Region and National park "Belovezhskaya Pushcha"	437
Dvornik A. A., Dvornik A. M. Spatial distribution of ionizing radiation sources in contaminated forest stands in Belarus	447
Torchyk U. I., Karaneuski R. I. Representatives of the genus <i>Abies</i> Mill. as part of the cultural dendroflora of Belarus	455
Zavadskaya L. V. Morphobiological characteristics of pink-crowned <i>Narcissus</i> from the collection of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus	463
Drozd O. W. Seasonal rhythm of growth and development of new cultivars of highbush blueberry (<i>Vaccinium corymbosum</i> L.) introduced into the Belarusian Polesie	472
Pavlovskiy N. B. Fruiting of varieties of highbush blueberry (<i>Vaccinium corymbosum</i> L.) in Belarus	486
Veiko A. G., Ilyich T. V., Lapshina E. A., Buko V. U., Zavodnik I. B. Quantum-chemical modeling of the electronic structure of quercetin and inhibition by quercetin and quercetin-hydroxypropyl- β -cyclodextrin complex of lipid peroxidation in mitochondria and red blood cells of rats.	500

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 577.112+577.217

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-391-400>

Поступила в редакцию 10.04.2018

Received 10.04.2018

В. В. Побойнев¹, В. В. Хрусталёв¹, Т. А. Хрусталёва², А. Н. Стожаров¹

¹Белорусский государственный медицинский университет, Минск, Республика Беларусь

²Институт физиологии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

СТАБИЛЬНОСТЬ АЛЬФА-СПИРАЛЬНЫХ И БЕТА-СТРУКТУРНЫХ БЛОКОВ В БЕЛКАХ ЧЕТЫРЕХ СТРУКТУРНЫХ КЛАССОВ

Аннотация. В статье рассмотрены особенности строения групп взаимодействующих альфа-спиралей и групп взаимодействующих бета-тяжей (блоков) в выборках трехмерных структур негомологических белков, относящихся к четырем структурным классам. Стабильность каждого элемента вторичной структуры оценивали с помощью алгоритма PentaFOLD, который способен выявлять альфа-спирали и бета-тяжи с наиболее характерными для данного вида вторичной структуры особенностями чередований аминокислотных остатков. Доказано, что в белках классов «альфа + бета» и «альфа/бета» чаще всего встречаются блоки, состоящие из двух взаимодействующих альфа-спиралей, отличающихся наибольшей степенью стабильности. В альфа-спиральных белках, как правило, встречаются блоки из 4 альфа-спиралей, в бета-структурных – отдельные короткие альфа-спирали, отличающиеся наименьшей степенью стабильности в белках этого класса. Наиболее устойчивыми следует считать бета-структуры из трех бета-тяжей, наименее устойчивыми – отдельные бета-шпильки. В белках класса «альфа + бета» наблюдается характерное расположение стабильных альфа-спиралей в начале альфа-спирального блока, стабильных бета-тяжей – в конце бета-структурного блока. Такое расположение стабильных альфа-спиралей и бета-тяжей способствует формированию устойчивой пространственной структуры, если белок начинается с бета-структурного домена, что наблюдается в большинстве случаев.

Ключевые слова: белок, бета-шпилька, бета-тяж, альфа-спираль, вторичная структура белка, пространственная структура белка

Для цитирования: Стабильность альфа-спиральных и бета-структурных блоков в белках четырех структурных классов / В. В. Побойнев [и др.] // Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 4. – С. 391–400. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-391-400>

V. V. Poboinev¹, V. V. Khrustalev¹, T. A. Khrustaleva², A. N. Stozharov¹

¹Belarusian State Medical University, Minsk, Republic of Belarus

²Institute of Physiology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

STABILITY OF ALPHA-HELICAL AND BETA-STRUCTURAL BLOCKS IN PROTEINS OF FOUR STRUCTURAL CLASSES

Abstract. In this article we showed the characteristic structural features of the groups of interacting alpha-helices and beta-strands (blocks) in four sets of nonhomologous proteins from different structural classes. Stability of each element of secondary structure has been checked with help of the PentaFOLD algorithm that finds intrinsic alpha-helical and beta-structural sequences of amino acid residues. We proved that the most frequent blocks of “alpha + beta” and “alpha/beta” proteins are 2 interacting alpha helices, and they demonstrate the highest level of stability. In alpha-helical proteins the most frequent blocks contain 4 alpha-helices. In beta-structural proteins alpha-helices most frequently do not interact with other helices and demonstrate the lowest level of stability. The most stable type of beta-structure is a block made from three interacting beta-strands, while the less stable one is a beta-hairpin. There is a characteristic distribution of stable alpha-helices in “alpha + beta” proteins: they are usually situated in the beginning of a block while stable beta-strands are usually situated in the end of the block. This type of distribution of stable alpha-helices and beta-strands helps the protein to form its stable three-dimensional structure in case it begins from beta-structural domain which is the most frequent case for the structural class of proteins.

Keywords: protein, beta-hairpin, beta-strand, alpha-helix, secondary structure of protein, three-dimensional structure of protein

For citation: Poboinev V. V., Khrustalev V. V., Khrustaleva T. A., Stozharov A. N. Stability of alpha-helical and beta-structural blocks in proteins of four structural classes. *Vestsi Natsyyanal' nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 4, pp. 391–400 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-391-400>

Введение. Молекулы белков имеют сложную пространственную структуру. Принято выделять четыре уровня ее организации. Первичная структура представляет собой последовательность аминокислот в одной полипептидной цепи. Вторичная структура обусловлена формированием водородных связей между атомами основной цепи. Следует отметить, что на формирование элементов вторичной структуры указывает определенная степень упорядоченности водородных связей – повторяющийся паттерн [1]. Так, в альфа-спирали водородные связи образуются между –NH группой одной аминокислоты и –C=O группой другой аминокислоты, расположенной на четыре остатка раньше в первичной последовательности. В бета-структуре водородные связи у атомов из основной цепи формируются, как минимум, между двумя фрагментами белка. Каждый бета-тяж образует водородные связи с одним или двумя другими тяжами (с двух сторон). По этой причине бета-структура часто формируется несколькими бета-тяжами, соединенными друг с другом, и приобретает форму бета-слоя (когда все бета-тяжи стремятся находиться в одной плоскости) или бета-бочонка (когда бета-тяжи образуют цилиндр) [1]. Такое сочетание элементов вторичной структуры можно назвать блоком. Альфа-спирали контактируют также друг с другом, формируя группы из нескольких взаимодействующих элементов (блоков). Кроме того, они могут быть взаимосвязаны гидрофобными контактами, дисульфидными связями, ионным взаимодействием, притяжением между ароматическими остатками, а также водородными связями с участием атомов из боковых цепей аминокислотных остатков [2]. Собственно, все эти типы контактов формируют третичную структуру белка. Присущи они не только альфа-спиралям, но и бета-тяжам, и фрагментам белка, лишенным вторичной структуры. На образование четвертичной структуры указывает формирование белка двумя и более полипептидными цепями.

Раскрытие механизмов приобретения белком своей пространственной структуры является одной из актуальных задач протеомики. Согласно классическим представлениям третичная структура детерминирована вторичной, но можно предположить, что часть белка, которая уже приобрела свою третичную структуру, оказывает влияние на образование альфа-спиралей или бета-тяжей в тех участках полипептидной цепи, которые способны менять свою вторичную структуру. Известно, что контакты, отличные от водородных связей между атомами из основной цепи, могут существенно влиять на возможность формирования последних. Наиболее известным примером такого влияния можно считать переход прионного белка из альфа-спирального состояния в бета-структурное при контакте с таким же белком, который уже претерпел данный переход [3]. Вполне вероятно, что похожие механизмы будут работать в процессе нормального формирования пространственной структуры белка. Некоторые фрагменты полипептидной цепи могут являться промоторами [4] формирования структуры (в том числе вторичной) другими фрагментами: такие элементы названы нами активными. С помощью гипотезы об индуцированном формировании части элементов вторичной структуры можно объяснить, почему многие альфа-спирали и бета-тяжи лишены каких-либо характерных особенностей аминокислотного состава.

В среднем альфа-спирали обогащены такими аминокислотными остатками, как аланин, глутаминовая кислота, глутамин, лейцин, аргинин, лизин, метионин [5]. Однако все эти аминокислотные остатки могут включаться и в состав бета-тяжей (в особенности лейцин) [6]. Бета-тяжи в среднем содержат больше валина, изолейцина, фенилаланина, тирозина и треонина, чем альфа-спирали и неструктурированные участки [5], т. е. обогащены гидрофобными остатками. Однако помимо гидрофобных бета-тяжей встречаются и относительно гидрофильные (в особенности в бета-структурных белках), с чередованием гидрофобных и гидрофильных остатков через один [7]. Все особенности альфа-спиралей, бета-тяжей и неструктурированных фрагментов белков хорошо известны и являются основой для алгоритмов, предназначенных для определения вторичной структуры по аминокислотной последовательности. Эффективность работы таких алгоритмов составляет от 50 до 75 % [8]. Обусловлено это не столько техническими причинами, сколько биологическими: характерные особенности аминокислотного состава должны быть присущи только части элементов вторичной структуры.

В соответствии с классификацией на принадлежность белков к определенному структурному классу указывают частота встречаемости элементов вторичной структуры и их чередование друг с другом. Так, в альфа-спиральных белках содержатся в основном альфа-спирали, но могут быть и немногочисленные бета-тяжи. В бета-структурных белках большинство элементов вторичной структуры является бета-тяжами. В белках класса «альфа + бета» существуют как отдельные альфа-спиральные, так и бета-структурные домены, т. е. из одной части первичной последовательности формируются альфа-спирали, а из другой – бета-структура. В первичной последовательности белков класса «альфа/бета» альфа-спирали чередуются с бета-тяжами, в идеале – через один элемент вторичной структуры. В результате отдельные альфа-спиральные и бета-структурные домены в белках класса «альфа/бета» выделить нельзя, но можно найти соответствующие блоки. В настоящей работе нами не использовались белки, которые нельзя классифицировать однозначно (они встречаются довольно часто).

Цель исследования – сравнить процентное содержание активных элементов вторичной структуры в группах взаимодействующих альфа-спиралей и бета-тяжей в белках четырех структурных классов.

В задачу работы входил поиск наименее стабилизированных блоков, а также тех комбинаций элементов вторичной структуры, которые с высокой долей вероятности должны воспроизводиться в составе коротких пептидов. Практическая значимость работы заключалась в том, чтобы установить, какие блоки в наибольшей степени подходят для создания вакцинных пептидов, фундаментальный аспект – в раскрытии механизмов формирования пространственной структуры разными классами белков.

Материалы и методы исследования. Материалом для исследования послужили 400 трехмерных структур белков человека и других эукариот из международной базы данных Protein Data Bank (www.pdb.org). Эти белки были разделены на четыре выборки (по 100 в каждой) согласно структурному классу: альфа-спиральные, бета-структурные, белки класса «альфа/бета» и белки класса «альфа + бета». Белки, вошедшие в состав каждой из четырех выборок, не являлись гомологичными. По результатам работы алгоритма Decrease Redundancy (www.web.expasy.org/decrease_redundancy) степень сходства между их аминокислотными последовательностями не превышала 25 %.

Все белки были обработаны оригинальным алгоритмом PentaFOLD (www.chemres.bsmu.by), который находит активные фрагменты альфа-спиралей и бета-тяжей по двум паттернам. При работе по альфа-спиральному паттерну алгоритм находит самые специфические для бета-структуры фрагменты, а потом выявляет все фрагменты, которые могут быть альфа-спиральными [9]. При работе по бета-структурному паттерну алгоритм распознает самые специфические фрагменты для альфа-спиралей, а потом выявляет все фрагменты, которые могут быть бета-структурными [9]. Альфа-спиральный паттерн является более жестким для бета-тяжей, а бета-структурный – для альфа-спиралей. Альфа-спираль считали активной в том случае, если хотя бы четыре подряд аминокислотных остатка в ней определялись как альфа-спиральные. При этом допускалось наличие разрыва в один остаток. Бета-тяж считался активным в том случае, если в нем хотя бы два подряд аминокислотных остатка определялись как бета-структурные.

В каждом белке находили группы взаимодействующих альфа-спиралей и группы взаимодействующих бета-тяжей, контакты между спиральями и бета-тяжами игнорировали. Критерием взаимодействия считалось наличие хотя бы одного контакта на расстоянии менее 0,5 нм между аминокислотными остатками двух элементов вторичной структуры. Далее рассчитывали процент активных и пассивных элементов, распределение активных элементов по их количеству и порядку следования в первичной последовательности белка в каждой группе. Для двух взаимодействующих бета-тяжей определяли, представляют ли они собой бета-шпильку. Также выявляли процент коротких (4–5 аминокислотных остатков) альфа-спиралей в белках из каждой выборки. Все рассчитанные показатели сравнивали с помощью *t*-теста для относительных величин. Все статистические расчеты проводили с помощью программы Past3.

Результаты. Группы взаимодействующих альфа-спиралей. Альфа-спирали в составе одного и того же белка, как правило, взаимодействуют друг с другом. Контакты между альфа-спиральями

могут стабилизировать их вторичную структуру, а в некоторых случаях – индуцировать ее образование [4]. Действительно, процент альфа-спиралей, не имеющих контактов с другими спиральями, в альфа-спиральных белках составляет всего 2,31 %, в белках класса «альфа/бета» – 4,91, в белках класса «альфа + бета» – 9,40 %. В бета-структурных белках процент встречаемости отдельных альфа-спиралей, естественно, выше – 28,50 %.

В альфа-спиральных белках наиболее часто образуют контакты друг с другом 4 альфа-спирали. Другими словами, в одном блоке для альфа-спиральных белков чаще всего имеется 4 спирали [2]. В белках классов «альфа + бета» и «альфа/бета», как правило, взаимодействуют друг с другом только две спирали. В бета-структурных белках чаще всего встречаются одиночные альфа-спирали. Пара взаимодействующих альфа-спиралей является довольно устойчивым блоком. В 64,96 % случаев обе взаимодействующие альфа-спирали являются активными, в 30,66 % случаев активна только одна из этих спиралей, в 4,38 % случаев – ни одна из них. Достоверные отличия в порядке следования активной и неактивной спиралей в аминокислотной последовательности отсутствуют для белков всех четырех структурных классов.

Нельзя не отметить, что процент встречаемости пассивных альфа-спиралей минимален в группах из 2 (19,71 %) и 7 (19,75 %) взаимодействующих элементов (рис. 1), максимален – в группах из 5 (30,00 %) элементов. Альфа-спирали, не взаимодействующие с другими спиральями, могут быть пассивными в 26,09 % случаев. Таким образом, примерно четверть одиночных альфа-спиралей являются непредсказуемыми для вероятностных методов. Как ни странно, основной вклад в этот показатель вносят альфа-спирали из бета-структурных белков (они пассивны в 38,18 % случаев). В бета-структурных белках встречается гораздо больше коротких альфа-спиралей (по 4 или 5 остатков – всего 32,44 %), которые предсказываются хуже, чем более длинные. В белках других структурных классов таких коротких спиралей значительно меньше – 12,78–16,54 %.

При образовании контактов между тремя альфа-спиральями чаще всего все три являются активными (43,88 % случаев), а количество таких групп, но уже с двумя активными спиральями также велико (39,80 % случаев). В случае же образования группы из 4 альфа-спиралей активными, как правило, являются только 3 (39,73 %), при этом аминокислотный состав 4-й спирали получает возможность варьировать – в ее состав включаются нехарактерные для данного вида вторичной структуры аминокислотные остатки. Похожая закономерность прослеживается в груп-

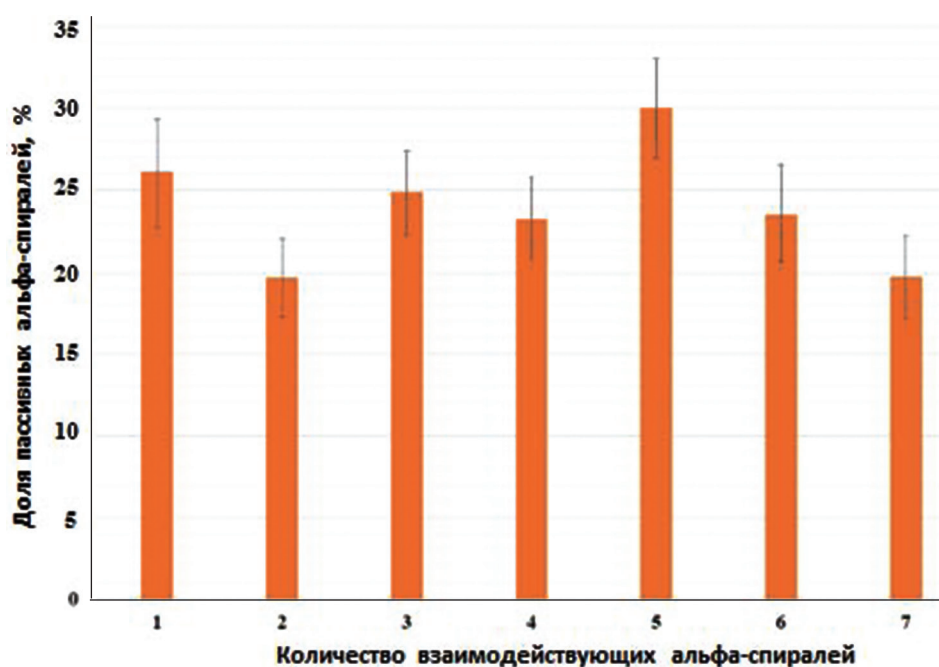


Рис. 1. Доля пассивных альфа-спиралей (%) в блоках с разным количеством взаимодействующих элементов

Fig. 1. Percentage of passive alpha-helices in blocks with different number of interacting elements

пах по 5, 6 и 7 альфа-спиралей: количество активных спиралей в них преимущественно составляет 4, 5 и 6 соответственно. В еще более крупные блоки (по 8 и 9 альфа-спиралей) часто вовлекаются две неактивные спирали. Действительно, аминокислотные замены в альфа-спиралях фиксируются естественным отбором чаще, чем в бета-тяжах [10]. Судя по полученным данным, некоторые альфа-спирали вносят больший вклад в общую скорость накопления аминокислотных замен, чем другие.

Первая (со стороны N-конца) из трех альфа-спиралей в группе является наиболее активной в белках класса «альфа + бета». В белках других структурных классов подобная закономерность не прослеживается.

Только при использовании более жесткого критерия для отбора активных альфа-спиралей можно заметить некоторые достоверные закономерности в их распределении. Так, для двух взаимодействующих спиралей в белках класса «альфа/бета» в 48,39 % случаев одна из альфа-спиралей является абсолютно активной, а в белках класса «альфа + бета» – только в 23,81 % случаев. В последних абсолютно активные спирали в таких парах чаще вообще отсутствуют (в 54,76 % случаев). Полученные результаты свидетельствуют о более важной роли стабилизации альфа-спиралей характерными комбинациями аминокислотных остатков в белках класса «альфа/бета», чем в белках класса «альфа + бета».

Первая альфа-спираль в белке отличается большей активностью как по мягкому, так и по жесткому критерию, причем исключительно в альфа-спиральных белках. Эта спираль играет роль промотора для остальных альфа-спиралей того же белка [11]. В белках других классов, однако, максимально активными могут быть спирали, расположенные далеко от N-конца белка (8-я – в белках класса «альфа/бета»; 7-я – в белках класса «альфа + бета»). Тем не менее, даже в этих классах белков первая альфа-спираль чаще является более активной по сравнению с последующими пятью.

Полученные данные позволяют заключить, что длинные альфа-спирали, образование которых индуцировано взаимодействием с другими такими же элементами вторичной структуры, чаще встречаются в группах по 5 спиралей и более. Весьма стабильными и наиболее распространенными блоками являются пары взаимодействующих спиралей.

Группы взаимодействующих бета-тяжей. При образовании бета-структуры двумя бета-тяжами в 25,81 % случаев ни один из них не является активным. Для бета-структуры, образованной тремя и более бета-тяжами, количество случаев, когда ни один из них не является активным, минимально. Для пары взаимодействующих бета-тяжей активным чаще всего является только один из них (в 40,32 % случаев), в то время как для бета-структурного блока из трех бета-тяжей активными, как правило, являются все три (38,16 % случаев). В бета-структуре из 4 бета-тяжей активными чаще являются 3, в бета-структуре из 5 – 4, в бета-структуре из 6 – 5, в бета-структуре из 7 – 6. Таким образом, в крупных бета-структурных блоках по крайней мере один бета-тяж часто не обладает особенностями аминокислотного состава, характерными для такой разновидности вторичной структуры. На рис. 2 приведены данные о содержании пассивных бета-тяжей в бета-структуре. Заметно, что в блоке из двух бета-тяжей содержание пассивных элементов достигает наибольшего значения (45,97 %). В бета-структуре из 4 бета-тяжей и более пассивных элементов в 2 раза меньше (20,53–22,92 %), чем в группе из 2 бета-тяжей.

Бета-структура, состоящая только из двух бета-тяжей, может представлять собой бета-шпильку, если второй бета-тяж расположен непосредственно за первым в первичной аминокислотной последовательности, а между ними находится петля. Возможно и образование бета-структуры из двух элементов, отдаленных в первичной последовательности белка. Каждый из этих случаев рассмотрен отдельно. Процент пассивных бета-тяжей как в бета-шпильках, так и в остальных бета-структурах из двух элементов практически идентичен (45,76 и 46,15 % соответственно). Однако существуют достоверные различия в распределении пассивных бета-тяжей в них. Бета-шпильки преимущественно формируются двумя активными (44,07 %) или двумя пассивными (35,59 %) элементами. Бета-структурные блоки из двух элементов, не являющиеся бета-шпильками, преимущественно содержат только один активный бета-тяж (58,46 % случаев). Согласно полученным результатам треть бета-шпилек формируется бета-тяжами, не имеющими

никаких особенностей аминокислотного состава, характерных для бета-структуры. Это возможно в том случае, если бета-шпильки не несут какой-либо важной функции и могут легко переходить в неструктурированное состояние. В отдельных случаях такая легкость структурного перехода может играть важную роль в функционировании белка, например при взаимодействии с другими белками или лигандами.

Бета-структурный блок, состоящий из трех элементов, имеет некоторые особенности для белков разных структурных классов. Так, в бета-структурных белках в состав блока обычно входят два (44,83 % случаев) или три (44,83 % случаев) активных бета-тяжа. В альфа-спиральных белках наиболее часто в такой блок включаются два активных бета-тяжа (50 % случаев), в белках класса «альфа/бета» – три активных бета-тяжа (50 % случаев). В отличие от них, белки класса «альфа + бета» в 44 % случаев имеют бета-структуру, состоящую из трех тяжей, содержащую лишь один активный бета-тяж. Некоторая дестабилизация такого типа бета-структуры в белках класса «альфа + бета» отразилась и на общем проценте пассивных бета-тяжей (рис. 2). Следует отметить, что именно первый по отношению к N-концу белка бета-тяж достоверно чаще является пассивным по сравнению со вторым и третьим в белках класса «альфа + бета».

В белках класса «альфа + бета» наблюдается неравномерное распределение активных бета-тяжей и по другим бета-структурным блокам. Например, в группе из 4 тяжей 3-й является достоверно более активным по жесткому критерию. В бета-структуре из 5 тяжей 2-й является достоверно более активным по мягкому критерию, а 5-й – по жесткому. В бета-структурном блоке из 6 тяжей особенно часто пассивным является 1-й.

В белках класса «альфа/бета» пассивный бета-тяж достоверно чаще встречается в конце бета-структуры из 4 элементов по сравнению с первой и второй позицией. По жесткому критерию в блоке из 6 бета-тяжей чаще всего пассивным является последний, а активными – 1-й и 4-й.

В бета-структурных белках пассивные бета-тяжи чаще встречаются во второй позиции блока из 4 тяжей по сравнению с первой, а в бета-структуре из 5 элементов – в четвертой позиции по сравнению со всеми остальными. Если применить более жесткий критерий к отбору активных бета-тяжей, то в структуре из 4 тяжей активными чаще являются 1-й и 3-й.

В альфа-спиральных белках в структуре из 4 элементов активными по мягкому критерию являются 1-й и 3-й бета-тяжи, по жесткому – только 1-й.

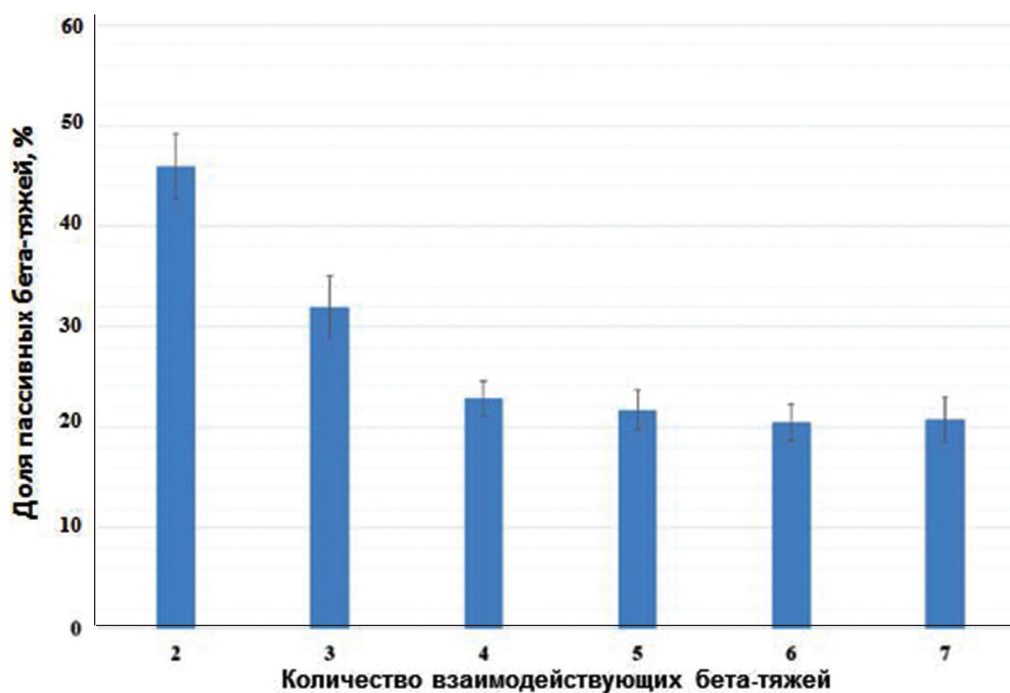


Рис. 2. Доля пассивных бета-тяжей (%) в блоках с разным количеством взаимодействующих элементов
Fig. 2. Percentage of passive beta-strands in blocks with different number of interacting elements

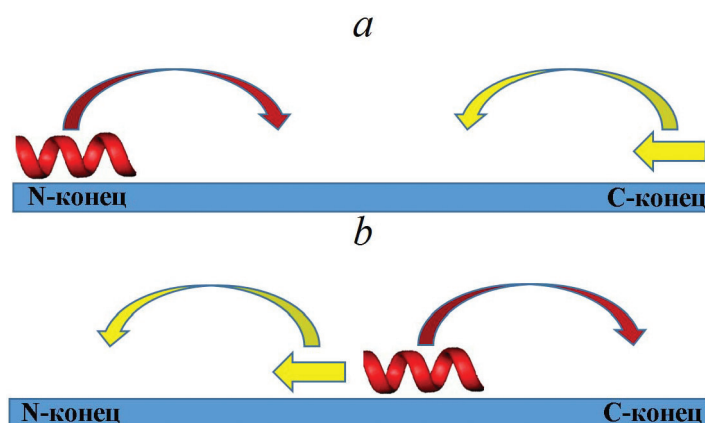


Рис. 3. Схема индуцирующего воздействия активных альфа-спиралей и бета-тяжей на вторичную структуру белков класса «альфа + бета» в дестабилизирующем (*a*) и стабилизирующем (*b*) расположении

Fig. 3. The scheme of the inducing effect of active alpha-helices and beta-strands on the secondary structure of “alpha + beta” proteins in destabilizing (*a*) and stabilizing (*b*) positions

В целом, пассивные бета-тяжи особенно часто встречаются в бета-структуре, состоящей из двух элементов. В более крупных блоках индуцированные бета-тяжи находятся в предпочтительных позициях в зависимости от структурного класса белка: в белках класса «альфа + бета» – в первой позиции, в белках остальных структурных классов, наоборот, во второй и в последней.

Для белков класса «альфа + бета» выявлена следующая закономерность: активная альфа-спираль располагается на N-конце, а активный бета-тяж – на C-конце. В том случае, если N-конец такого белка является альфа-спиральным доменом, а C-конец – бета-структурным, область между ними может подвергаться структурным переходам (рис. 3, *a*). Если же на N-конце находится бета-структурный домен, а на C-конце – альфа-спиральный, вторичная структура такого белка класса «альфа + бета» должна быть более устойчивой (рис. 3, *b*). Действительно, в белках класса «альфа + бета» в 1,6 раза чаще первым элементом вторичной структуры является бета-тяж, а не альфа-спираль. Последним элементом вторичной структуры в белках этого класса с одинаковой вероятностью может быть как бета-тяж, так и альфа-спираль. Таким образом, в большинстве таких белков стабилизирован первый (бета-структурный) и второй (альфа-спиральный) домены. В том случае, если имеется третий домен – бета-структурный, на границе между ним и предыдущим доменом возможно существование структурно изменчивой области. Четвертый (альфа-спиральный) домен в таком белке также должен быть стабильным.

Дискуссия. Настоящее исследование показало, что далеко не все элементы вторичной структуры имеют характерные особенности аминокислотной последовательности: такие элементы вторичной структуры не предсказываются методами, основанными на вероятностных шкалах [8]. Их существование можно объяснить индуцирующим эффектом: контактирующие с данным фрагментом полипептидной цепи аминокислотные остатки способствуют образованию им альфа-спирали или бета-тяжа. В таком случае значительное количество аминокислотных замен в пассивном элементе вторичной структуры не будет подвергаться отрицательному отбору, так как необходимая вторичная структура будет поддерживаться за счет дальних контактов. С этой точки зрения хорошо объясняется наличие пассивных альфа-спиралей в группах по четыре взаимодействующих элемента и более. Факт пассивности многих одиночных альфа-спиралей и изолированных бета-шпилек можно объяснить отсутствием у них важной структурной и функциональной роли.

Блоки из нескольких взаимодействующих альфа-спиралей и бета-тяжей образуют каркас белка, который должен быть сформирован у каждого функционального полипептида. Несущие элементы такого каркаса стабилизированы специфическими комбинациями аминокислотных остатков, что существенно снижает вероятность неправильного фолдинга. В том случае, если каркас остается достаточно стабильным, некоторые из его элементов могут терять (или не приобретать) специфические комбинации, характерные для определенного типа вторичной структуры.

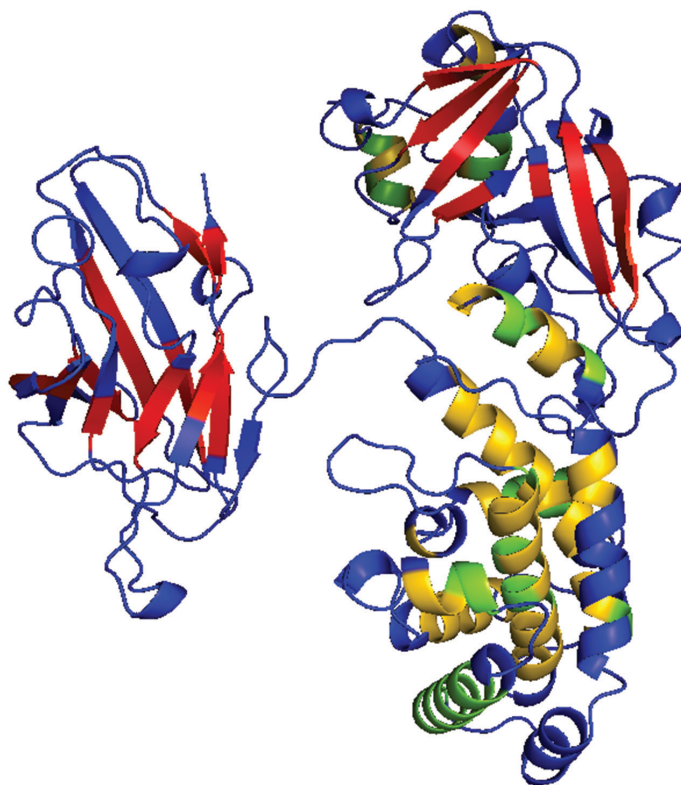


Рис. 4. Расположение активных фрагментов альфа-спиралей и бета-тяжей в дифтерийном токсине (идентификатор в PDB: 1sgk). Абсолютно активные фрагменты альфа-спиралей обозначены зеленым цветом, активные – желтым; абсолютно активные фрагменты бета-тяжей – красным цветом, активные – оранжевым

Fig. 4. Locations of active fragments of alpha-helices and beta-strands in the diphtheria toxin (PDB identifier: 1sgk). Absolutely active fragments of alpha-helices are marked with green color, active – with yellow color; absolutely active fragments of beta-strands – by red color, active – by orange

Комбинации всего из двух взаимодействующих альфа-спиралей и трех взаимодействующих бета-тяжей реже имеют возможность к включению пассивных элементов: все они должны быть несущими, чтобы такая структура вообще сформировалась. Отдельные же короткие альфа-спирали и бета-шпильки могут не стабилизироваться естественным отбором в случае отсутствия у них функции. Именно таким блокам должна быть присуща структурная изменчивость.

С помощью алгоритма PentaFOLD на трехмерной структуре дифтерийного токсина были найдены активные фрагменты альфа-спиралей и бета-тяжей. Действительно, в альфа-спиральном домене дифтерийного токсина (рис. 4) только одна из спиралей (в нижней части рисунка) является абсолютно пассивной, но ее структура поддерживается за счет контактов с двумя соседними активными спиралями. В бета-структурном домене того же белка (рис. 4) пассивным является один короткий бета-тяж, а в «альфа/бета» домене (в верхней части рисунка) пассивными следует считать два бета-тяжа и одну альфа-спираль. Обращают на себя внимание короткие пассивные спирали, которые встречаются в бета-структурном домене дифтерийного токсина. Эти спирали по разным методам классифицируются как альфа-спирали, как спирали 3/10 или как повороты полипептидной цепи без регулярной вторичной структуры.

Если рассматривать возможность использования изолированного бета-структурного домена в качестве антигена, способного заменить полноразмерный дифтерийный токсин, то, судя по рис. 4, структура этого домена полностью воспроизводима и без двух других доменов. Если стремиться создать антиген, содержащий только два бета-тяжа, целесообразно выбрать два активных элемента вторичной структуры. Так, ранее был доказан факт воспроизведения структуры пептидом SF23 (остатки 508–530), состоящим из двух активных бета-тяжей и петли между ними. Антитела, выработанные к полноразмерному дифтерийному токсину, действительно распознают пептид SF23 [12].

Выводы

1. Все элементы вторичной структуры можно разделить на два класса – активные и пассивные. Активные элементы вторичной структуры стабилизированы специфическими комбинациями аминокислотных остатков и могут индуцировать образование пассивных элементов, которые не выявляются вероятностными алгоритмами.

2. Наиболее стабильными блоками, состоящими из одинаковых элементов вторичной структуры, являются: пара взаимодействующих друг с другом альфа-спиралей в белках всех структурных классов и бета-структура из трех бета-тяжей в белках, не относящихся к классу «альфа + бета».

3. В альфа-спиральных белках первая альфа-спираль наиболее часто является активной, что указывает на важность ее формирования для образования альфа-спиралей во всех остальных участках белка.

4. Изолированные бета-шпильки в трети случаев образуются фрагментами белка, не имеющими никаких особенностей, характерных для бета-структуры.

5. Белки класса «альфа + бета» отличаются характерным чередованием активных и пассивных элементов вторичной структуры (активная альфа-спираль – в начале блока, активный бета-тяж – в конце), что позволяет сохранять организацию доменов в случае значительных изменений в аминокислотной последовательности.

Список использованных источников

1. Kabsch, W. Dictionary of protein secondary structure: pattern recognition of hydrogen-bonded and geometrical features / W. Kabsch, C. Sander // *Biopolymers*. – 1983. – Vol. 22, N 12. – P. 2577–2637. <https://doi.org/10.1002/bip.360221211>
2. Energetics of the structure of the four-alpha-helix bundle in proteins / K. C. Chou [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 1988. – Vol. 85, N 12. – P. 4295–4299. <https://doi.org/10.1073/pnas.85.12.4295>
3. Morales, R. Molecular cross talk between misfolded proteins in animal models of Alzheimer's and prion diseases / R. Morales [et al.] // *J. Neurosci.* – 2010. – Vol. 30, N 13. – P. 4528–4535. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.5924-09.2010>
4. Saunders, R. Signatures of co-translational folding / R. Saunders, M. Mann, C. M. Deane // *Biotech. J.* – 2011. – Vol. 6, N 6. – P. 742–751. <https://doi.org/10.1002/biot.201000330>
5. Chou, P. Y. Prediction of the secondary structure of proteins from their amino acid sequence / P. Y. Chou, G. D. Fasman // *Advances in Enzymology and Related Areas of Molecular Biology* / ed. A. Meister. – New York, 1978. – Vol. 47. – P. 45–148.
6. Khrustalev, V. V. Stabilization of secondary structure elements by specific combinations of hydrophilic and hydrophobic amino acid residues is more important for proteins encoded by GC-poor genes / V. V. Khrustalev, E. V. Barkovsky // *Biochimie*. – 2012. – Vol. 94, N 12. – P. 2706–2715. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2012.08.008>
7. Хрусталёв, В. В. Особенности аминокислотного состава бета-тяжей в белках различных структурных классов // В. В. Хрусталёв, В. В. Побойнев, Т. А. Хрусталёва // *Фундаментальная наука в современной медицине: материалы сателлит. дистанц. науч.-практ. конф. студентов и молодых ученых (Минск, 03 марта 2017 г.)* / Белорус. гос. мед. ун-т; под ред. А. В. Сикорского [и др.]. – Минск, 2017. – С. 331–336
8. NPS@: network protein sequence analysis / C. Combet [et al.] // *Trends Biochem. Sci.* – 2000. – Vol. 25, N 3. – P. 147–150. [https://doi.org/10.1016/s0968-0004\(99\)01540-6](https://doi.org/10.1016/s0968-0004(99)01540-6)
9. The part of a long beta hairpin from the scrapie form of the human prion protein is reconstructed in the synthetic CC36 protein / V. V. Khrustalev [et al.] // *Proteins: Structure, Function, and Bioinformatics*. – 2016. – Vol. 84, N 10. – P. 1462–1479. <https://doi.org/10.1002/prot.25090>
10. Abrusán, G. Alpha helices are more robust to mutations than beta strands / G. Abrusán, J. A. Marsh // *PLoS Comput. Biol.* – 2016. – Vol. 12, N 12. – P. e1005242. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005242>
11. Saunders, R. Protein structure prediction begins well but ends badly / R. Saunders, C. M. Deane // *Proteins: Structure, Function, and Bioinformatics*. – 2009. – Vol. 78, N 5. – P. 1282–1290. <https://doi.org/10.1002/prot.22646>
12. Structural and antigenic features of the synthetic SF23 peptide corresponding to the receptor binding fragment of diphtheria toxin / T. A. Khrustaleva [et al.] // *Mol. Immunol.* – 2015. – Vol. 63, N 2. – P. 235–244. <https://doi.org/10.1016/j.molimm.2014.07.008>

References

1. Kabsch W., Sander C. Dictionary of protein secondary structure: pattern recognition of hydrogen-bonded and geometrical features. *Biopolymers*, 1983, vol. 22, no. 12, pp. 2577–2637. <https://doi.org/10.1002/bip.360221211>
2. Chou K. C., Maggiora G. M., Némethy G., Scheraga H. A. Energetics of the structure of the four-alpha-helix bundle in proteins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1988, vol. 85, no. 12, pp. 4295–4299. <https://doi.org/10.1073/pnas.85.12.4295>

3. Morales R., Estrada L. D., Diaz-Espinoza R., Morales-Scheihing D., Jara M. C., Castilla J., Soto C. Molecular cross talk between misfolded proteins in animal models of Alzheimer's and prion diseases. *Journal of Neuroscience*, 2010, vol. 30, no. 13, pp. 4528–4535. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.5924-09.2010>
4. Saunders R., Mann M., Deane C. M. Signatures of co-translational folding. *Biotechnology Journal*, 2011, vol. 6, no. 6, pp. 742–751. <https://doi.org/10.1002/biot.201000330>
5. Chou P. Y., Fasman G. D. Prediction of the secondary structure of proteins from their amino acid sequence. *Advances in Enzymology and Related Areas of Molecular Biology*. New York, 1978, vol. 47, pp. 45–148.
6. Khrustalev V. V., Barkovsky E. V. Stabilization of secondary structure elements by specific combinations of hydrophilic and hydrophobic amino acid residues is more important for proteins encoded by GC-poor genes. *Biochimie*, 2012, vol. 94, no. 12, pp. 2706–2715. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2012.08.008>
7. Khrustalev V. V., Poboinev V. V., Khrustaleva T. A. Features of amino acid composition of beta-strands in proteins of different structural classes. *Fundamental'naya nauka v sovremennoi meditsine: materialy satellitnoi distantsionnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii studentov i molodykh uchenykh (Minsk, 03 marta 2017 goda)* [Fundamental science in modern medicine: materials of the satellite remote scientific-practical conference of students and young scientists (Minsk, March 3, 2017)]. Minsk, 2017, pp. 331–336 (in Russian).
8. Combet C., Blanchet C., Geourjon C., Deleage G. NPS@: network protein sequence analysis. *Trends in Biochemical Science*, 2000, vol. 25, no. 3, pp. 147–150. [https://doi.org/10.1016/s0968-0004\(99\)01540-6](https://doi.org/10.1016/s0968-0004(99)01540-6)
9. Khrustalev V. V., Khrustaleva T. A., Szpotkowski K., Poboinev V. V., Kakhanouskaya K. Y. The part of a long beta hairpin from the scrapie form of the human prion protein is reconstructed in the synthetic CC36 protein. *Proteins: Structure, Function, and Bioinformatics*, 2016, vol. 84, no. 10, pp. 1462–1479. <https://doi.org/10.1002/prot.25090>
10. Abrusán G., Marsh J. A. Alpha helices are more robust to mutations than beta strands. *PLoS Computational Biology*, 2016, vol. 12, no. 12, p. e1005242. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005242>
11. Saunders R., Deane C. M. Protein structure prediction begins well but ends badly. *Proteins: Structure, Function, and Bioinformatics*, 2009, vol. 78, no. 5, pp. 1282–1290. <https://doi.org/10.1002/prot.22646>
12. Khrustaleva T. A., Khrustalev V. V., Barkovsky E. V., Kolodkina V. L., Astapov A. A. Structural and antigenic features of the synthetic SF23 peptide corresponding to the receptor binding fragment of diphtheria toxin. *Molecular Immunology*, 2015, vol. 63, no. 2, pp. 235–244. <https://doi.org/10.1016/j.molimm.2014.07.008>

Информация об авторах

Побойнев Виктор Витольдович – преподаватель-стажер. Белорусский государственный медицинский университет (пр. Дзержинского, 83, 220116, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: dremozzew@mail.ru

Хрусталёв Владислав Викторович – доцент, заведующий кафедрой. Белорусский государственный медицинский университет (пр. Дзержинского, 83, 220116, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: vvkhrustalev@mail.ru

Хрусталёва Татьяна Александровна – ст. науч. сотрудник. Институт физиологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 28, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: tanissia.lir@gmail.com

Стожаров Александр Николаевич – академик, д-р биол. наук, профессор, заведующий кафедрой. Белорусский государственный медицинский университет (пр. Дзержинского, 83, 220116, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: stojarov@mail.ru

Information about the authors

Victor V. Poboinev – trainee-teacher. Belarusian State Medical University (83, Dzerzhynskii Ave., 220116, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: dremozzew@mail.ru

Vladislav V. Khrustalev – Assistant Professor, Head of the Department. Belarusian State Medical University (83, Dzerzhynskii Ave., 220116, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: vvkhrustalev@mail.ru

Tatyana A. Khrustaleva – Senior researcher. Institute of Physiology of the National Academy of Sciences of Belarus (28, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: tanissia.lir@gmail.com

Aleksander N. Stazharau – Academician, D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Department. Belarusian State Medical University (83, Dzerzhynskii Ave., 220116, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: stojarov@mail.ru

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 592:591.951(476.-476.7)

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-401-408>

Поступила в редакцию 12.03.2018

Received 12.03.2018

М. Д. Мороз, В. М. Байчоров, Ю. Г. Гигиняк

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

ВИДОВОЙ СОСТАВ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ РЕКИ ВИЛИИ

Аннотация. Приведены результаты исследований макрозообентосного и плейстонного комплексов водных беспозвоночных р. Вилии. Обнаружено 92 вида и формы, относящихся к трем типам водных животных: Mollusca – 15 видов, Annelida – 2, Arthropoda – 75. Анализ видового состава показал, что на всех изученных створах р. Вилии видовое богатство было в пределах 29–30 видов. В месте сброса сточных вод из г. Вилейки отмечено снижение видового богатства, но увеличение численности двукрылых и олигохет. Тем не менее относительно высокая численность группировки видов, обладающих реофильными и оксифильными свойствами (представители отрядов Plecoptera, Ephemeroptera и Trichoptera), указывает на достаточно высокое качество воды в р. Вилии. Выявлены редкие и охраняемые виды в Беларуси и Европе.

Ключевые слова: река Вилия, фауна, водные беспозвоночные, видовая структура, редкие и охраняемые виды, Беларусь

Для цитирования: Мороз, М. Д. Видовой состав водных беспозвоночных реки Вилии / М. Д. Мороз, В. М. Байчоров, Ю. Г. Гигиняк // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 4. – С. 401–408. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-401-408>

M. D. Moroz, V. M. Baichorov, Yu. G. Hihiniak

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

SPECIES COMPOSITION OF AQUATIC INVERTEBRATES OF THE VILIYA RIVER

Abstract. The results of studies of macrozoobenthos and pleustonic aquatic invertebrates complexes of the Viliya River have been considered in the article. 92 species and forms related to 3 types of aquatic animals which are Mollusca – 15 species and forms; Annelida – 2 and Arthropoda – 75 have been detected. The analysis of the species composition has shown in all studied sites that the species richness was within the range of 29–30 species. At the place of wastewater discharge from the town of Vileika, a species richness decrease and the number of Diptera and Oligochaeta increase has been observed. The relatively high number of species with rheophilic and oxyphilic properties such as representatives of the Plecoptera, Ephemeroptera, and Trichoptera orders groups indicates a fairly high water quality in the investigated sites of the Viliya River. Rare and protected for Belarus and Europe species have been found.

Keywords: Viliya River, fauna, aquatic invertebrates, species structure, rare and protected species, Belarus

For citation: Moroz M. D., Baichorov V. M., Hihiniak Yu. G. Species composition of aquatic invertebrates of the Viliya River. *Vestsi Natsyynal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 4, pp. 401–408 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-401-408>

Введение. Водные беспозвоночные выполняют важную роль в трансформации вещества и энергии в континентальных стоячих и текучих водоемах. Они составляют существенную часть рациона многих видов рыб, земноводных и птиц. Некоторые из этих гидробионтов также являются переносчиками паразитических организмов – паразитов крови рыб, промежуточными хозяевами плоских червей и сами могут вызывать заболевания рыб. Многие из представителей этих таксономических групп занимаются хищничеством, питаются моллюсками, червями, водными членистоногими, даже нападают на личинок рыб, участвуя тем самым в регулировании численности последних. Значительная часть макрозообентосных организмов являются пожирателями взвеси, детритофагами, соскребателями, фильтраторами и т. д.

Тем не менее, необходимо признать, что в настоящее время базовых данных о таксономическом составе и численности этой значимой группы гидробионтов, обитающих в реках Беларуси,

недостаточно. Для р. Вилии и ее притоков такая информация крайне ограничена и фрагментарна [1, 2].

Самым большим притоком р. Неман является р. Вилия. Она берет начало из небольшого болота, расположенного в 1 км северо-восточнее д. Великое Поле (Докшицкий р-н, Витебская обл.), протекает по территориям Беларуси и Литвы. Длина реки – 510 км, в пределах Беларуси – от истока до границы с Литвой (до устья р. Балози) – 276 км, общая площадь водосбора – 25 100 км², в пределах Беларуси – 10 920 км². Основные притоки: правые – реки Сервечь, Нарочь, Страча; левые – реки Двиноса, Илия, Уша, Ошмянка. Водосбор расположен в пределах Нарочано-Вилейской низины, с севера ограничивается южными склонами Свенцянских гряд, с юга – Минской, а с юго-запада – Ошмянской возвышенностью. Режим реки отличается интенсивным весенним половодьем (на его долю приходится 45 % годового стока), низким стоянием воды в летнюю межень, которая нарушается ежегодно дождевыми паводками, и устойчивой зимней меженью. После вступления в эксплуатацию Вилейского водохранилища уровенный и стоковый режимы ниже плотины в пределах Беларуси зависят от работы гидроузла (зарегулирован). Среднегодовой расход воды у д. Стешницы – 7,9 м³/с, у г. Вилейка – 28,1, при выходе за границу Беларуси – 79,6, в устье – около 189 м³/с. Рельеф представлен конечно-моренными образованиями, изобилующими холмистыми грядами и группами холмов с заболоченными понижениями между ними. Средняя высота водосбора – 190 м, средний уклон – 9,24 ‰. Общая лесистость составляет 30 %, в том числе 5 % – заболоченный лес. Озера занимают 2 % площади, большей частью расположены по правобережью. Наиболее крупные из этих озер – Нарочь, Мясстро, Свирь, Вишневокское, Большое Швакшты. В 1975–1976 гг. введено в эксплуатацию Вилейское водохранилище, которое используется для водоснабжения г. Минска. На водосборе проведены мелиоративные работы, в результате которых, по состоянию на 01.01.2006 г., 14,0 % площади бассейна мелиорировано. Протяженность открытой осушительной сети составляет 7790 км [3, 4].

Цель работы – изучение макрозообентосного и плейстонного комплексов водных беспозвоночных р. Вилии.

Материалы и методы исследования. Сборы и исследования, послужившие материалом для данного сообщения, проведены в мае 2017 г. в окрестностях г. Вилейка (Минская обл.) на р. Вилия. Взятие проб осуществляли при помощи стандартного гидробиологического сачка (25×25 см, 500 µm) на глубине 0,5–0,7 м.

Методика отбора проб и описание створов проведены согласно Европейскому протоколу AQEM и стандарту ISO 7828. Кроме того, на каменистых грунтах и в местах развития макрофитов производили выемку камней и коряг с их последующим осмотром и отбором животных. Отобранные пробы фиксировали в 70 %-ном спирте.

За время исследований было коллектировано и изучено 2927 экземпляров водных беспозвоночных животных, находящихся на личиночной и имагинальной стадиях развития.

Отбор проб осуществляли на следующих станциях (створах):

I – р. Вилия, левый берег, окрестности д. Ставки, координаты: 54°28.772' с. ш., 26°55.464' в. д.; II – р. Спорня, окрестности д. Осиповичи, около автомобильного моста, координаты: 54°27.465' с. ш., 26°50.993' в. д.; III – мелиоративный канал, окрестности д. Речевые, координаты: 54°25.368' с. ш., 26°46.995' в. д.; IV – р. Вилия, окрестности д. Глинное, координаты: 54°27.233' с. ш., 26°54.019' в. д.; V – р. Вилия, окрестности д. Доманово, координаты: 54°25.704' с. ш., 26°50.406' в. д.; VI – р. Вилия, окрестности д. Мамаи, координаты: 54°25.368' с. ш., 26°46.995' в. д.; VII – р. Вилия, окрестности д. Шведы, координаты: 54°25.195' с. ш., 26°42.095' в. д.

Результаты и их обсуждение. Проведенные исследования позволили выявить 92 вида и формы представителей макрозообентосного и плейстонного комплексов водных животных, относящихся к трем типам беспозвоночных: Mollusca – 15 видов, Annelida – 2 и Arthropoda – 75 (см. таблицу).

Анализ видового состава показал, что на всех изученных створах видовое богатство было достаточно стабильным и находилось в пределах 29–30 видов. Исключение составляли только створы III (канал, д. Речевые, в районе сброса сточных вод из г. Вилейка) и IV (р. Вилия, д. Глинное, ниже сброса сточных вод на расстоянии около 2 км вниз по течению), в которых выявлено только 11 и 23 вида соответственно.

Таксономический состав и распределение водных беспозвоночных
Taxonomic composition and distribution of aquatic invertebrates

№ п/п	Таксон, вид	Створы, экз.							Σ, экз.
		I	II	III	IV	V	VI	VII	
Тип Mollusca									
	Класс Gastropoda								
	Отр. Neotaenioglossa								
	Сем. Bithyniidae								
1	<i>Bithynia leachi</i> (Sheppard, 1823)							2	2
2	<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)		7						7
	Отр. Ectobranchia								
	Сем. Valvatidae								
3	<i>Valvata piscinalis</i> (Müller, 1774)				2				2
	Отр. Pulmonata								
	Сем. Lymnaeidae								
4	<i>Galba truncatula</i> (Müller, 1774)			1	2	1	3		7
5	<i>Radix ampla</i> (Hartmann, 1841)							1	1
6	<i>Radix balthica</i> (Linnaeus, 1758)	2	3				2	3	10
7	<i>Stagnicola palustris</i> (Müller, 1774)	3							3
	Сем. Physidae								
8	<i>Physa fontinalis</i> (Linnaeus, 1758)				2	23	7	8	40
	Сем. Planorbidae								
9	<i>Gyraulus albus</i> (Müller, 1774)		1						1
10	<i>Gyraulus crista</i> (Linnaeus, 1758)		1						1
11	<i>Planorbis corneus</i> Müller, 1774				1	2			3
12	<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus, 1758)	1							1
	Класс Bivalvia								
	Отр. Veneroidea								
	Сем. Sphaeriidae								
13	<i>Pisidium henslowanum</i> (Sheppard, 1823)		2						2
14	<i>Pisidium sp.</i>		2						2
15	<i>Sphaerium rivicola</i> (Lamarck, 1818)		2						2
Тип Annelida									
	Класс Oligochaeta								
	Отр. Nilotaxida								
	Сем. Tubificidae								
1	Oligochaeta gen. spp.	1	1	172	12	3	7	1	197
	Класс Hirudinea								
	Отр. Rhynchobdellida								
	Сем. Glossiphoniidae								
2	<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)			13					13
Тип Artropoda									
	Класс Arachnida								
	Отр. Prostigmata								
	Сем. Hydrachnidae								
1	<i>Hydrachnidae gen. spp.</i>	3			2		9		14
	Отр. Araneae								
	Сем. Cybaeidae								
2	<i>Argyroneta aquatica</i> (Clerck, 1757)			1		1		1	3
	Сем. Lycosidae								
3	<i>Pardosa sp.</i>				1			1	2
4	<i>Pirata piraticus</i> (Clerck, 1757)	1			1	1			3
5	<i>Lycosidae gen. spp.</i>					1	1		2
	Сем. Tetragnathidae								
6	<i>Tetragnatha extensa</i> (Linnaeus, 1758)							2	2
	Класс Crustacea								

Продолжение таблицы

№ п/п	Таксон, вид	Створы, экз.							Σ, экз.
		I	II	III	IV	V	VI	VII	
36	<i>Coenagrion pulchellum</i> (Vander Linden, 1825)					2			2
37	<i>Erythromma najas</i> (Hansemann, 1823)					1			1
	Сем. Platycnemididae								
38	<i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas, 1771)		1					1	2
	Сем. Corduliidae								
39	<i>Cordulia aenea</i> (Linnaeus, 1758)					1			1
	Отр. Heteroptera								
	Сем. Pleidae								
40	<i>Plea minutissima</i> Leach, 1817					1			1
	Сем. Notonectidae								
41	<i>Notonecta glauca</i> (Linnaeus, 1758)	1							1
	Сем. Naucoridae								
42	<i>Ilyocoris cimicoides</i> (Linnaeus, 1758)						1		1
	Сем. Aphelocheiridae								
43	<i>Aphelocheirus aestivalis</i> (Fabricius, 1794)		1						1
	Сем. Corixidae								
44	<i>Cymatia coleoprata</i> (Fabricius, 1777)					6			6
45	<i>Hesperocorixa linnaei</i> (Fieber, 1848)	2							2
46	<i>Sigara falleni</i> (Fieber, 1848)				1	12	6		19
47	<i>Sigara striata</i> (Linnaeus, 1758)	5					1		6
	Сем. Gerridae								
48	<i>Aquarius najas</i> (De Geer, 1773)		2						2
	Отр. Coleoptera								
	Сем. Haliplidae								
49	<i>Haliplus fluviatilis</i> Aubé, 1836					1			1
	Сем. Noteridae								
50	<i>Noterus crassicornis</i> (Muller, 1776)	1							1
	Сем. Dytiscidae								
51	<i>Hydroporus palustris</i> (Linnaeus, 1761)						1		1
52	<i>Hyphydrus ovatus</i> (Linnaeus, 1761)						1		1
53	<i>Ilybius quadriguttatus</i> (Lacordaire, 1835)						1		1
54	<i>Laccophilus hyalinus</i> (De Geer, 1774)					2		1	3
55	<i>Rhantus latitans</i> Sharp, 1882						1		1
56	<i>Dytiscidae gen. spp.</i>	4					2	1	7
	Сем. Gyrinidae								
57	<i>Gyrinus aeratus</i> Stephens, 1835							1	1
	Сем. Hydrophilidae								
58	<i>Anacaena lutescens</i> (Stephens, 1829)						2		2
59	<i>Hydrobius fuscipes</i> (Linnaeus, 1758)			1					1
60	<i>Laccobius sp.</i>						3		3
	Сем. Hydraenidae								
61	<i>Hydraena riparia</i> Kugelann, 1794		1						1
	Сем. Elmidae								
62	<i>Elmidae gen. spp.</i>		2						2
	Сем. Scirtidae								
63	<i>Scirtidae gen. spp.</i>					1			1
	Сем. Chrysomelidae								
64	<i>Donacia sp.</i>	1							1
	Отр. Diptera								
65	<i>Athericidae gen. spp.</i>		1						1
66	<i>Centropogonidae gen. spp.</i>	2		11	2			2	17
67	<i>Chironomidae gen. spp.</i>	197	32	942	7	24	17	2	1221
68	<i>Culicidae gen. spp.</i>	4		4	3	9	31	10	61

Окончание таблицы

№ п/п	Таксон, вид	Створы, экз.							Σ, экз.
		I	II	III	IV	V	VI	VII	
69	<i>Limoniidae gen. spp.</i>		1		1				2
70	<i>Dixidae gen. spp.</i>						4		4
71	<i>Psychodidae gen. spp.</i>						1	1	2
72	<i>Ptychopteridae gen. spp.</i>	5				1			6
73	<i>Simuliidae gen. spp.</i>	2	7	9	3			1	22
74	<i>Tabanidae gen. spp.</i>						2	1	3
75	<i>Tipuliidae gen. spp.</i>	1							1
	Число видов	30	29	11	23	29	28	30	92
	Число экземпляров	472	111	1168	169	329	466	212	2927

П р и м е ч а н и е. Створы: I – р. Виляя, окрестности д. Ставки; II – р. Спорня, д. Осиповичи; III – мелиоративный канал, д. Речевые; IV – р. Виляя, д. Глинное; V – р. Виляя, д. Доманово; VI – р. Виляя, д. Мамаи; VII – р. Виляя, д. Шведы (пояснения в тексте).

Можно предположить, что снижение видового богатства в этих створах связано с негативным влиянием сбросных вод из г. Вилейка. Также интересно отметить, что наибольшая численность водных беспозвоночных животных при этом была и в створе III. Это было обусловлено высокой численностью представителей отряда двукрылых (Diptera) и класса малощетинковых червей (Oligochaeta). Относительная численность двукрылых составила 80,7 % от общего количества собранных животных, малощетинковых червей – 11,7 %.

Оценивая в целом выявленный видовой состав водных беспозвоночных, следует отметить, что относительно высокое видовое обилие было характерно для гидробионтов – личинок из отрядов Plecoptera, Ephemeroptera и Trichoptera, обитающих в так называемых чистых водах. Количество видов из этих таксономических групп достигало 25,5 % от общего числа. Их относительная численность достигала трети (34,3 %) от всех коллектированных нами водных беспозвоночных.

Необходимо отметить, что среди некоторых других таксономических групп также выявлены виды, проявляющие реофильные свойства и служащие индикаторами качества воды.

Таким образом, можно сделать вывод о том, что достаточно высокая численность группировки видов, обладающих реофильными и оксифильными свойствами, является важной экологической характеристикой и указывает в целом на достаточно высокое качество воды в исследованных створах р. Виляя. Особо отметим, что это происходит даже несмотря на наличие сбросных вод из г. Вилейки.

Среди выявленных водных беспозвоночных наибольший интерес представляет находка интестинального вида – *Synurella ambulans* (F. Müller, 1846).

Synurella ambulans (отряд Amphipoda) является ракообразным, включенным в Приложение к Красной книге Республики Беларусь как требующий дополнительного изучения и внимания в целях профилактической охраны (категория DD) [5].

Синурелла относится к древнепресноводным видам североамериканского происхождения. Ледниковую эпоху, в отличие от большинства других видов ракообразных, этот вид пережил благодаря проникновению в подземные воды. В Евразии все виды рода *Synurella* не заходят выше 55° с. ш. [6]. Присутствие этого вида в экосистеме часто указывает на родниковый тип питания этого водоема [7]. Поэтому водоемы, в которых этот вид обитает, следует относить к достаточно чистым по качеству воды. Этот вид охраняется в Чехии, категория охраны VU [8]. *Материал*: р. Виляя, д. Ставки, 04.05.2017 – 15 экз.; р. Виляя, д. Доманово, 04.05.2017 – 2 экз.; р. Виляя, д. Мамаи, 04.05.2017 – 1 экз.

Охраняемыми видами в ряде стран Европы оказались: *Bithynia leachi* (Sheppard, 1823); *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758); *Radix ampla* (Hartmann, 1841); *Sphaerium rivicola* (Lamarck, 1818); *Synurella ambulans* (F. Müller, 1846); *Heptagenia fuscogrisea* (Retzius, 1783); *Ithytrichia lamellaris* Eaton, 1873; *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794); *Aquarius najas* (De Geer, 1773); *Rhantus lati-*

tans Sharp, 1882 [8–13]. Некоторые из этих видов являются редкими и в Беларуси, а потому требуется внимательное их изучение.

Заклучение. На основании результатов проведенных исследований можно сделать вывод о том, что в р. Вилии в окрестностях г. Вилейка обитает относительно богатая фауна водных беспозвоночных. Здесь обнаружено 92 вида и формы представителей макрозообентосного и плейстонного комплексов водных беспозвоночных, относящихся к трем типам: Mollusca – 15 видов, Annelida – 2 и Arthropoda – 75.

Анализ видового состава показал, что на всех изученных створах видовое богатство находится в пределах 29–30 видов. Наименьшее количество видов было отмечено в месте сброса сточных вод из г. Вилейки и на расстоянии около 2 км от места этого сброса.

Заметная численность группировки видов, обладающих реофильными и оксифильными свойствами (представители отрядов Plecoptera, Ephemeroptera и Trichoptera), является важной экологической характеристикой, указывающей на достаточно высокое качество воды в исследованных створах р. Вилии.

Среди коллектированных водных беспозвоночных наибольший интерес представляет интерстициальный вид – *Synurella ambulans* (F. Müller, 1846).

Выявлен ряд видов, охраняемых в некоторых странах Европы.

Список использованных источников

1. Захаренко, В. Б. Материалы по фауне водных жуков (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Gyridae) Белоруссии / В. Б. Захаренко, М. Д. Мороз // Энтомол. обозрение. – 1988. – Т. 67, № 2. – С. 282–290.
2. Мороз, М. Д. Каталог поденок (Ephemeroptera), веснянок (Plecoptera) и ручейников (Trichoptera) Беларуси / М. Д. Мороз, Т. П. Липинская. – Минск : Беларус. навука, 2014. – 313 с.
3. Блакітная кніга Беларусі : (водныя аб'екты Беларусі) : энцыклапедыя / рэдкал. : Н. А. Дзісько [і інш.]. – Мінск : Беларус. энцыкл., 1994. – 415 с.
4. География Белоруссии / В. А. Дементьева (ред.) [и др.]. – Минск : Вышэйш. шк., 1977. – 320 с.
5. Красная книга Республики Беларусь. Животные / И. М. Кочановский (ред.) [и др.]. – Минск : Беларус. энцыкл., 2015. – 320 с.
6. Дедю, И. И. Амфиподы пресных и солоноватых вод юго-запада СССР / И. И. Дедю. – Кишинев : Штиинца, 1980. – 224 с.
7. Бентосные животные родниковых экосистем Национального парка «Браславские озера» / М. Д. Мороз [и др.] // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2007. – № 1. – С. 100–106.
8. Ďuriš, S. Amphipoda (různožci) / S. Ďuriš, I. Horka // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí / ed. : J. Farač, D. Král, M. Škorpík. – Praha, 2005. – S. 122–124.
9. Beran, L. Mollusca (měkkyši) / L. Beran, L. Juříčková, M. Horsák // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí / ed. : J. Farač, D. Král, M. Škorpík. – Praha, 2005. – S. 69–74.
10. Szczęsny, B. Trichoptera Chruściki Plecoptera Widelnice / B. Szczęsny // Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce / ed. Z. Głowaciński. – Kraków, 2002. – S. 76–79.
11. Kłonowska-Olejnik, M. Ephemeroptera Jętki / M. Kłonowska-Olejnik // Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce / ed. Z. Głowaciński. – Kraków, 2002. – S. 128–132.
12. Kment, P. Heteroptera (ploštice) / P. Kment, J. Vilimova // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí / ed. : J. Farač, D. Král, M. Škorpík. – Praha, 2005. – S. 139–146.
13. Hajek, J. Dytiscidae (potapnikoviti) / J. Hajek, J. Šťastný // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí / ed. : J. Farač, D. Král, M. Škorpík. – Praha, 2005. – S. 414–416.

References

1. Zakharenko V. B., Moroz M. D. Materials of fauna of aquatic beetles (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Gyridae) of Belarus. *Entomologicheskoe obozrenie = Entomological Review*, 1988, vol. 67, no. 2, pp. 282–290 (in Russian).
2. Moroz M. D., Lipinskaya T. P. *Catalogue of the mayflies (Ephemeroptera), stoneflies (Plecoptera) and caddisflies (Trichoptera) of Belarus*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2014. 313 p. (in Russian).
3. Dzis'ko N. A. (ed.). *Blue book of Belarus*. Minsk, Belaruskaya entsyklopedyya Publ., 1994. 415 p. (in Belarusian).
4. Dement'eva V. A. (ed.). *Geography of Belarus*. Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1977. 320 p. (in Russian).
5. Kochanovskii I. M. (ed.). *The Red Book of the Republic of Belarus. Animals*. Minsk, Belaruskaya entsyklopedyya Publ., 2015. 320 p. (in Russian).
6. Dedyu I. I. *Amphipods of fresh and brackish waters of the South-West of the USSR*. Kishinev, Shtiintsa Publ., 1980. 224 p. (in Russian).

7. Moroz M. D., Baichorov V. M., Tishchikov I. G., Toropov V. V. Benthic animals of spring ecosystems of the National Park “Braslavskye Oziora”. *Vestsi Natsyyanal’nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2007, no. 1, pp. 100–106 (in Russian).

8. Ďuriš S., Horka I. Amphipoda (různonožci). *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí*. Praha, 2005, pp. 122–124 (in Czech).

9. Beran L., Juříčková L., Horsák M. Mollusca (měkkyši). *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí*. Praha, 2005, pp. 69–74 (in Czech).

10. Szczęsny B. Trichoptera Chruściki Plecoptera Widelnice. *Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce*. Kraków, 2002, pp. 76–79 (in Polish).

11. Kłonowska-Olejnik M. Ephemeroptera Jętki. *Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce*. Kraków, 2002, pp. 128–132 (in Polish).

12. Kment P., Vilimova J. Heteroptera (ploštice). *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí*. Praha, 2005, pp. 139–146 (in Czech).

13. Hajek J., Šťastný J., Dytiscidae (potapnikoviti). *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí*. Praha, 2005, pp. 414–416 (in Czech).

Информация об авторах

Мороз Михаил Дмитриевич – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: mdmoroz@bk.ru

Байчоров Владимир Мухтарович – д-р биол. наук, заведующий сектором. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: vbaitch@gmail.com

Гигиняк Юрий Григорьевич – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: antarctida_2010@mail.ru

Information about the authors

Mikhail D. Moroz – Ph. D. (Biol.), Leading researcher. Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: mdmoroz@bk.ru

Vladimir M. Baichorov – D. Sc. (Biol.), Head of the Sector. Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: vbaitch@gmail.com

Jurii G. Hihiniak – Ph. D. (Biol.), Leading researcher. Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: antarctida_2010@mail.ru

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 637.14.04/.07+577.152.341

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-409-418>

Поступила в редакцию 15.02.2018

Received 15.02.2018

**Т. Н. Головач¹, Е. И. Тарун², Н. В. Дудчик³,
Р. В. Романович¹, И. А. Бубра¹, В. П. Курченко¹**

¹Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь

²Международный государственный экологический институт имени А. Д. Сахарова
Белорусского государственного университета, Минск, Республика Беларусь

³Научно-практический центр гигиены, Минск, Республика Беларусь

ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ГИДРОЛИЗАТОВ БЕЛКОВ МОЛОЧНОЙ СЫВОРОТКИ И МОЛОЗИВА

Аннотация. Изучены антиоксидантные, антимуtagenные и антигенные свойства частичных гидролизатов молочной сыворотки и молозива, полученных с применением бактериальной эндопептидазы (алкалазы). Установлено, что глубина протеолиза, качественный и количественный состав белкового компонента образцов обуславливают уровень их антирадикальной активности и степень снижения индуцированного мутирования. По данным ДСН-электрофореза, гидролизат молочной сыворотки содержит расщепленные белки-аллергены, тогда как в гидролизате молозива обнаружена высокомолекулярная фракция (>10 кДа) частично расщепленных иммуноглобулинов. Протеолиз β-лактоглобулина, обладающего высоким аллергенным потенциалом, подтвержден результатами реакции иммунопреципитации. С применением ORAC-метода показано возрастание антиоксидантного действия гидролизованных молочной сыворотки и молозива в 2,8 и 5,0 раза соответственно. Эффект снижения индуцированного мутирования для гидролизата молочной сыворотки при тестировании составил 15,7–49,2 % для штамма *Salmonella typhimurium* TA 98 и 18,8–52,1 % для штамма TA 100, что превышает показатели гидролизата молозива. Получены образцы гипоаллергенных гидролизатов молочной сыворотки и молозива с подтвержденными антиоксидантными и антимуtagenными свойствами.

Ключевые слова: молочная сыворотка, молозиво, ферментативный гидролиз, алкалаза, частичный гидролизат, белково-пептидный состав, антиоксидантная активность, антимуtagenный эффект, антигенные свойства, β-лактоглобулин

Для цитирования: Характеристика биологически активных гидролизатов белков молочной сыворотки и молозива / Т. Н. Головач [и др.] // Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 4. – С. 409–418. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-409-418>

T. M. Halavach¹, E. I. Tarun², N. V. Dudchik³, R. V. Romanovich¹, I. A. Bubra¹, V. P. Kurchenko¹

¹Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

²International Sakharov Environmental Institute of Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

³Scientific Practical Centre of Hygiene, Minsk, Republic of Belarus

DESCRIPTION OF BIOLOGICALLY ACTIVE PROTEIN HYDROLYSATES OF WHEY AND COLOSTRUM

Abstract. Antioxidant, antimutagenic and antigenic properties of partial hydrolysates of whey and colostrum obtained using bacterial endopeptidase (alcalase) have been investigated. It was found that the depth of proteolysis, qualitative and quantitative composition of protein component of samples determined the level of their antiradical and antimutagenic activity. According to SDS-electrophoresis whey hydrolysate contains cleaved allergen proteins, whereas colostrum hydrolysate possesses a high molecular weight fraction (>10 kDa) of partially digested immunoglobulins. Proteolysis of β-lactoglobulin, which has a high allergenic potential, is confirmed by results of immunoprecipitation reaction. In accordance with the ORAC method antioxidant action of hydrolysed whey and colostrum increased by 2.8 and 5.0 times, respectively. Antimutagenic effect for whey hydrolysate was 15.7–49.2 % when tested on the strain *Salmonella typhimurium* TA 98 and 18.8–52.1 % for strain TA 100. It exceeded values of colostrum hydrolysate. Samples of whey and colostrum hypoallergenic hydrolysates with confirmed antioxidant and antimutagenic properties have been obtained.

Keywords: whey, colostrum, enzymatic hydrolysis, alcalase, partial hydrolysate, protein and peptide profile, antioxidant activity, antimutagenic effect, antigenic properties, β-lactoglobulin

For citation: Halavach T. M., Tarun E. I., Dudchik N. V., Romanovich R. V., Bubra I. A., Kurchenko V. P. Description of biologically active protein hydrolysates of whey and colostrum. *Vesti Natsyonal'noi akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk* = *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 4, pp. 409–418 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-409-418>

Введение. Создание частичных гидролизатов для продуктов специализированного питания (детского, спортивного, диетического) предполагает отсутствие высокомолекулярной белковой фракции, способной вызвать аллергические реакции, наличие пептидов различной длины и минимальное количество аминокислот. Положительный физиологический эффект при потреблении частично гидролизованных белков достигается за счет лучшего усвоения пептидов в кишечном тракте, чем нативных белков и аминокислот, а также широкого спектра биологически активных свойств [1, 2].

Для изготовления гидролизатов применяют концентраты основных белков молока (казеина и сывороточных белков). Наиболее доступным является белковое сырье, полученное в результате переработки молочной сыворотки – побочного продукта производства сыра и казеина [1]. Вместе с тем молозиво характеризуется повышенным содержанием легкоусвояемых сывороточных белков, иммуноглобулинов и природных антиоксидантов (витаминов А и Е, цинка, селена) [3], что позволяет отнести его к перспективным источникам для получения белковых гидролизатов.

Соотношение казеина и сывороточных белков зрелого молока составляет 4:1, тогда как в первичном молоке оно достигает 1:2. Основными сывороточными белками являются β -лактоглобулин (β -лг), α -лактальбумин (α -ла) и бычий сывороточный альбумин (БСА). Кроме того, в молозиве повышено содержание полифункционального гликопротеина – лактоферрина (ЛФ). Среди белков молока β -лг и казеин обладают наибольшим аллергенным потенциалом. Ферментативный гидролиз белкового компонента направлен на получение гипоаллергенных пептидов за счет расщепления областей антигенных детерминант. Сложность изготовления частичных гидролизатов связана с выбором высокоактивных ферментов для эффективного расщепления сывороточных белков, обладающих компактной глобулярной структурой [3–5].

Белковая фракция молока является потенциальным источником биологически активных пептидов с иммуномодулирующим, антиоксидантным, антимуtagenным, гипотензивным, противомикробным и другим действием. Антирадикальные свойства молока обусловлены наличием казеина и сывороточных белков и, в меньшей степени, присутствием витаминно-минерального компонента. Антиоксидантная активность (АОА) нативных белков и пептидов связана с восстанавливающими свойствами аминокислотных радикалов [6]. Биологическое явление подавления мутационного процесса выражается в снижении спонтанного и индуцированного мутирования под воздействием природных и синтетических соединений. Как правило, антимуtagenный потенциал белков молока и пептидов оценивают в тесте Эймса, основанном на учете частоты обратных мутаций к прототрофности по гистидину для штаммов *Salmonella typhimurium* [7].

Актуальность работы обусловлена получением специализированных продуктов питания с заданными белково-пептидным составом и биологически активными свойствами. Научная новизна заключается в выявлении новых данных о радикал-восстанавливающем действии, антимуtagenных и антигенных свойствах ферментативных гидролизатов молочной сыворотки и молозива.

Цель работы – сравнительное исследование продуктов гидролиза молочной сыворотки и молозива сериновой протеазой (алкалазой), определение биологически активных свойств полученных частичных гидролизатов.

Объекты и методы исследования. Объектами исследования являлись экспериментальные образцы гидролизованных сывороточных белков и молозива, предметом исследования – белково-пептидный состав, радикал-восстанавливающие и антигенные свойства, антимуtagenный эффект частичных гидролизатов молочной сыворотки и молозива.

Получение частичных ферментативных гидролизатов белков молочной сыворотки и молозива. В работе применяли концентрат сывороточных белков, полученный методом ультрафильтрации (КСБ–УФ–80, ТУ ВУ 100377914.550–2008), молозиво сухое обезжиренное (ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт молочной промышленности», г. Москва, Российская Федерация) и сериновую эндопептидазу (алкалаза, КФ 3.4.21.62, протеаза из *Bacillus licheniformis*, активность 2,64 Е/г; Sigma, США). Ферментативную реакцию проводили при соотношении фермент/субстрат 1 %, активной кислотности среды 8 ед. рН, температуре 50 °С в течение 3–4 ч; протеазу инактивировали путем нагревания при температуре 90 °С в течение 10 мин. Для фрак-

ционирования гидролизата молозива применяли фильтры Spin-X UF Concentrator 20 (Corning, Англия) с разделяющей способностью 10 кДа.

Глубину протеолиза белков молока контролировали с использованием ДСН-электрофореза в полиакриламидном геле [8]. Содержание общего азота в исходных образцах и ферментативных гидролизатах определяли по СТБ ISO 8968–1–2008, массовую долю (м. д.) сухого вещества – по ГОСТ 3626–76 (п. 3).

АОА опытных образцов определяли флуориметрическим методом. *ORAC (Oxygen Radical Absorbance Capacity)-метод* основан на измерении уменьшения интенсивности флуоресценции флуоресцеина (ФЛ), что наблюдается при его связывании с кислородными радикалами. Антиоксиданты в реакционной среде, взаимодействуя с радикалами, замедляют свободнорадикальное окисление ФЛ. Степень уменьшения флуоресценции – это мера степени деградации ФЛ под воздействием кислородных радикалов. Подход, использованный в работе, основан на определении АОА образцов по их способности связывать свободные радикалы, образованные в системе Фентона. В экспериментальной работе применяли методику, описанную в статье Е. И. Тарун (2014) [9].

Антимутагенную активность гидролизата молочной сыворотки и ультрафильтрата гидролизата молозива (без ингибиторов протеаз) определяли в модифицированном тесте Эймса по [10]. В краткосрочном тесте для изучения антимутагенных свойств в качестве тест-моделей использовали индикаторные штаммы *Salmonella typhimurium* TA 98 и TA 100. В качестве прямых мутагенов применяли этидиум бромид для штамма *S. typhimurium* TA 98 и азид натрия для штамма TA 100. Антимутагенную активность оценивали в ряду концентраций гидролизата молочной сыворотки 1,88–30 мкг и гидролизата молозива 33–8700 мкг на чашку ($n \geq 3$). Уровень снижения мутирования (I_m , %) рассчитывали по формуле $I_m = (100 - N_1/N_2) \cdot 100$, где N_1 – число ревертантов в опыте, N_2 – число ревертантов в позитивном контроле. Для проверки статистической значимости результатов проводили расчет по методу множественных сравнений Даннетта [11].

Для оценки антигенных свойств белков молока и продуктов их протеолиза применяли *двойную радиальную иммунодиффузию в агарозном геле* (по Ухтерлони) с использованием кроличьей антисыворотки (Ас) к β -лг. Метод основан на образовании гетеромерных комплексов «антиген–антитело», формирующих преципитат в агарозном геле в результате встречной диффузии Ас и компонентов раствора белка/гидролизата, анализируемых на содержание бивалентных антигенных детерминант [12].

Результаты и их обсуждение. С применением различных методических подходов проведено исследование белкового компонента частичных гидролизатов молочной сыворотки и молозива, изучены их биологически активные свойства (в частности, антирадикальный потенциал, антимутагенный и антигенный эффекты).

Молекулярно-массовое распределение продуктов ферментативного гидролиза белков молока алкалазой определено с применением денатурирующего электрофореза в полиакриламидном геле. На электрофореграмме отражен типичный состав молочной сыворотки (рис. 1, а, дорожка 2): преобладающими белками являлись β -лг (молекулярная масса 18 кДа) и α -ла (14 кДа), обнаружены БСА (66 кДа), ЛФ (80 кДа), иммуноглобулины (Igs, 50 кДа) и следовые количества казеина (19–25 кДа). Для образцов нативного молозива (рис. 1, б, дорожка 2) показано относительно высокое содержание Igs, сопоставимое с ним количество казеина, наличие α -ла, β -лг и других белков сывороточной фракции (БСА и ЛФ). В гидролизате молочной сыворотки установлен практически полный протеолиз β -лг, α -ла и минорных белков на промежуточные пептиды (рис. 1, а, дорожка 3). В гидролизате молозива выявлены многочисленные продукты частичного протеолиза Igs, установлено расщепление казеиновой фракции, а также α -ла, β -лг и минорных сывороточных белков (рис. 1, б, дорожка 3). Данные образцы являются частичными ферментативными гидролизатами белков молока.

Согласно результатам определения общего белка в гидролизованных образцах и соответствующих ультрафильтратах, в гидролизате молочной сыворотки содержится около 98 % фракции с $m_r \leq 10$ кДа, в расщепленном молозиве – 29,1 %. В соответствии с проведенными ранее исследованиями [13, 14] и полученными в настоящей работе экспериментальными данными

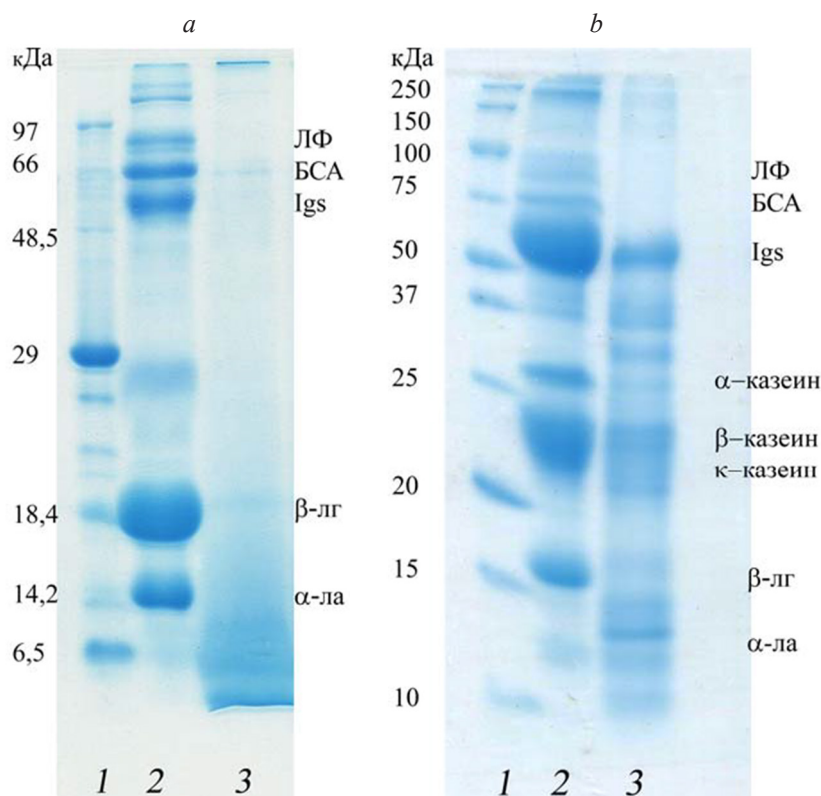


Рис. 1. ДСН-электрофореграмма опытного образца гидролизата молочной сыворотки (а) и гидролизата молозива (b) (а: 1 – маркер, 2 – молочная сыворотка (контроль), 3 – гидролизат сывороточных белков; б: 1 – маркер, 2 – обезжиренное молозиво (контроль), 3 – гидролизат обезжиренного молозива)

Fig. 1. SDS-electrophoregram of the whey hydrolysate test sample (a) and colostrum hydrolysate (b) (a: 1 – marker, 2 – whey (control), 3 – hydrolysate of whey proteins; b: 1 – marker, 2 – skimmed colostrum (control), 3 – hydrolysate of skimmed colostrum)

алкалаза за счет широкой сайт-специфичности обеспечивает расщепление казеина и преобладающих сывороточных белков на короткоцепочечные пептиды. Наряду с этим в гидролизате молозива содержатся продукты протеолиза иммуноглобулиновой фракции с молекулярной массой >10 кДа. Следовательно, для экспериментального образца молочной сыворотки, расщепленного алкалазой, характерна бóльшая глубина гидролиза белковых субстратов, чем в ферментативной реакции с молозивом.

Антирадикальная активность образцов нативного и гидролизованного молозива согласно данным ORAC-метода. АОА экспериментальных образцов определена по их способности связывать свободные радикалы, что приводит к замедлению свободнорадикального окисления ФЛ. В соответствии с полученными данными строили графики зависимости интенсивности флуоресценции от концентрации сухого вещества в анализируемых образцах. Возрастание ингибирования свободнорадикального окисления ФЛ от 20 до 90 % отмечено при внесении в систему 0,1–1000 мкг/см³ нативных КСБ и обезжиренного молозива, 0,1–500 мкг/см³ экспериментальных образцов гидролизатов молочной сыворотки и молозива. Далее определяли концентрацию пробы IC₅₀, соответствующую 50 %-ному подавлению флуоресценции.

Содержание белка в образцах нативного и гидролизованного обезжиренного молозива составило 28,7–31,3 мг/см³, тогда как соотношение белка к сухому веществу – 50,8–55,3 %. Кроме того, м. д. белка в концентрате сывороточных белков и соответствующем ферментативном гидролизате достигала 88,4–90,2 %, а соотношение белок/сухое вещество – 95,2–97,1 %. В связи с этим уровень АОА рассчитывали как на содержание сухого вещества, так и на содержание белка, чтобы объективно оценить вклад белковой и небелковой составляющих.

В табл. 1 представлены результаты сравнительного анализа радикал-восстанавливающей активности исходных и гидролизованных образцов молочной сыворотки и молозива.

Т а б л и ц а 1. Характеристика антиоксидантных свойств исходных образцов, гидролизатов молочной сыворотки и молозива

T a b l e 1. Characteristic of antioxidant properties of initial samples, whey and colostrum hydrolysates

Образец	IC ₅₀ , мкг (сухого вещества)/см ³	IC ₅₀ , мкг (белка)/см ³
Молочная сыворотка: контроль (без алкалазы)	85,6 ± 4,2	83,12 ± 4,1
гидролизат белков молочной сыворотки	31,1 ± 2,2	29,6 ± 2,1
Обезжиренное молозиво: контроль (без алкалазы)	180,0 ± 2,2	99,5 ± 1,2
гидролизат обезжиренного молозива	35,7 ± 1,5	18,1 ± 0,7

Значение IC₅₀ для образца исходной молочной сыворотки составило 85,6 ± 4,2 мкг (сухого вещества)/см³ и 83,12 ± 4,1 мкг (белка)/см³, тогда как для гидролизованных сывороточных белков – 31,1 ± 2,2 и 29,6 ± 2,1 соответственно. В результате ферментативной реакции с алкалазой антирадикальная активность гидролизата молочной сыворотки возросла в 2,8 раза. Наряду с этим значение IC₅₀ для образца нативного обезжиренного молозива составило 180,0 ± 2,2 мкг (сухого вещества)/см³ и 99,5 ± 1,2 мкг (белка)/см³. После гидролиза алкалазой антиоксидантный потенциал увеличился в 5 раз (в расчете на сухое вещество); показатель IC₅₀ достигал 35,7 ± 1,5 мкг (сухого вещества)/см³ и 18,1 ± 0,7 мкг (белка)/см³. В расчете на содержание сухого вещества для полученных гидролизатов молочной сыворотки и молозива показан сопоставимый уровень антирадикальной активности. В случае расчета на содержание белка отмечено превышение АОА гидролизованного молозива в 1,6 раза по сравнению с продуктами гидролиза КСБ.

Согласно данным В. N. P. Sah с соавт. (2014) [7], изучены антиоксидантные и антимуtagenные свойства пептидных фракций из образцов йогурта, полученных путем ферментации молока комбинациями пробиотических молочнокислых бактерий *Lb. acidophilus* (ATCC® 4356™), *Lb. casei* (ATCC® 393™) и *Lb. paracasei* subsp. *paracasei* (ATCC® BAA52™). При определении АОА оценивали восстановление катион-радикала (ABTS^{•+}, полученного на основе диаммониевой соли 2,2'-азино-бис[3-этилбензтиазолин-6-сульфоновой кислоты]). Увеличение степени расщепления белков молока коррелировало с возрастанием их антирадикальных свойств.

С использованием ORAC-метода для ультрафильтратов гидролизатов сывороточных белков (пептидных фракций с молекулярной массой <5 кДа), полученных с применением алкалазы, нейтразы, флейворзима и Cologase PP, также отмечен высокий антирадикальный потенциал по сравнению с нерасщепленным белком [15]. Для гидролизатов сывороточных белков алкалазой установлены протон-донорные свойства и способность ингибировать окисление липидов [16].

В работе В. Hernández-Ledesma с соавт. (2007) [17] с применением системы «ABTS^{•+}–тролокс» определена радикал-восстанавливающая активность ультрафильтратов (3 кДа) 8 гидролизованных композиций для детского питания, содержащих различные соотношения казеина и сывороточных белков. Так, после гидролиза пепсином и панкреатином и ультрафильтрации значения IC₅₀ достигали 60,11–198,11 мкг (белка)/см³. Согласно исследованию N. S. Oh с соавт. (2014) [18] для нативных белков молока и гидролизатов алкалазой также показан различный уровень АОА. При восстановлении ABTS-радикала значения IC₅₀ исходного и гидролизованного КСБ составили 395 ± 38 и 2,1 ± 0,3 мг/см³ соответственно, а в случае казеината натрия – 47,2 ± 0,8 и 1,17 ± 0,03 мг/см³. В целом, для обоих белковых субстратов установлено значительное увеличение антирадикального потенциала после гидролиза алкалазой.

Согласно литературным источникам [7, 15–18] и собственным экспериментальным данным, уровень антирадикальной активности определяется глубиной протеолиза, а также качественным и количественным составом белкового компонента. По итогам экспериментальной работы показано возрастание антиоксидантных свойств гидролизованных белков молочной сыворотки и молозива в 2,8 и 5,0 раза соответственно.

Антимуtagenные свойства экспериментальных образцов гидролизата сывороточных белков и гидролизата молозива (пептидной фракции с $m_r \leq 10$ кДа). Выявлено, что продукты протеолиза молочной сыворотки и молозива в диапазоне концентраций 1,88–30 и 33–8700 мкг на чашку

соответственно не проявляли бактериостатический или бактерицидный эффект в отношении тест-моделей *S. typhimurium* TA 98 и TA 100, что могло бы привести к получению ложноположительных результатов. Статистически значимое снижение индуцированного мутирования установлено для всех вариантов эксперимента с использованием опытных образцов гидролизатов. Выявленные различия в числе ревертантов в контроле и опыте были статистически достоверны ($p < 0,05$) при внесении в тест-систему исследуемых образцов гидролизатов, что отражено в табл. 2–5.

Наиболее выраженный эффект снижения уровня мутирования отмечен в экспериментах с опытным образцом гидролизата молочной сыворотки, что составило 15,7–49,2 % для штамма *S. typhimurium* TA 98 и 18,8–52,1 % для штамма TA 100. В случае гидролизата молозива эффект снижения индуцированного мутирования при тестировании достигал 10,0–29,6 % на штамме *S. typhimurium* TA 98 и 12,5–32,4 % на штамме TA 100.

Согласно данным литературы, М. В. Е. Turbay с соавт. (2012) [19] изучали биологически активные свойства α - и β -казеина, ферментированного термофильными молочнокислыми бактериями *Lactobacillus delbrueckii* ssp. *lactis* CRL 581. Показано снижение мутагенного действия 4-нитрохинолин-1-оксида на *S. typhimurium* TA 98 и TA 100 при внесении в тест-систему гидролизатов α - и β -казеина. Как упоминалось выше, в исследовании В. N. P. Sah с соавт. (2014) [7] определены антимутагенные и антиоксидантные свойства пептидных фракций из образцов йогурта. Образцы вносили в концентрациях 10, 50 и 100 мкг смеси пептидов на чашку; в качестве мутагена использовали азид натрия (0,1–5,0 мкг на чашку). Для пептидных фракций со степенью гидролиза 5,38–11,91 % снижение индуцированного мутирования составило 15,87–26,35 %. Увеличение степени гидролиза белков молока коррелировало с возрастанием антимутагенных и антирадикальных свойств.

Т а б л и ц а 2. Статистическая оценка антимутагенной активности опытного образца гидролизата молочной сыворотки в тесте Эймса на штамме *S. typhimurium* TA 98

T a b l e 2. Statistical evaluation of antimutagenic activity of the whey hydrolysate test sample by the Ames test performed on the strain *S. typhimurium* TA 98

К-во образца, мкг на чашку	К-во ревертантов, $x_{cp} \pm \sigma$	Уровень снижения мутирования, %
30	97 ± 6	49,2
15	105 ± 12	45,0
7,5	116 ± 5	39,3
3,75	147 ± 12	23,0
1,88	161 ± 33	15,7
0	21 ± 2	–
Контроль позитивный	191 ± 12	–

П р и м е ч а н и е. Мутаген – этидиум бромид, 10 мкг на чашку. Ответ штамма на мутаген – в стандартных пределах.

Т а б л и ц а 3. Статистическая оценка антимутагенной активности опытного образца гидролизата молочной сыворотки в тесте Эймса на штамме *S. typhimurium* TA 100

T a b l e 3. Statistical evaluation of antimutagenic activity of the whey hydrolysate test sample by the Ames test performed on the strain *S. typhimurium* TA 100

К-во образца, мкг на чашку	К-во ревертантов, $x_{cp} \pm \sigma$	Уровень снижения мутирования, %
30	346 ± 11	52,1
15	368 ± 25	49,0
7,5	454 ± 61	37,1
3,75	541 ± 52	25,1
1,88	586 ± 53	18,8
0	98 ± 2	–
Контроль позитивный	722 ± 75	–

П р и м е ч а н и е. Мутаген – азид натрия, 10 мкг на чашку. Ответ штамма на мутаген – в стандартных пределах.

Т а б л и ц а 4. Статистическая оценка антимутагенной активности опытного образца гидролизата молозива в тесте Эймса на штамме *S. typhimurium* TA 98

T a b l e 4. Statistical evaluation of antimutagenic activity of the colostrum hydrolysate test by the Ames test performed on the strain *S. typhimurium* TA 98

К-во образца, мкг на чашку	К-во ревертантов, $\bar{x} \pm \sigma$	Уровень снижения мутирования, %
8700	176 ± 6	29,6
2175	191 ± 12	23,6
544	197 ± 5	21,2
136	211 ± 12	15,6
33	225 ± 9	10,0
0	21 ± 2	–
Контроль позитивный	250 ± 23	–

П р и м е ч а н и е. Мутаген – этидиум бромид, 10 мкг на чашку. Ответ штамма на мутаген – в стандартных пределах.

Т а б л и ц а 5. Статистическая оценка антимутагенной активности опытного образца гидролизата молозива в тесте Эймса на штамме *S. typhimurium* TA 100

T a b l e 5. Statistical evaluation of antimutagenic activity of the colostrum hydrolysate test sample (hydrolysis with alcalase) by the Ames test performed on the strain *S. typhimurium* TA 100

К-во образца, мг на чашку	К-во ревертантов, $\bar{x} \pm \sigma$	Уровень снижения мутирования, %
8700	588 ± 23	32,4
2175	617 ± 24	29,1
544	696 ± 27	20,0
136	713 ± 13	18,0
33	761 ± 17	12,5
0	88 ± 7	–
Контроль позитивный	870 ± 56	–

П р и м е ч а н и е. Мутаген – азид натрия, 10 мкг на чашку. Ответ штамма на мутаген – в стандартных пределах.

В соответствии с данными литературы [7, 19] и полученными нами результатами показано возрастание антимутагенного потенциала гидролизованных белков молока. Наряду с сопоставимым количеством фракции с молекулярной массой 10 кДа в экспериментальных образцах (гидролизатах сывороточных белков и молозива) более высокий антимутагенный эффект установлен для гидролизата белков молочной сыворотки.

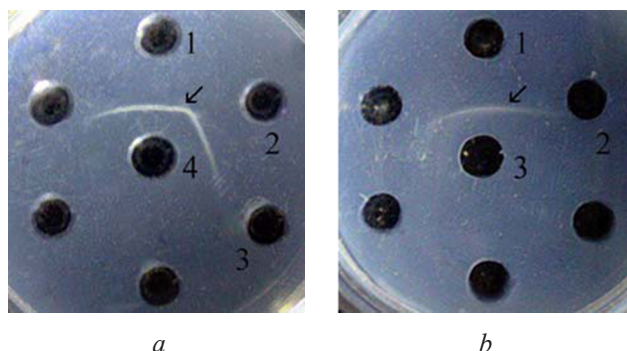


Рис. 2. Анализ антигенных свойств гидролизатов молозива (а) и молочной сыворотки (b) в реакции двойной радиальной иммунодиффузии (а: 1 – β -лг (белок-антиген, контроль), 2 – обезжиренное молозиво (контроль, без фермента), 3 – гидролизат обезжиренного молозива (внесение алкалазы), 4 – Ас против β -лг; b: 1 – молочная сыворотка (контроль, без фермента), 2 – гидролизат молочной сыворотки (внесение алкалазы), 3 – Ас против β -лг). Стрелкой указан преципитат

Fig. 2. Analysis of antigenic properties of colostrum hydrolysate (a) and whey hydrolysate (b) in reaction of the double radial immunodiffusion (a: 1 – β -lg (protein-antigen, control), 2 – skimmed colostrum (control, without enzyme), 3 – hydrolysate of skimmed colostrum (addition of alcalase), 4 – As against β -lg; b: 1 – whey (control, without enzyme), 2 – whey hydrolysate (addition of alcalase), 3 – As against β -lg). Arrow indicates the precipitate

Антигенные свойства одного из основных аллергенов молока (β -лг) до и после гидролиза молочной сыворотки и молозива алкалазой. В ходе эксперимента определяли наличие бивалентных антигенных детерминант β -лг в образцах нативных и гидролизованных молочной сыворотки и молозива (рис. 2). Преципитат обнаружен в реакции антисыворотки с образцом нативного молозива (рис. 2, а, 2) и молочной сыворотки (рис. 2, б, 1). Вместе с тем β -лг расщепляется алкалазой и не выявляется иммунохимически в гидролизате молозива (рис. 2, а, 3) и сывороточных белков (рис. 2, б, 2), что подтверждается результатами ДСН-электрофоретического анализа (см. рис. 1).

Так, опытные образцы гидролизатов не содержат нативный β -лг, обладающий высоким аллергенным потенциалом. На основании экспериментальных данных и проведенных ранее исследований [13] установлено, что применение высокоактивной эндопептидазы (алкалазы) обеспечивает получение гипоаллергенного белкового компонента на основе молочной сыворотки и молозива.

Заключение. Проведено сравнительное исследование продуктов протеолиза молочной сыворотки и обезжиренного молозива алкалазой, охарактеризованы антиоксидантные, антимуtagenные и антигенные свойства полученных частичных гидролизатов. Ферментативный гидролизат молочной сыворотки представлен пептидным компонентом с молекулярной массой ≤ 10 кДа, тогда как в гидролизате молозива обнаружена высокомолекулярная фракция частично расщепленных иммуноглобулинов. Показано, что антимуtagenный эффект и уровень антиоксидантной активности зависят как от глубины протеолиза, так и от состава белкового компонента опытных образцов. Установлено возрастание антиоксидантных свойств гидролизованных белков молочной сыворотки и молозива в 2,8 и 5,0 раза соответственно. Наиболее выраженный антимуtagenный эффект при тестировании отмечен для гидролизата молочной сыворотки: 15,7–49,2 % на штамме *S. typhimurium* TA 98 и 18,8–52,1 % на штамме TA 100. По данным ДСН-электрофореза и реакции иммунопреципитации, в опытных образцах не выявлен нативный β -лг, являющийся одним из основных аллергенов коровьего молока. Перспективным является применение гидролизованного молозива наряду с достаточно широким использованием частичных гидролизатов молочной сыворотки в качестве белкового компонента специализированных продуктов диетического профилактического питания.

Список использованных источников

1. Schaafsma, G. Safety of protein hydrolysates, fractions thereof and bioactive peptides in human nutrition / G. Schaafsma // Eur. J. Clin. Nutr. – 2009. – Vol. 63, N 10. – P. 1161–1168. <https://doi.org/10.1038/ejcn.2009.56>
2. Sánchez, A. Bioactive peptides: a review / A. Sánchez, A. Vázquez // J. Food Safety. – 2017. – Vol. 1, N 1. – P. 29–46. <https://doi.org/10.1093/fqsafe/fyx006>
3. Conte, F. A study on the quality of bovine colostrum: physical, chemical and safety assessment / F. Conte, S. Scarantino // Int. Food Res. J. – 2013. – Vol. 20, N 2. – P. 925–931.
4. El-Agamy, E. I. The challenge of cow milk protein allergy / E. I. El-Agamy // Small Rumin. Res. – 2007. – Vol. 68, N 1–2. – P. 64–72. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2006.09.016>
5. Wal, J.-M. Bovine milk allergenicity / J.-M. Wal // Ann. Allergy Asthma Immunol. – 2004. – Vol. 93, N 5. – P. S2–S11. [https://doi.org/10.1016/s1081-1206\(10\)61726-7](https://doi.org/10.1016/s1081-1206(10)61726-7)
6. Antioxidant capacity of cow milk, whey and deproteinized milk / A. Zulueta [et al.] // Int. Dairy J. – 2009. – Vol. 19, N 6–7. – P. 380–385. <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2009.02.003>
7. Effect of probiotics on antioxidant and antimutagenic activities of crude peptide extract from yogurt / B. N. P. Sah [et al.] // Food Chem. – 2014. – Vol. 156, N 1. – P. 264–270. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.01.105>
8. Остерман, Л. А. Методы исследования белков и нуклеиновых кислот: электрофорез и ультрацентрифугирование / Л. А. Остерман. – М.: Наука, 1981. – 288 с.
9. Тарун, Е. И. Сравнение антиоксидантных активностей галловой, кофейной и хлорогеновой кислот / Е. И. Тарун // Тр. БГУ. Физиологические, биохимические и молекулярные основы функционирования биосистем. – 2014. – Т. 9, ч. 1. – С. 186–191.
10. Дудчик, Н. В. Количественная оценка антимуtagenной активности растительной композиции в краткосрочном тесте / Н. В. Дудчик // Здоровье и окружающая среда. – 2014. – Т. 1, № 24. – С. 218–221.
11. Гланц, С. Медико-биологическая статистика / С. Гланц; пер. с англ. Ю. А. Данилова; под ред. Н. Е. Бузикашвили, Д. В. Самойлова. – М.: Практика, 1999. – 459 с.
12. Иммунологические методы / Х. Амброзиус [и др.]; под ред. Г. Фримеля; пер. с нем. А. П. Тарасова. – М.: Медицина, 1987. – 472 с.
13. Halavach, T. M. Enzymatic hydrolysis of milk proteins as a basis of specialized food products biotechnology / T. M. Halavach, V. P. Kurchenko, A. I. Albulov // Nauka i Studia. – 2016. – Vol. 3. – P. 1196–1207.

14. Способ получения гидролизата белков молока (варианты): пат. 16161 Респ. Беларусь, МПК А 23 J 3/34, А 23 J 1/20, С 12 N 1/20 / Т. Н. Головач, Н. К. Жабанос, Н. Н. Фурик, В. П. Курченко; заявитель РУП «Институт мясо-молочной промышленности». – N а 20101723; заявл. 2010.11.30; опубл. 2012.08.30 // Афіцыйны бюл. / Нац. цэнтр інтэлектуал. уласнасці. – 2012. – N 4. – С. 58–59.

15. O’Keefe, M. B. Antioxidant effects of enzymatic hydrolysates of whey protein concentrate on cultured human endothelial cells / M. B. O’Keefe, R. J. FitzGerald // *Int. Dairy J.* – 2014. – Vol. 36, N 2. – P. 128–135. <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2014.01.013>

16. Reducing and radical-scavenging activities of whey protein hydrolysates prepared with Alcalase / X. Peng [et al.] // *Int. Dairy J.* – 2010. – Vol. 20, N 5. – P. 360–365. <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2009.11.019>

17. Identification of bioactive peptides after digestion of human milk and infant formula with pepsin and pancreatin / B. Hernández-Ledesma [et al.] // *Int. Dairy J.* – 2007. – Vol. 17, N 1. – P. 42–49. <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2005.12.012>

18. The dual effects of Maillard reaction and enzymatic hydrolysis on the antioxidant activity of milk proteins / N. S. Oh [et al.] // *J. Dairy Sci.* – 2013. – Vol. 96, N 8. – P. 4899–4911. <https://doi.org/10.3168/jds.2013-6613>

19. β -Casein hydrolysate generated by the cell envelope-associated proteinase of *Lactobacillus delbrueckii* ssp. *lactis* CRL 581 protects against trinitrobenzene sulfonic acid-induced colitis in mice / M. B. E. Turbay [et al.] // *J. Dairy Sc.* – 2012. – Vol. 95, N 3. – P. 1108–1118. <https://doi.org/10.3168/jds.2011-4735>

References

1. Schaafsma G. Safety of protein hydrolysates, fractions thereof and bioactive peptides in human nutrition. *European Journal of Clinical Nutrition*, 2009, vol. 63, no. 10, pp. 1161–1168. <https://doi.org/10.1038/ejcn.2009.56>

2. Sánchez A., Vázquez A. Bioactive peptides: a review. *Journal of Food Safety*, 2017, vol. 1, no. 1, pp. 29–46. <https://doi.org/10.1093/fqsafe/fyx006>

3. Conte F., Scarantino S. A study on the quality of bovine colostrum: physical, chemical and safety assessment. *International Food Research Journal*, 2013, vol. 20, no. 2, pp. 925–931.

4. El-Agamy E. I. The challenge of cow milk protein allergy. *Small Ruminant Research*, 2007, vol. 68, no. 1–2, pp. 64–72. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2006.09.016>

5. Wal J.-M. Bovine milk allergenicity. *Annals of Allergy, Asthma and Immunology*, 2004, vol. 93, no. 5, pp. S2–S11. [https://doi.org/10.1016/s1081-1206\(10\)61726-7](https://doi.org/10.1016/s1081-1206(10)61726-7)

6. Zulueta A., Maurizi A., Frígola A., Esteve M. J., Coli R., Burini G. Antioxidant capacity of cow milk, whey and deproteinized milk. *International Dairy Journal*, 2009, vol. 19, no. 6–7, pp. 380–385. <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2009.02.003>

7. Sah B. N. P., Vasiljevic T., McKechnie S., Donkor O. N. Effect of probiotics on antioxidant and antimutagenic activities of crude peptide extract from yogurt. *Food Chemistry*, 2014, vol. 156, no. 1, pp. 264–270. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.01.105>

8. Osterman L. A. *Methods for studying proteins and nucleic acids: electrophoresis and ultracentrifugation*. Moscow, Nauka Publ., 1981. 288 p. (in Russian).

9. Tarun E. I. Comparison of antioxidant activities of gallic, coffee and chlorogenic acids. *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Fiziologicheskie, biokhimiicheskie i molekulyarnye osnovy funkcionirovaniya biosistem* [Proceedings of the Belarusian State University. Physiological, biochemical and molecular bases of functioning of biosystems], 2014, vol. 9, pt. 1, pp. 186–191 (in Russian).

10. Dudchik N. V. Quantitative evaluation of antimutagenic activity of plant composition in a short-term test. *Zdorov’e i okruzhayushchaya sreda* [Health and Environment], 2014, vol. 1, no. 24, pp. 218–221 (in Russian).

11. Glantz S. A. *Primer of Biostatistics. 4th ed.* New York, McGraw-Hill Inc., 1997. 473 p. (Russ. ed.: Glants S. *Mediko-biologicheskaya statistika*. Moscow, Praktika Publ., 1998. 459 p.).

12. Friemel H. (ed.). *Immunologische Arbeitsmethoden. 3. Aufl.* Jena, VEB Gustav Fischer Verlag, 1984. 522 S. (Russ. ed.: Frimel’ G. (red.). *Immunologicheskie metody*. Moscow, Meditsina Publ., 1987. 472 p.).

13. Halavach T. M., Kurchenko V. P., Albulov A. I. Enzymatic hydrolysis of milk proteins as a basis of specialized food products biotechnology. *Nauka i Studia*, 2016, vol. 3, pp. 1196–1207.

14. Golovach T. N., Zhabanos N. K., Furik N. N., Kurchenko V. P. *Method for preparation of milk protein hydrolysate (variants)*. Patent Republic of Belarus, no. 16161, 2012 (in Russian).

15. O’Keefe M. B., FitzGerald R. J. Antioxidant effects of enzymatic hydrolysates of whey protein concentrate on cultured human endothelial cells. *International Dairy Journal*, 2014, vol. 36, no. 2, pp. 128–135. <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2014.01.013>

16. Peng X., Kong B., Xia X., Liu Q. Reducing and radical-scavenging activities of whey protein hydrolysates prepared with Alcalase. *International Dairy Journal*, 2010, vol. 20, no. 5, pp. 360–365. <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2009.11.019>

17. Hernández-Ledesma B., Quirós A., Amigo L., Recio I. Identification of bioactive peptides after digestion of human milk and infant formula with pepsin and pancreatin. *International Dairy Journal*, 2007, vol. 17, no. 1, pp. 42–49. <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2005.12.012>

18. Oh N. S., Lee H. A., Lee J. Y., Joung J. Y., Lee K. B., Kim Y., Lee K. W., Kim S. H. The dual effects of Maillard reaction and enzymatic hydrolysis on the antioxidant activity of milk proteins. *Journal of Dairy Science*, 2013, vol. 96, no. 8, pp. 4899–4911. <https://doi.org/10.3168/jds.2013-6613>

19. Turbay M. B. E., de Moreno de LeBlanc A., Perdígón G., Savoy de Giori G., Hebert E. M. β -Casein hydrolysate generated by the cell envelope-associated proteinase of *Lactobacillus delbrueckii* ssp. *lactis* CRL 581 protects against trinitrobenzene sulfonic acid-induced colitis in mice. *Journal of Dairy Science*, 2012, vol. 95, no. 3, pp. 1108–1118. <https://doi.org/10.3168/jds.2011-4735>

Информация об авторах

Головач Татьяна Николаевна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: halavachtn@gmail.com

Тарун Екатерина Ивановна – канд. хим. наук, доцент. Международный государственный экологический институт им. А. Д. Сахарова БГУ (ул. Долгобродская, 23/1, 220070, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: ktarun@tut.by

Дудчик Наталья Владимировна – д-р биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Научно-практический центр гигиены (ул. Академическая, 8, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: n_dudchik@tut.by

Романович Роман Витальевич – студент. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: muninn@tut.by

Бубра Илона Александровна – студент. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: ilona.bubra96@gmail.com

Курченко Владимир Петрович – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kurchenko@tut.by

Information about the authors

Tatsiana M. Halavach – Ph. D. (Biol.), Senior researcher. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: halavachtn@gmail.com

Ekaterina I. Tarun – Ph. D. (Chem.), Assistant Professor. International Sakharov Environmental Institute of Belarusian State University (23/1, Dolgobrodskaya Str., 220070, Republic of Belarus). E-mail: tarun@tut.by

Natalia V. Dudchik – D. Sc. (Biol.), Assistant Professor, Head of the Laboratory. Scientific Practical Centre of Hygiene (8, Akademicheskaya Str., 220012, Republic of Belarus). E-mail: n_dudchik@tut.by

Roman V. Romanovich – Student. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: muninn@tut.by

Ilona A. Bubra – Student. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: ilona.bubra96@gmail.com

Vladimir P. Kurchenko – Ph. D. (Biol.), Assistant Professor, Head of the Laboratory. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kurchenko@tut.by

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 579.62; 578.74
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-419-425>

Поступила в редакцию 22.01.2018
Received 22.01.2018

Л. М. Кравченко, К. В. Кудин, В. А. Прокулевич

Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОНСТРУКЦИЯ ДЛЯ СОЗДАНИЯ ДНК-ВАКЦИНЫ ПРОТИВ РЕПРОДУКТИВНО-РЕСПИРАТОРНОГО СИНДРОМА СВИНЕЙ

Аннотация. Серьезный экономический ущерб свиноводству по всему миру наносит репродуктивно-респираторный синдром свиней (РРС). Это вирусное инфекционное заболевание, против которого живые ослабленные и инактивированные вакцины не всегда успешны. В связи с этим надежды на повышение эффективности профилактики данного заболевания связывают с разработкой нового типа препаратов – ДНК-вакцин, которые способны индуцировать развитие как клеточного, так и гуморального иммунного ответа. Такие вакцины состоят из плазмидного или вирусного вектора, в который встроены гены потенциально иммуногенных белков возбудителя инфекционного заболевания. Экспрессия этих генов осуществляется в клетках вакцинированного животного, что приводит к синтезу белков-антигенов, которые индуцируют запуск иммунного ответа.

Представленная в данной работе генетическая конструкция, разработанная на основе коммерческого плазмидного вектора pVAX1, может быть использована для создания ДНК-вакцины против РРС. Модифицированный вектор содержит открытые рамки считывания двух структурных белков вируса РРС, участок гена инвариантной цепи, кодирующий сигнал лизосомной локализации, а также регуляторные элементы, необходимые для экспрессии клонированных генов в клетках млекопитающих.

Ключевые слова: репродуктивно-респираторный синдром свиней, ДНК-вакцина, инвариантная цепь, МНС II, генетическая конструкция

Для цитирования: Кравченко, Л. М. Генетическая конструкция для создания ДНК-вакцины против репродуктивно-респираторного синдрома свиней / Л. М. Кравченко, К. В. Кудин, В. А. Прокулевич // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 4. – С. 419–425. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-419-425>

L. M. Kravchenko, K. V. Kudzin, U. A. Prakulevich

Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

DESIGN OF GENETIC CONSTRUCTION FOR CREATION DNA VACCINE AGAINST PORCINE REPRODUCTIVE AND RESPIRATORY SYNDROME

Abstract. The porcine reproductive and respiratory syndrome (PRRS) caused the serious economic damage to swine breeding around the world. It is a viral infective disease against which live attenuated and inactivated vaccines are not always successful. Development of new types of drugs such as DNA vaccines is necessary for improving the protection against the virus. DNA vaccines induce the development of both a cellular and humoral immune response. Such vaccines consist of a plasmid or viral vector with genes of potentially immunogenic proteins. The expression of these genes realized in cells of the vaccinated animal. It leads to the synthesis of antigen proteins triggering the immune response. The purpose of this work is to create a genetic construction that can be used as DNA vaccine against PRRS virus. The construction consists of the commercial vector pVAX1 and open reading frame of two structural proteins of PRRS virus, a lysosomal localization signal sequence of the invariant chain gene and regulatory elements necessary for the expression of cloned genes in mammalian cells.

Keywords: porcine reproductive and respiratory syndrome, DNA vaccine, invariant chain, MHC II, genetic construction

For citation: Kravchenko L. M., Kudzin K. V., Prakulevich U. A. Design of genetic construction for creation DNA vaccine against porcine reproductive and respiratory syndrome. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 4, pp. 419–425 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-419-425>

Введение. В ветеринарной практике для защиты и снижения заболеваемости животных инфекциями вирусной этиологии используются живые аттенуированные и инактивированные вакцины. Однако такие препараты имеют свои недостатки, в частности инактивированные вакцины обладают относительно низкой эффективностью, так как зачастую вызывают развитие только

антителозависимого ответа без активации цитотоксических Т-лимфоцитов [1]. Использование живых ослабленных вакцин сопряжено с достаточно высоким уровнем риска реверсии к дикому штамму, что сопровождается приобретением вирулентности [2]. В связи с этим большое внимание уделяется разработке инновационных иммунобиологических препаратов, в частности ДНК-вакцин, которые способствуют формированию длительного напряженного иммунитета. Предполагается, что разработка и применение таких вакцин позволит повысить эффективность профилактики как инфекционных заболеваний бактериальной и вирусной этиологии, так и аллергических, аутоиммунных, а также онкологических болезней. Эффективная защитная реакция на внедрение в организм животного различных патогенов обеспечивается ДНК-вакцинами за счет индукции клеточного и гуморального иммунных ответов [3].

ДНК-вакцина представляет собой плазмидный или вирусный вектор, который содержит различные регуляторные элементы, в том числе обеспечивающие экспрессию клонируемых генов в эукариотических клетках. Гены возбудителя инфекционного заболевания встраивают в такой вектор, и рекомбинантная молекула доставляется в организм животного, где в цитоплазме клеток синтезируется белок патогена, который в данном случае выступает в качестве антигена и стимулирует развитие иммунной реакции. Удобство ДНК-вакцин заключается в том, что для иммунизации достаточно небольшого количества препарата [2], а простота конструирования рекомбинантной ДНК и технологичность ее накопления позволяют снизить затраты на производство.

Именно с разработкой ДНК-вакцин связывают большие надежды на успешную борьбу с вирусом репродуктивно-респираторного синдрома свиней (РРСС). Данный вирус является причиной серьезных экономических потерь в свиноводческих хозяйствах по всему миру. Для профилактики РРСС используются традиционные живые модифицированные и убитые вирус-вакцины, но они обладают низкой эффективностью, а против некоторых штаммов вируса вообще бессильны [4, 5]. Против данного синдрома до сих пор не разработаны действенные профилактические и терапевтические меры [6].

Первые случаи заболевания РРСС были зарегистрированы в США в 1987 г., а в 1990 г. вирус обнаружили и в Европе [7]. Инфекционный агент, вызывающий данный синдром, относится к одноцепочечным полиаденилированным (+)РНК вирусам из семейства Arteriviridae. Вирусный геном размером около 15 кБ содержит 10 открытых рамок считывания, которые кодируют биосинтез 22 белков [6]. Генетические различия, выявленные при изучении патогена, позволили выделить два типа вируса РРСС: европейский (тип 1) и североамериканский (тип 2). Генотипы вирусных изолятов, принадлежащих к одному типу, могут отличаться на 20 % вследствие возникающих случайных мутаций и рекомбинаций в РНК [8]. Проникновение вируса в организм животного происходит через слизистые оболочки респираторного, пищеварительного или полового тракта, а размножение – в макрофагах в области ворот инфекции. Клинические проявления синдрома включают респираторные заболевания, нарушение репродукции, аборт, рождение мертвого потомства и высокую смертность молодняка [9].

Исследование экспериментальных ДНК-вакцин на животных показало, что продукты экспрессии вирусных генов, входящих в состав ДНК-вакциновой конструкции, позволяют активировать цитотоксический иммунный ответ [10]. Однако обеспечить эффективный гуморальный иммунитет только за счет синтеза вирусных белков весьма затруднительно: формирующегося уровня антител, как правило, недостаточно для нейтрализации продуктов патогена.

В связи с этим для получения защитной иммунной реакции с участием антител необходимо повысить эффективность презентации кодируемых ДНК-вакциной антигенов соответствующим иммунокомпетентным клеткам – Т-лимфоцитам. Известно, что для запуска антителозависимого иммунного ответа необходимо связывание молекул главного комплекса гистосовместимости класса II (МНС II, major histocompatibility complex), которые расположены на поверхности антигенпредставляющих клеток, с определенными рецепторами Т-лимфоцитов. При этом эффективное взаимодействие с Т-лимфоцитами и их активация наблюдаются только в случае предварительного связывания молекул МНС II с фрагментами чужеродного белка, которое осуществляется в лизосомных компартментах клетки. Молекулы МНС II перемещаются в такие компартменты по транс-Гольджи сети только в комплексе с инвариантной цепью (Ii) [11]. На N-концевой части

белка Ii располагается сигнальная последовательность размером 30 аминокислотных остатков (а. о.), которая способствует направлению пептидов в лизосомы [12]. Предполагается, что присоединение этой сигнальной последовательности к антигенам, кодируемым ДНК-вакциной, позволит обеспечить эффективное взаимодействие с белками МНС II, усилив тем самым их презентацию соответствующим иммунокомпетентным клеткам.

Цель данного исследования – разработка генетической конструкции, которая может стать основой для создания ДНК-вакцины против вируса РРСС.

Материалы и методы исследования. Сконструированная последовательность размером 1323 пары оснований (п. о.) и праймеры к ней (см. таблицу) были синтезированы фирмой Integrated DNA Technologies (США).

Нуклеотидные последовательности вирусных белков и инвариантной цепи брали из базы данных GeneBank: белок М – Gene ID:1494890; GP5 – Gene ID:1494885; Ii – Gene ID:396660.

Основные параметры разработанных праймеров
Basic parameters of the designed primers

Сиквенс праймера 5'→3'	К-во нуклеотидов	Температура плавления, °С	GC, %	Ампликон, п. о.
ACGACTGCTAGCACCATGGAG	21	63,6	57,1	1323
АСТАСТСТСТСГАСТААГГСССГ	22	64,8	59,1	

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в смеси, приготовленной согласно инструкции производителя реагентов (Thermo Fisher Scientific, США), используя программируемый амплификатор Veriti™ (Applied Biosystems, США). Параметры циклов амплификации: первичная денатурация – 5 мин при 94 °С, затем 30 циклов: денатурация при 94 °С – 15 с, отжиг праймеров при 55 °С – 15 с, элонгация при 72 °С – 1,2 мин, заключительная полимеризация при 72 °С – 5 мин.

Для клонирования синтетической последовательности применяли коммерческий плазмидный вектор pVAX1 (Thermo Fisher Scientific, США), позволяющий встраиваемым генам экспрессироваться в клетках млекопитающих.

Бактерии штамма *E. coli* XL-1 Blue (F' Tn10 proA+B+ lacIq Δ(lacZ)M15/recA1 endA1 gyrA96 (Nalr) thi hsdR17 (rk– mk+) glnV44 relA1 lac) из коллекции кафедры молекулярной биологии биологического факультета БГУ использовали для клонирования рекомбинантных плазмид.

Проведение Ca²⁺-зависимой трансформации и электрофорез ДНК осуществляли в соответствии с общепринятыми экспериментальными протоколами [13] с помощью ферментов и буферных систем фирмы Thermo Fisher Scientific (США).

Для выделения рекомбинантной векторной ДНК из клеток *E. coli* использовали реактивы QIAprep Spin MiniPrep Kit (Qiagen, Германия).

Процедуры очистки ДНК от ферментов и солей после рестрикции, лигирования и электрофореза осуществляли с помощью набора реактивов QIAquick Gel Extraction Kit (Qiagen, Германия).

Результаты и их обсуждение. Как было описано выше, в состав ДНК-вакциновой конструкции встраивают вирусные гены, продукты которых должны активировать иммунный ответ. Исходя из этого, первоочередной задачей являлось определение белков вируса РРСС, которые обладают наибольшей потенциальной иммуногенностью. Мишенями для распознавания иммунной системой в первую очередь выступают поверхностные структурные вирусные белки. В состав вируса РРСС входит 8 структурных белков, при этом 5 из них (GP2, GP3, GP4, E, GP5a) являются минорными и присутствуют в вирусе в небольшом количестве, поэтому не рассматривались нами в качестве мишеней [14].

В качестве потенциальных антигенов могут выступать три главных структурных белка вируса РРСС: N, M и GP5. Вирусный белок N достаточно консервативный, обладает высокой иммуногенностью и способен индуцировать образование нейтрализующих антител [15]. Однако мы остановили свой выбор на белках M и GP5, которые участвуют в формировании вирусной

оболочки и образуют гетеродимер, связанный дисульфидным мостиком. Оба белка содержат эпитопы, способные индуцировать образование нейтрализующих антител [7]. Гликопротеин GP5 ответственен за прикрепление вируса к клеткам-мишеням благодаря непосредственному взаимодействию с соответствующими рецепторами, а белок М, являясь наиболее консервативным среди всех структурных белков патогена, вовлечен в сборку вирусных частиц [16]. Поверхностное расположение данных белков способствует их распознаванию антигенпредставляющими клетками, такими как макрофаги и дендритные клетки, а низкая вариабельность аминокислотного состава позволяет сформировать иммунный ответ эффективный против различных штаммов вируса.

Синтетическую нуклеотидную последовательность, содержащую открытые рамки считывания (ОРС), кодирующие два вирусных белка – М (606 а. о.) и GP5 (522 а. о.) и несколько регуляторных последовательностей, встраивали в коммерческий плазмидный вектор рVAX1. Такой вектор обеспечивает проникновение и сохранение рекомбинантной ДНК в клетках организма животного, а также позволяет клонируемым генам экспрессироваться в клетках млекопитающих. На 5'-конце синтетического олигонуклеотидного фрагмента располагается участок, кодирующий сигнал лизосомной локализации инвариантной цепи (90 а. о.). Стартовый кодон перед фрагментом Ii окружает последовательность Козак (ACCATGG), которая важна для инициации

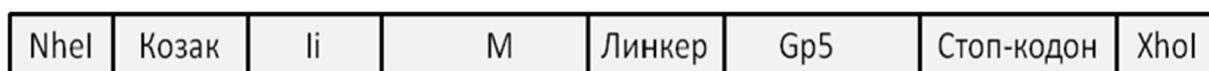
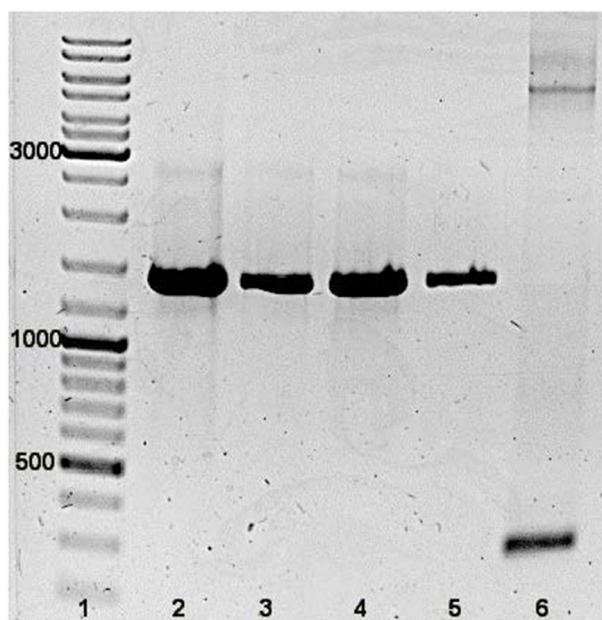


Рис. 1. Схема сконструированной последовательности: NheI, XhoI – сайты рестрикции, использованные для клонирования; Козак – последовательность Козак ACCATGG; Ii – сигнал лизосомной локализации инвариантной цепи МНС II; М – мембранный белок вируса; линкер – глицин-пролиновый мотив; Gp5 – гликопротеин вируса; стоп-кодон – TAG

Fig. 1. Schematic depiction of constructed sequence: NheI, XhoI – sites for restriction enzymes; Козак – Kozak sequence ACCATGG; Ii – lysosomal localization signal of МНС II; М – membrane protein of the virus; linker – glycine-proline sequence; Gp5 – glycoprotein of virus; stop codon TAG

Размер ДНК, п. о.



Номер образца

Рис. 2. Электрофореграмма ДНК после ПЦР-анализа образцов трансформированных клеток: 1 – маркеры молекулярного веса GeneRuler™ 1 kb DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific, США); 2–5 – фрагменты сконструированной последовательности; 6 – смесь реагентов ПЦР без ДНК-матрицы

Fig. 2. DNA electropherogram after PCR of transformants: 1 – markers of molecular weight of DNA GeneRuler™ 1 kb DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific, США); 2–5 – fragments of constructed sequence; 6 – PCR reaction mixture without DNA

трансляции в клетках эукариот. Далее за этим участком располагаются ОРС, кодирующие вирусные белки М и GP5. Нуклеотидные последовательности, соответствующие белкам М и GP5, разграничены линкерным участком, кодирующим глицин–пролин–глицин–пролин. Предполагается, что наличие такого участка в полипептиде будет способствовать стабилизации третичной структуры и предотвращать взаимодействие аминокислотных участков двух вирусных белков [17]. Максимальное сохранение нативной конформации белков особенно важно для эффективного представления их фрагментов в составе МНС II иммунокомпетентным клеткам, так как не все участки белка несут эпитопы, которые инициируют образование нейтрализующих антител [18]. К 3'-концу сконструированного фрагмента добавлен терминирующий кодон (TAG). Взаиморасположение элементов в синтетической последовательности, начиная с 5'-конца, представлено на рис. 1.

Сконструированную и синтезированную последовательность размером 1323 п. о. амплифицировали, а затем клонировали в вектор pVAX1 по сайтам рестрикции для ферментов NheI и XhoI. Полученной конструкцией трансформировали клетки *E. coli* XL-1 Blue, в которых происходила его наработка. Наличие нужной области в плазмидах, выделенных из трансформированных клеток бактерий, подтверждено с помощью ПЦР-анализа с использованием соответствующих праймеров. На электрофореграмме образцов после ПЦР идентифицированы фрагменты ДНК размером около 1300 п. о., что соответствует размеру клонированной синтетической последовательности (рис. 2).

Заключение. В результате проведенной работы получен штамм *E. coli* XL-1 Blue, содержащий рекомбинантную плазмиду с нуклеотидной последовательностью, кодирующей два белка вируса РРСС и сигнал лизосомной локализации. Данная генетическая конструкция может быть использована для дальнейшей разработки ДНК-вакцины против репродуктивно-респираторного синдрома свиней.

Список использованных источников

1. Liu, M. A. DNA vaccines: a review / M. A. Liu // *J. Int. Med.* – 2003. – Vol. 253, N 4. – P. 402–410.
2. Shedlock, D. J. DNA vaccination: antigen presentation and the induction of immunity / D. J. Shedlock, D. B. Weiner // *J. Leuk. Biol.* – 2000. – Vol. 68, N 6. – P. 793–806.
3. Molecular and cellular mechanisms of DNA vaccines / C. Coban [et al.] // *Human Vaccines.* – 2008. – Vol. 4, N 6. – P. 453–457. <https://doi.org/10.4161/hv.4.6.6200>
4. Impact of genetic diversity of European-type porcine reproductive and respiratory syndrome virus strains on vaccine efficacy / G. Labarque [et al.] // *Vaccine.* – 2004. – Vol. 22, N 31–32. – P. 4183–4190. <https://doi.org/10.1016/j.vaccine.2004.05.008>
5. Failure of an inactivated vaccine against porcine reproductive and respiratory syndrome to protect gilts against a heterologous challenge with PRRSV / M. Scortti [et al.] // *Vet. Rec.* – 2007. – Vol. 161, N 24. – P. 809–813.
6. Evaluation of different DNA vaccines against porcine reproductive and respiratory syndrome (PRRS) in pigs / S. Petri [et al.] // *Vaccines.* – 2013. – Vol. 1, N 4. – P. 463–480. <https://doi.org/10.3390/vaccines1040463>
7. Production and evaluation of virus-like particles displaying immunogenic epitopes of porcine reproductive and respiratory syndrome virus (PRRSV) / A. Murthy [et al.] // *Int. J. Mol. Sci.* – 2015. – Vol. 16, N 12. – P. 8382–8396. <https://doi.org/10.3390/ijms16048382>
8. Lu, Z. H. Beyond the whole genome consensus: unravelling of PRRSV phylogenomics using next generation sequencing technologies / Z. H. Lu, A. L. Archibald, T. Ait-Ali // *Virus Res.* – 2014. – Vol. 194. – P. 167–174. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2014.10.004>
9. Rossow, K. D. Porcine reproductive and respiratory syndrome / K. D. Rossow // *Veterinary Pathology.* – 1998. – Vol. 35, N 1. – P. 1–20.
10. Wang, R. Induction of antigen-specific cytotoxic t lymphocytes in humans by a malaria DNA vaccine / R. Wang // *Science.* – 1998. – Vol. 282, N 5388. – P. 476–480. <https://doi.org/10.1126/science.282.5388.476>
11. MHC class II transport from lysosomal compartments to the cell surface is determined by stable peptide binding, but not by the cytosolic domains of the β - and α -chains / C. Théry [et al.] // *J. Immun.* – 1998. – Vol. 161, N 5. – P. 2106–2113.
12. Встраивание сигнала направления в лизосомы инвариантной цепи изменяет деградацию обратной транскриптазы ВИЧ-1, повышая ее иммуногенность / Е. С. Стародубова [и др.] // *Acta Naturae.* – 2014. – Т. 6, № 1. – С. 66–73.
13. Current protocols in molecular biology / ed. : F. M. Ausubel [et al.]. – 2nd ed. – New York : John Wiley & Sons, 1993. – 4410 p.
14. Immune responses in mice vaccinated with virus-like particle composed of the GP5 and M proteins of porcine reproductive and respiratory syndrome virus / H.-M. Nam [et al.] // *Arch. Virol.* – 2013. – Vol. 158, N 6. – P. 1275–1285. <https://doi.org/10.1007/s00705-013-1612-z>

15. Wootton, S. K. Antigenic structure of the nucleocapsid protein of porcine reproductive and respiratory syndrome virus / S. K. Wootton, E. A. Nelson, D. Yoo // *Clin. Diagn. Lab. Immunol.* – 1998. – Vol. 5, N 6. – P. 773–779.
16. Immune responses in pigs induced by recombinant DNA vaccine co-expressing swine IL-18 and membrane protein of porcine reproductive and respiratory syndrome virus / X. Zhang [et al.] // *Int. J. Mol. Sci.* – 2012. – Vol. 13, N 5. – P. 5715–5728. <https://doi.org/10.3390/ijms13055715>
17. Improved immunogenicity of DNA constructs co-expressing the GP5 and M proteins of porcine reproductive and respiratory syndrome virus by glycine-proline-glycine-proline (GPGP) linker in mice / M.-Y. Chia [et al.] // *Taiwan Vet. J.* – 2011. – Vol. 37, N 1. – P. 12–23.
18. Co-expressing GP5 and M proteins under different promoters in recombinant modified vaccinia virus Ankara (rMVA)-based vaccine vector enhanced the humoral and cellular immune responses of porcine reproductive and respiratory syndrome virus (PRRSV) / Q. Zheng [et al.] // *Virus Genes.* – 2007. – Vol. 35, N 3. – P. 585–595. <https://doi.org/10.1007/s11262-007-0161-5>

References

1. Liu M. A. DNA vaccines: a review. *Journal of Internal Medicine*, 2003, vol. 253, no. 4, pp. 402–410.
2. Shedlock D. J., Weiner D. B. DNA vaccination: antigen presentation and the induction of immunity. *Journal of Leukocyte Biology*, 2000, vol. 68, no. 6, pp. 793–806.
3. Coban C., Koyama S., Takeshita F., Akira S., Ishii K. J. Molecular and cellular mechanisms of DNA vaccines. *Human Vaccines*, 2008, vol. 4, no. 6, pp. 453–457. <https://doi.org/10.4161/hv.4.6.6200>
4. Labarque G., van Reeth K., Nauwynck H., Drexler C., van Gucht S., Pensaert M. Impact of genetic diversity of European-type porcine reproductive and respiratory syndrome virus strains on vaccine efficacy. *Vaccine*, 2004, vol. 22, no. 31–32, pp. 4183–4190. <https://doi.org/10.1016/j.vaccine.2004.05.008>
5. Scortti M., Prieto C., Alvarez E., Simarro I., Castro J. M. Failure of an inactivated vaccine against porcine reproductive and respiratory syndrome to protect gilts against a heterologous challenge with PRRSV. *Veterinary Record*, 2007, vol. 161, no. 24, pp. 809–813.
6. Petrini S., Ramadori G., Villa R., Borghetti P., de Angelis E., Cantoni A. M., Corradi A., Amici A., Ferrari M. Evaluation of different DNA vaccines against porcine reproductive and respiratory syndrome (PRRS) in pigs. *Vaccines*, 2013, vol. 1, no. 4, pp. 463–480. <https://doi.org/10.3390/vaccines1040463>
7. Murthy A., Ni Y., Meng X., Zhang Ch. Production and evaluation of virus-like particles displaying immunogenic epitopes of porcine reproductive and respiratory syndrome virus (PRRSV). *International Journal of Molecular Sciences*, 2015, vol. 16, no. 12, pp. 8382–8396. <https://doi.org/10.3390/ijms16048382>
8. Lu Z. H., Archibald A. L., Ait-Ali T. Beyond the whole genome consensus: unravelling of PRRSV phylogenomics using next generation sequencing technologies. *Virus Research*, 2014, vol. 194, pp. 167–174. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2014.10.004>
9. Rossow K. D. Porcine reproductive and respiratory syndrome. *Veterinary Pathology*, 1998, vol. 35, no. 1, pp. 1–20.
10. Wang R. Induction of antigen-specific cytotoxic t lymphocytes in humans by a malaria DNA vaccine. *Science*, 1998, vol. 282, no. 5388, pp. 476–480. <https://doi.org/10.1126/science.282.5388.476>
11. Théry C., Brachet V., Regnault A., Rescigno M., Ricciardi-Castagnoli P., Bonnerot C., Amigorena S. MHC class II transport from lysosomal compartments to the cell surface is determined by stable peptide binding, but not by the cytosolic domains of the β - and α -chains. *Journal of Immunology*, 1998, vol. 161, no. 5, pp. 2106–2113.
12. Starodubova E. S., Isagulians M. G., Kuzmenko Y. V., Latanova A. A., Krotova O. A., Karpov V. L. Fusion to the lysosome targeting signal of the invariant chain alters the processing and enhances the immunogenicity of HIV-1 reverse transcriptase. *Acta Naturae*, 2014, vol. 6, no. 1, pp. 61–68.
13. Ausubel F. M., Ausubel F. M., Brent R., Kingston R. E., Moore D. D., Seidman J. G., Smith J. A., Struhl K. (eds.). *Current protocols in molecular biology*. 2nd ed. New York, John Wiley & Sons, 1993. 4410 p.
14. Nam H.-M., Chae K.-S., Song Y.-J., Lee N.-H., Lee J.-B., Park S.-Y., Song Ch.-S., Seo K.-H., Kang S.-M., Kim M.-Ch., Choi I.-S. Immune responses in mice vaccinated with virus-like particle composed of the GP5 and M proteins of porcine reproductive and respiratory syndrome virus. *Archives of Virology*, 2013, vol. 158, no. 6, pp. 1275–1285. <https://doi.org/10.1007/s00705-013-1612-z>
15. Wootton S. K., Nelson E. A., Yoo D. Antigenic structure of the nucleocapsid protein of porcine reproductive and respiratory syndrome virus. *Clinical and Diagnostic Laboratory Immunology*, 1998, vol. 5, no. 6, pp. 773–779.
16. Zhang X., Wang X., Mu L., Ding Z. Immune responses in pigs induced by recombinant DNA vaccine co-expressing swine IL-18 and membrane protein of porcine reproductive and respiratory syndrome virus. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, vol. 13, no. 5, pp. 5715–5728. <https://doi.org/10.3390/ijms13055715>
17. Chia M.-Y., Hsiao S.-H., Chan H.-T., Do Y.-Y., Huang P.-L., Chang H.-W., Tsai Y.-C., Lin C.-M., Cheng C.-H., Pang V. F., Jeng C.-R. Improved immunogenicity of DNA constructs co-expressing the GP5 and M proteins of porcine reproductive and respiratory syndrome virus by glycine-proline-glycine-proline (GPGP) linker in mice. *Taiwan Veterinary Journal*, 2011, vol. 37, no. 1, pp. 12–23.
18. Zheng Q., Chen D., Li P., Bi Z., Cao R., Zhou B., Chen P. Co-expressing GP5 and M proteins under different promoters in recombinant modified vaccinia virus Ankara (rMVA)-based vaccine vector enhanced the humoral and cellular immune responses of porcine reproductive and respiratory syndrome virus (PRRSV). *Virus Genes*, 2007, vol. 35, no. 3, pp. 585–595. <https://doi.org/10.1007/s11262-007-0161-5>

Информация об авторах

Кравченко Лидия Михайловна – мл. науч. сотрудник. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: lidia_kravchenko@tut.by

Кудин Кирилл Валерьевич – науч. сотрудник. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kiryl.kudin@gmail.com

Прокулевич Владимир Антонович – д-р биол. наук, профессор, заведующий кафедрой. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: prokulevich@mail.ru

Information about the authors

Lidia M. Kravchenko – Junior researcher. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: lidia_kravchenko@tut.by

Kiryl V. Kudzin – Researcher. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kiryl.kudin@gmail.com

Uladzimir A. Prakulevich – D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Department. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: prokulevich@mail.ru

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 579.222
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-426-436>

Поступила в редакцию 13.06.2018
Received 13.06.2018

Е. В. Вязов, Е. Е. Мананкина, Е. А. Филипчик, Р. Г. Гончарик, Н. В. Шалыго

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

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПОВТОРНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МОДИФИЦИРОВАННОЙ ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЫ ЗАРРУКА ДЛЯ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ СПИРУЛИНЫ (*SPIRULINA PLATENSIS*)

Аннотация. Изучена эффективность повторного использования модифицированной среды Заррука для культивирования спирулины (*Spirulina platensis* IBCE S-2). Показано, что продуктивность, содержание общего белка и каротиноидов, а также активность фотосистемы 2, определенная по параметрам индукции флуоресценции хлорофилла, не снижаются при однократном повторном использовании модифицированной среды Заррука, в которой 16,8 г/л NaHCO_3 заменено на 8,4 г/л NaHCO_3 и 0,1 г/л NaOH , по сравнению с контролем – свежеприготовленной средой. Установлено, что для сохранения содержания хлорофилла и фикоцианина в биомассе на уровне контроля следует применять смесь свежеприготовленной и повторно используемой модифицированной среды Заррука в соотношении 1:1 по объему.

Ключевые слова: *Spirulina platensis*, среда Заррука, пигменты, продуктивность, фотосистема 2

Для цитирования: Эффективность повторного использования модифицированной питательной среды Заррука для культивирования спирулины (*Spirulina platensis*) / Е. В. Вязов [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2018. – Т. 63, № 4. – С. 426–436. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-426-436>

Y. V. Viazau, E. E. Manankina, E. A. Filipchik, R. G. Goncharik, N. V. Shalygo

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

EFFECTIVENESS OF REPEATED USAGE OF THE MODIFIED ZARROUK CULTURE MEDIUM FOR CULTIVATION OF *SPIRULINA PLATENSIS*

Abstract. *Spirulina (Arthrospira) platensis* biomass has a wide range of applications in several industries. One of the key issues for its production is the reduction of the culture medium cost. Here we have shown the possibility of a single recycling (repeated usage) of the modified Zarrouk nutrient medium (MZM; which contains 8.4 g/l of NaHCO_3 and 0.1 g/l of NaOH instead of 16.8 g/l of NaHCO_3) for spirulina cultivation without altering culture productivity, photosynthetic pigments and protein contents in its biomass given that technological approach consisting in application of a mixture of a freshly prepared and once recycled modified Zarrouk medium in a ratio of 1:1 by volume is used. The obtained results can be applied for further reduction of costs of spirulina biomass production compared to methods described in previous studies.

Keywords: *Spirulina platensis*, Zarrouk medium, pigments, productivity, photosystem 2

For citation: Viazau Y. V., Manankina E. E., Filipchik E. A., Goncharik R. G., Shalygo N. V. Effectiveness of repeated usage of modified Zarrouk culture medium for cultivation of *Spirulina platensis*. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 4, pp. 426–436 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-426-436>

Введение. Спирулина (*Spirulina platensis*) представляет собой нитевидную сине-зеленую водоросль (цианобактерию). Ее клетки образуют трихомы длиной в несколько сотен микрометров, которые при выращивании в естественных условиях закручены в спирали. Являясь прокариотом, спирулина не имеет оформленного ядра и хлоропластов, однако содержит прилегающие к клеточной мембране тилакоиды, не образующие у нее, в отличие от высших растений, гран. Пигмент-белковые комплексы фотосинтетического аппарата спирулины, во многом схожего с растительным фотосинтетическим аппаратом, включают хлорофилл *a* (хлорофилл *b* отсутствует), ряд каротиноидов, фикоцианин и аллофикоцианин. Каротиноиды спирулины представлены широким спектром молекул, в том числе такими уникальными для цианобактерий, как миксоксантофилл, эхиненон [1, 2]. Фикоцианин, основной фикобилин спирулины, локализован исключительно в фикобилисомах, служащих периферийными светособирающими антеннами для фотосистем (ФС) цианобактерии [3]. Биомасса спирулины активно используется в качестве пищевой

и кормовой добавки, в производстве косметики, а также в фармакологии и помимо пигментов содержит белок высокого качества, в состав которого входят незаменимые аминокислоты, а также липиды, ненасыщенные жирные кислоты (в том числе ω -3), витамины, антиоксиданты и другие соединения, обладающие высокой биологической активностью [4–6]. Высокое содержание хлорофилла *a* при отсутствии хлорофилла *b* делает биомассу спирулины наиболее перспективным источником феофитина *a*, используемого в фармакологической промышленности для получения фотосенсибилизатора хлорина e_6 и его производных, которые применяются в фотодинамической терапии онкологических заболеваний и в офтальмологии [7].

Одним из наиболее актуальных вопросов для биотехнологического производства биомассы спирулины является снижение стоимости питательной среды. Как правило, спирулину выращивают в среде Заррука, содержащей большое количество (16,8 г/л) NaHCO_3 [8]. Исследователи разных стран предпринимают попытки модифицировать среду Заррука с целью ее удешевления, а также ведут работы по определению возможности повторного использования среды культивирования [9–11]. При этом зачастую для эффективного выращивания спирулины в новых условиях требуется усложнение технологического процесса, а получаемая биомасса не всегда имеет оптимальный биохимический состав.

Проведенные нами опыты по определению эффективности повторного использования стандартной питательной среды Заррука для выращивания спирулины показали, что однократное повторное использование среды не приводит к снижению продуктивности культуры, в отличие от двух-, трех- и четырехкратного повторного использования. Содержание хлорофилла *a* и общего белка при однократном повторном использовании среды Заррука не отличалось от контроля – свежеприготовленной среды [12]. Ранее нами было показано, что частичная замена NaHCO_3 на NaOH в среде Заррука не влияет на количество хлорофилла *a*. Установлено, что оптимальной с точки зрения соотношения величины затрат на реактивы и качества получаемой биомассы является модифицированная среда Заррука, содержащая 8,4 г/л NaHCO_3 и 0,1 г/л NaOH [13]. Опыты по эффективности культивирования спирулины при повторном использовании такой модифицированной среды не проводились.

Цель исследования – изучить влияние повторного использования модифицированной среды Заррука для культивирования спирулины на ее продуктивность, содержание пигментов, активность фотосистемы 2 и морфометрические показатели.

Объект и методы исследования. В опытах использовали спирулину (*Spirulina platensis* IBCE S-2) из альгологической коллекции Института биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси. Суспензию спирулины выращивали в стеклянных колбах в течение 7 сут при температуре 23 ± 2 °С с фотопериодом 14 ч на модифицированной среде Заррука (МСЗ), содержащей 8,4 г/л NaHCO_3 и 0,1 г/л NaOH и в остальном полностью идентичной стандартной среде Заррука [8]. Среду для повторного использования получали следующим образом: спирулину выращивали в МСЗ (конечная оптическая плотность суспензии составляла в среднем около 1,0) в течение 7 сут, затем трихомы спирулины отделяли от среды культивирования путем фильтрации. Полученный фильтрат применяли в дальнейших опытах в качестве повторно используемой среды (ИС). В варианте «100 % ИС» спирулину выращивали в повторно используемой МСЗ. В варианте «50 % ИС» спирулину выращивали в смеси свежеприготовленной и повторно используемой МСЗ в соотношении 1:1 по объему. В качестве контроля использовали спирулину, выращенную на свежеприготовленной МСЗ. Для освещения применяли белые люминесцентные лампы Philips TD-36/765, освещенность на поверхности суспензии составляла 4500 лк. Все пробы продували (барботировали) атмосферным воздухом в течение фотопериода, используя воздушные компрессоры для аквариумов Atman AP-35C (Китай) и силиконовые трубки.

Продуктивность спирулины определяли по накоплению сухой биомассы в процессе ее роста. Для этого измеряли величину оптической плотности суспензии при 560 нм на спектрофотометре РВ 2201 (SOLAR, Беларусь). Сухую массу рассчитывали, принимая во внимание данные о том, что оптическая плотность культуры спирулины при 560 нм, равная 1, эквивалентна содержанию 699 мг сухой биомассы в 1 л суспензии [14].

Содержание хлорофилла *a* и каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом. Для этого в каждом варианте отбирали по 4 мл суспензии спирулины и, предварительно добавив 40 мкл насыщенного раствора CaCl_2 , центрифугировали в течение 10 мин при 13 000 г, используя центрифугу с охлаждением (Sigma, Германия). Полученный после центрифугирования осадок промывали путем ресуспендирования в 4 мл дистиллированной воды с последующим центрифугированием при 17 000 г в течение 10 мин, переносили в фарфоровую ступку и растирали в 2 мл 100 %-ного ацетона. Далее гомогенат количественно переносили в центрифужные пробирки и центрифугировали при 17 000 г 10 мин. Супернатант сливали в мерные стеклянные пробирки, а осадок вновь ресуспендировали в ацетоне и центрифугировали при тех же условиях. Процедуру повторяли до получения бесцветного супернатанта. Супернатанты объединяли, после чего измеряли оптическую плотность при 452,5; 663 и 720 нм на спектрофотометре Uvikon-931 (Kontron Instruments, Германия).

Содержание хлорофилла *a* и каротиноидов в экстрактах рассчитывали с помощью модифицированных формул Шлыка для 100 %-ного ацетона [15].

Концентрацию фикоцианина в биомассе спирулины определяли согласно методике, описанной в работе [15]. Для этого осажденную путем центрифугирования и промытую дистиллированной водой биомассу спирулины растирали в ступке в K^- , Na -фосфатном буфере (50 мМ, рН 7,0). Полученный гомогенат выдерживали в холодильнике в течение 10 ч, затем центрифугировали в течение 5 мин при 13 000 г. Оптическую плотность супернатанта определяли на приборе Uvikon 931 фирмы Kontron (Германия) при 615, 652 и 720 нм и рассчитывали содержание фикоцианина в полученных экстрактах по формуле

$$C_{\text{фик}} = (\text{ОП}_{615} - \text{ОП}_{720} - 0,474(\text{ОП}_{652} - \text{ОП}_{720}))/5,34,$$

где $C_{\text{фик}}$ – содержание фикоцианина, мг/мл экстракта; ОП – оптическая плотность экстракта при длине волны 615, 652 и 720 нм соответственно.

Активность ФС2 определяли с помощью метода индукции флуоресценции хлорофилла [16] в пробах суспензии спирулины, адаптированных в течение 30 мин к темноте. Для этого был использован РАМ-флуориметр Dual-РАМ-100 (Heinz Walz, Германия), позволяющий возбуждать фоновую флуоресценцию хлорофилла F_0 измерительным светом низкой интенсивности ($0,092$ мкмоль квантов·м⁻²·с⁻¹, 460 нм), модулированным с частотой 20 Гц. При включении актиничного света (126 мкмоль квантов·м⁻²·с⁻¹, 635 нм) интенсивность флуоресценции достигала максимальной величины F_m , а затем снижалась за счет дезактивации по фотохимическому и диссипационному пути. Применение вспышки насыщающего света ($10\,000$ мкмоль квантов·м⁻²·с⁻¹, 635 нм) на фоне действия актиничного света приводило к увеличению интенсивности флуоресценции с величины F до F'_m . После вспышки насыщающего света выключали актиничный свет и включали источник дальнего красного света, возбуждающий только первую ФС. При этом пул переносчиков электронов быстро и полностью окислялся. Величина флуоресценции достигала значения F'_0 . По полученным значениям F_0 , F'_0 , F_m , F'_m и F рассчитывали величину потенциального (F_v/F_m) и эффективного ($\Phi_{\text{ФС2}}$) квантового выхода фотохимических реакций ФС2, показатель фотохимического тушения флуоресценции хлорофилла qP , показатели нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла qN и NPQ , показатель доли открытых реакционных центров qL и квантовые выходы нерегулируемого (Φ_{NO}) и регулируемого (Φ_{NPQ}) нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла по следующим формулам [16, 17]:

$$\begin{aligned} F_v/F_m &= (F_m - F_0)/F_m, \\ \Phi_{\text{ФС2}} &= (F'_m - F)/F'_m, \\ qP &= (F'_m - F)/(F'_m - F_0), \\ qN &= (F_m - F'_m)/(F_m - F_0), \\ NPQ &= (F'_m - F'_m)/F'_m, \\ qL &= (F'_m - F)/(F'_m - F_0) F'_0 F, \\ \Phi_{\text{NO}} &= 1/(NPQ + 1 + qL (F'_m/F_0 - 1)), \\ \Phi_{\text{NPQ}} &= 1 - \Phi_{\text{ФС2}} - \Phi_{\text{NO}}. \end{aligned}$$

Для расчета эффективности функционирования электрон-транспортной цепи или скорости транспорта электронов ETR использовали следующую формулу:

$$ETR = \varphi_{\text{ФС2}} \cdot PAR \cdot \alpha \cdot d,$$

где PAR – интенсивность фотосинтетически активной радиации ($126 \text{ мкмоль квантов} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$); α – часть поглощенного света; d – часть фотосинтетически активной радиации, приходящейся на ФС2 [16].

Для определения белка сырую биомассу спирулины (100 мг) заливали 0,2 мл 1 М гидроксида натрия и экстрагировали белок в течение 10 мин, используя термошейкер Thermomixer Comfort (Eppendorf, Германия) при $80 \text{ }^\circ\text{C}$ и 500 об/мин. Экстракт разбавляли 1,8 мл дистиллированной воды и центрифугировали 15 мин при 15 000 g. Экстракцию, разбавление и центрифугирование повторяли еще 2 раза. Экстракты объединяли, отбирали 10 мкл для определения белка по методу Бредфорда [18]. Оптическую плотность при 595 нм измеряли на приборе Uvikon 931 фирмы Kontron (Германия). Количество белка определяли с помощью калибровочной кривой, построенной с использованием коммерческого бычьего сывороточного альбумина (Sigma, США).

Содержание пигментов и белка в конечном итоге пересчитывали на 1 г сухой массы.

Длину трихомов спирулины регистрировали с помощью светового микроскопа МБИ-6 (Ленинградское оптико-механическое объединение, СССР) и окуляра с микрометром при 400-кратном увеличении.

В работе приведены средние арифметические значения не менее чем трех независимых опытов и их стандартные ошибки среднего.

Результаты и их обсуждение. Известно, что интенсивность накопления сухой массы в суспензии водорослей характеризует их продуктивность. Проведенные нами эксперименты показали, что содержание сухой массы спирулины (в 1 мл суспензии) при применении повторно используемой среды МСЗ («50 % ИС» и «100 % ИС») достоверно не отличалось от контроля в течение всего времени выращивания (рис. 1). Так, на 7-е сутки культивирования сухая масса была выше контроля (свежая МСЗ) на 3 % в варианте «50 % ИС» и на 4 % в варианте «100 % ИС». Это свидетельствует о том, что в таких условиях культура спирулины не испытывает недостатка ключевых питательных веществ в среде культивирования, а накопившиеся в культуральной среде метаболиты в целом не оказывают стрессового воздействия на цианобактерию.

В то же время в варианте «100 % ИС» после 7 сут выращивания выявлено снижение содержания хлорофилла a и фикоцианина на 27 и 26 % соответственно по сравнению с контролем (табл. 1;

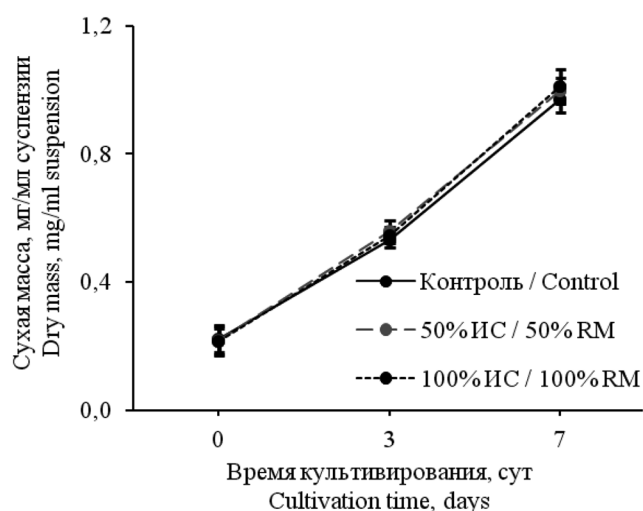


Рис. 1. Динамика накопления сухой массы в суспензии спирулины при выращивании в повторно используемой МСЗ. ИС – повторно используемая МСЗ. Варианты приведены в описании методики

Fig. 1. Dynamics of the dry mass accumulation in suspension of spirulina during cultivation in recycled MZM. RM – once recycled MZM. For variants, see the description of the methods

для большей наглядности часть данных представлена также в виде диаграммы на рис. 2). В варианте «50 % ИС» не обнаружено достоверных отличий от контроля по содержанию как хлорофилла *a*, так и фикоцианина (см. табл. 1). Более низкое содержание хлорофилла *a* и фикоцианина при выращивании в 100 %-ной повторно используемой МСЗ может быть вызвано снижением в ней количества ионов магния и железа, необходимых для биосинтеза этих пигментов [19–22]. Активное потребление ионов магния и железа при культивировании *Spirulina platensis* показано в работе [23]. Известно, что в метаболическом пути биосинтеза тетрапирролов как у растений, так и у цианобактерий магний и железо играют ключевую роль. На этапе, следующем за образованием протопорфирина IX, включение ионов Mg^{2+} в конечном итоге приводит к образованию хлорофиллов, а включение ионов Fe^{2+} – к образованию гема и билиновых пигментов, в том числе фикоцианобилина, входящего в пигмент-белковый комплекс фикоцианина [19–22]. Учитывая то, что в состав МСЗ, как и стандартной среды Заррука, входит существенно большее количество магния, чем железа (оба в виде сульфатов), а также то, что содержание железа, в отличие от магния, регулирует синтез и активность ряда ферментов биосинтеза тетрапирролов на этапах до образования протопорфирина IX (т. е. на общем участке для хлорофиллов и фикобилинов) [19, 22], можно предположить, что негативный эффект повторного использования МСЗ на накопление хлорофилла и фикоцианина связан именно с недостатком ионов Fe^{2+} .

В отличие от хлорофилла и фикоцианина, содержание каротиноидов в вариантах «100 % ИС» и «50 % ИС» достоверно не отличалось от контроля (см. табл. 1). Это может быть обусловлено тем, что каротиноиды синтезируются по совершенно иному пути [24, 25].

Т а б л и ц а 1. Содержание пигментов в биомассе спирулины при повторном использовании МСЗ, мкг/г сухой массы

Table 1. Pigment contents in the biomass of spirulina cultivated in reused MZM, mkg/g dry mass

Вариант	0-е сутки	3-и сутки	7-е сутки
Хлорофилл <i>a</i>			
Контроль	5,72 ± 0,40	5,31 ± 0,59	8,55 ± 0,57
50 % ИС	6,28 ± 0,78	5,34 ± 0,44	7,99 ± 0,47
100 % ИС	5,87 ± 0,50	5,24 ± 0,65	6,28 ± 0,87
Фикоцианин			
Контроль	40,13 ± 9,41	39,30 ± 12,45	69,97 ± 7,42
50 % ИС	49,22 ± 10,62	45,40 ± 13,00	66,30 ± 6,37
100 % ИС	44,66 ± 8,02	42,25 ± 11,58	50,52 ± 7,47
Каротиноиды			
Контроль	1,38 ± 0,09	1,36 ± 0,17	1,39 ± 0,13
50 % ИС	1,50 ± 0,21	1,33 ± 0,15	1,32 ± 0,10
100 % ИС	1,35 ± 0,23	1,48 ± 0,11	1,50 ± 0,25

Для изучения эффективности функционирования фотосинтетического аппарата спирулины проведен анализ параметров индукции флуоресценции хлорофилла ФС2. Ни один из определенных параметров – $\Phi_{\text{ФС2}}$, F_v/F_m , Φ_{NO} , Φ_{NPQ} , NPQ , qP , qN , qL и ETR (см. описание методики) – в опытных вариантах достоверно не отличался от контроля после 7 сут культивирования спирулины (рис. 3). Другими словами, повторное использование МСЗ не сказывается на работе ФС2 цианобактерии, в частности на эффективности электронного транспорта и величине нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла. Несмотря на относительно небольшое количество комплексов ФС2 на фотосинтетических мембранах спирулины по сравнению с комплексами ФС1 [3], это позволяет предположить нормальное функционирование фотосинтетического аппарата цианобактерии в целом, так как в противном случае электронный транспорт внутри ФС2 также был бы замедлен.

Отдельного рассмотрения заслуживает динамика ряда параметров флуоресценции хлорофилла ФС2 во времени (табл. 2). Так, потенциальный (F_v/F_m) и эффективный ($\Phi_{\text{ФС2}}$) квантовый выход фотохимии ФС2, показатель фотохимического тушения флуоресценции хлорофилла qP , а также показатели доли открытых реакционных центров qL и эффективности электронного

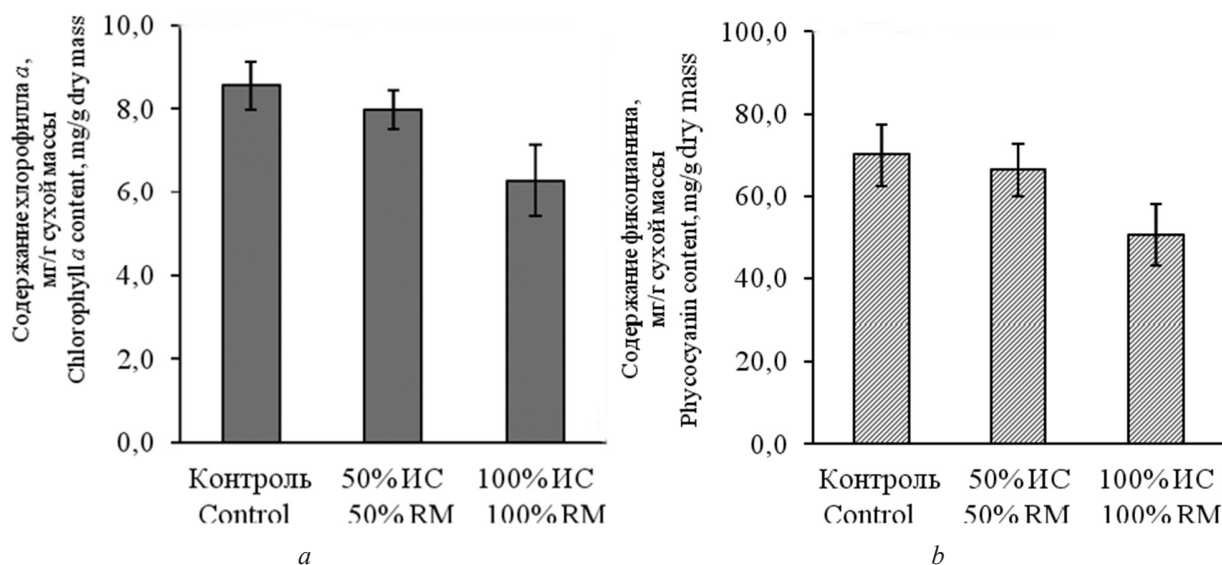


Рис. 2. Содержание хлорофилла *a* (а) и фикоцианина (b) в суспензии спирулины на 7-е сутки выращивания в повторно используемой МЗЗ

Fig. 2. Contents of chlorophyll *a* (a) and phycocyanin (b) in the suspension of spirulina on the 7th day of cultivation in reused MZM

транспорта *ETR* увеличивались по мере накопления биомассы. Три из четырех параметров, связанных с нефотохимическим тушением флуоресценции хлорофилла (ϕ_{NPQ} , NPQ , qN), также в конечном итоге имели значения выше начальных. При этом квантовый выход нерегулируемого нефотохимического тушения флуоресценции ϕ_{NO} , описывающий не адаптивное, а потенциально деструктивное тушение флуоресценции, в первую очередь связанное с образованием триплетной формы хлорофилла и последующей генерацией синглетного кислорода [26], снижался в течение 7 сут эксперимента. Такая динамика на фоне достаточно высокой продуктивности свидетельствует об успешной адаптации культуры к условиям выращивания при применении как свежей, так и повторно используемой МЗЗ.

Из представленных выше данных следует, что снижение содержания хлорофилла *a* и фикоцианина в варианте «100 % ИС» не связано с регуляцией фотосинтеза или с серьезным нарушением метаболизма спирулины вследствие недостатка ключевых питательных веществ. Это подтверждается не только значениями продуктивности, содержания каротиноидов и параметров индукции флуоресценции хлорофилла, но и, что также важно, содержанием общего белка в биомассе

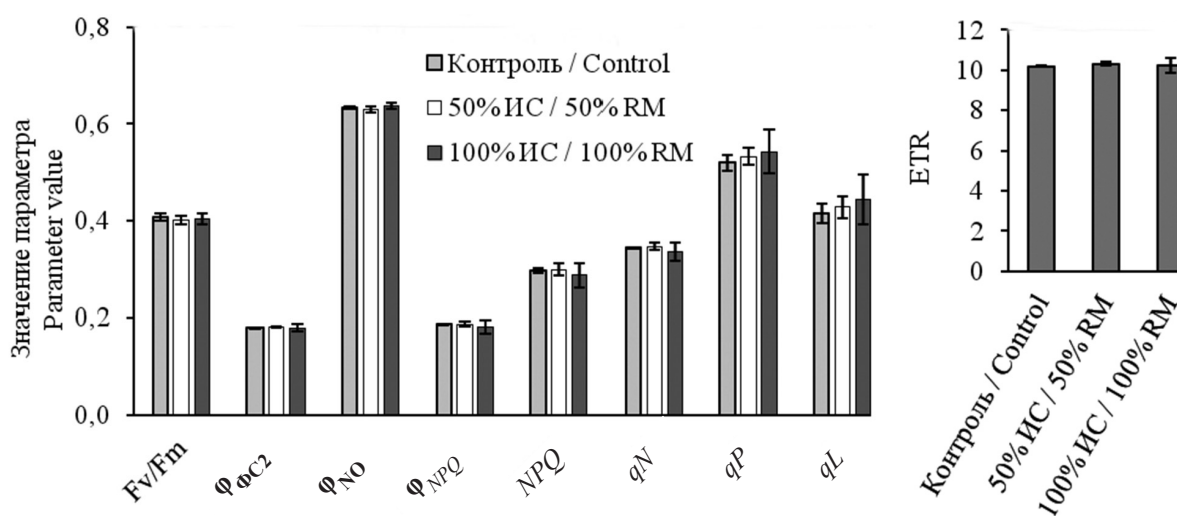


Рис. 3. Параметры индукции флуоресценции хлорофилла ФС2 в суспензии спирулины после 7 сут выращивания
Fig. 3. Parameters of photosystem 2 chlorophyll fluorescence induction in suspension of spirulina after 7 days of cultivation

цианобактерии, которое оставалось на уровне контроля спустя 7 сут культивирования как в варианте «50 % ИС», так и в варианте «100 % ИС» (рис. 4).

Т а б л и ц а 2. Параметры индукции флуоресценции хлорофилла ФС2 в суспензии спирулины
Table 2. Parameters of photosystem 2 chlorophyll fluorescence induction in suspension of spirulina

Параметр	Контроль	50 % ИС	100 % ИС
0-е сутки			
F_v/F_m	0,309 ± 0,020	0,311 ± 0,015	0,303 ± 0,016
$\Phi_{\text{ФС2}}$	0,082 ± 0,005	0,083 ± 0,001	0,090 ± 0,013
Φ_{NO}	0,751 ± 0,030	0,741 ± 0,016	0,740 ± 0,017
Φ_{NPQ}	0,167 ± 0,025	0,177 ± 0,017	0,170 ± 0,004
NPQ	0,225 ± 0,043	0,239 ± 0,028	0,231 ± 0,011
qN	0,294 ± 0,040	0,309 ± 0,025	0,302 ± 0,008
qP	0,333 ± 0,003	0,331 ± 0,015	0,365 ± 0,027
qL	0,274 ± 0,007	0,271 ± 0,016	0,303 ± 0,303
ETR	4,64 ± 0,26	4,67 ± 0,03	5,13 ± 0,72
3-и сутки			
F_v/F_m	0,366 ± 0,012	0,370 ± 0,008	0,371 ± 0,007
$\Phi_{\text{ФС2}}$	0,135 ± 0,005	0,153 ± 0,002	0,146 ± 0,002
Φ_{NO}	0,718 ± 0,026	0,697 ± 0,015	0,692 ± 0,016
Φ_{NPQ}	0,146 ± 0,021	0,150 ± 0,017	0,162 ± 0,018
NPQ	0,206 ± 0,036	0,217 ± 0,029	0,235 ± 0,031
qN	0,266 ± 0,038	0,277 ± 0,029	0,294 ± 0,03
qP	0,443 ± 0,017	0,490 ± 0,002	0,462 ± 0,002
qL	0,356 ± 0,016	0,398 ± 0,001	0,371 ± 0,001
ETR	7,67 ± 0,30	8,65 ± 0,13	8,28 ± 0,09
7-е сутки			
F_v/F_m	0,406 ± 0,007	0,401 ± 0,010	0,403 ± 0,011
$\Phi_{\text{ФС2}}$	0,180 ± 0,001	0,182 ± 0,002	0,180 ± 0,007
Φ_{NO}	0,633 ± 0,003	0,630 ± 0,007	0,638 ± 0,007
Φ_{NPQ}	0,187 ± 0,002	0,188 ± 0,005	0,182 ± 0,014
NPQ	0,296 ± 0,005	0,299 ± 0,012	0,287 ± 0,024
qN	0,343 ± 0,002	0,346 ± 0,007	0,336 ± 0,019
qP	0,519 ± 0,016	0,532 ± 0,018	0,543 ± 0,045
qL	0,414 ± 0,020	0,428 ± 0,023	0,443 ± 0,051
ETR	10,18 ± 0,04	10,32 ± 0,12	10,23 ± 0,36

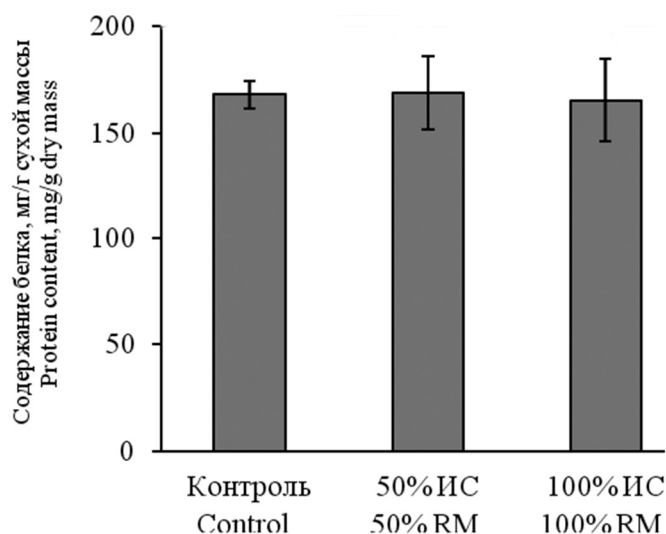


Рис. 4. Содержание общего белка в суспензии спирулины после 7 сут выращивания на повторно используемой МСЗ
Fig. 4. Total protein content in the suspension of spirulina after 7 days of cultivation in reused MZM

Следует отметить, что и средняя длина трихомов (нитей) спирулины также заметно не отличалась от контроля при повторном использовании МСЗ (см. табл. 3). Трихомы данной цианобактерии, как правило, распадаются на более мелкие фрагменты при действии различных стрессоров, а также в ходе старения культуры. Отсутствие различий по средней длине трихомов в наших опытах не только подтверждает предположение о том, что культивирование в повторно используемой МСЗ не вызывает стресса у спирулины, но имеет также практическое значение. Дело в том, что в случае фрагментирования трихомов спирулины, даже при высоком содержании промышленно важных соединений, использование ее биомассы существенно осложнено в силу затруднения фильтрации трихомов из суспензии (нужно применять более мелкие фильтры, время фильтрации увеличивается, в случае не очень чистой культуры велик риск отфильтровать другие микроорганизмы вместе с трихомами спирулины). По-видимому, небольшое увеличение длины трихомов по мере выращивания во всех вариантах, как и описанная выше динамика параметров индукции флуоресценции хлорофилла, указывает на успешную адаптацию культуры к условиям выращивания.

Т а б л и ц а 3. Средняя длина трихомов *Spirulina platensis* при выращивании на повторно используемой МСЗ, мкм

T a b l e 3. The average length of *Spirulina platensis* trichomes during growth in reused MZM, μm

Вариант опыта	0-е сутки	3-и сутки	7-е сутки
Контроль	541 ± 31	558 ± 13	639 ± 16
50 % ИС		578 ± 63	615 ± 33
100 % ИС		558 ± 66	687 ± 38

Заключение. Таким образом, культивирование сине-зеленой водоросли (цианобактерии) спирулины (*Spirulina platensis* IBCE S-2) в повторно используемой МСЗ, в которой 16,8 г/л NaHCO_3 заменено на 8,4 г/л NaHCO_3 и 0,1 г/л NaOH , не приводит к снижению продуктивности цианобактерии, содержания общего белка и каротиноидов, а также активности ФС2 по сравнению с контролем – свежеприготовленной МСЗ. Динамика изменения параметров индукции флуоресценции хлорофилла ФС2 и длины трихомов спирулины в течение 7 сут эксперимента на фоне достаточно высокой продуктивности свидетельствует об успешной адаптации культуры сине-зеленой водоросли к условиям выращивания в повторно используемой МСЗ. Учитывая снижение затрат на приготовление питательной среды по сравнению с применением только свежей стандартной среды Заррука или свежей МСЗ, очевидна эффективность такого подхода к оптимизации процесса выращивания спирулины с целью получения ее биомассы. Однако при выращивании спирулины в повторно используемой МСЗ наблюдается снижение в ее биомассе количества хлорофилла *a* и фикоцианина на 26–27 % по сравнению с контролем. Чтобы этого избежать, следует применять смесь свежеприготовленной и повторно используемой МСЗ в соотношении 1:1 по объему. Отмеченное выше снижение содержания хлорофилла *a* и фикоцианина может быть обусловлено недостатком в повторно используемой МСЗ ионов Fe^{2+} , играющих ключевую роль в биосинтезе тетрапирролов. В дальнейшем нами планируется проведение серии опытов с повторным использованием для культивирования спирулины МСЗ, в которую будут вводиться катионы Fe^{2+} .

Благодарности. Работа финансирована в рамках Государственной программы Республики Беларусь «Наукоемкие технологии и техника» (мероприятие 33, 2016–2020 гг.).

Acknowledgements. This work was supported by the State Program of the Republic of Belarus “Science-intensive technologies and equipment”, grant 33 (2016–2020).

Список использованных источников

1. Carotenoid biosynthesis in cyanobacteria: structural and evolutionary scenarios based on comparative genomics / C. Liang [et al.] // Int. J. Biol. Sci. – 2006. – Vol. 2, N 4. – P. 197–207. <https://doi.org/10.7150/ijbs.2.197>
2. Olaizola, M. Effects of light intensity and quality on the growth rate and photosynthetic pigment content of *Spirulina platensis* / M. Olaizola, E. O. Duerr // J. Appl. Phycol. – 1990. – Vol. 2, N 2. – P. 97–104. <https://doi.org/10.1007/bf00023370>

3. Interaction of phycobilisomes with photosystem II dimers and photosystem I monomers and trimers in the cyanobacterium *Spirulina platensis* / M. G. Rakhimberdieva [et al.] // *Biochemistry*. – 2001. – Vol. 40, N 51. – P. 15780–15788. <https://doi.org/10.1021/bi010009t>
4. Current knowledge on potential health benefits of Spirulina / A. Belay [et al.] // *J. Appl. Phycol.* – 1993. – Vol. 5, N 2. – P. 235–241. <https://doi.org/10.1007/bf00004024>
5. Henrikson, R. Earth food spirulina: how this remarkable blue-green algae can transform your health and our planet / R. Henrikson. – California : Ronore Enterprises, 1989. – 174 p.
6. Santillan, C. Mass production of Spirulina / C. Santillan // *New trends in research and utilization of solar energy through biological systems* / ed. : H. Mislin, R. Bachofen. – Basel, 1982. – P. 46–49.
7. Фотолон – современный фотосенсибилизатор для фотодинамической терапии: обзор результатов фармацевтических, фармакологических и клинических исследований / Т. В. Трухачева [и др.]. – Минск : Парадокс, 2013. – 103 с.
8. Zarrouk, C. Contribution à l'étude d'une cyanophycée: influence de divers facteurs physiques et chimiques sur la croissance et la photosynthèse de *Spirulina maxima* : Ph. D. thesis / C. Zarrouk. – Paris, 1966. – 138 p.
9. Pumas, P. Cultivation of *Arthrospira (Spirulina) platensis* using low cost medium supplemented with lac wastewater / P. Pumas, C. Pumas // *Chiang Mai J. Sci.* – 2016. – Vol. 43, N 5. – P. 1037–1047.
10. Бородина, А. В. Способ культивирования *Spirulina (Arthrospira) platensis* / А. В. Бородина, И. Н. Гудвилович // *Экология моря*. – 2005. – Вып. 70. – С. 20–23.
11. Influence of culture medium recycling on the performance of *Arthrospira platensis* cultures / O. Depraetere [et al.] // *Algal Res.* – 2015. – Vol. 10. – P. 48–54. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2015.04.014>
12. Эффективность повторного использования среды Заррука при культивировании спироулины / Н. В. Шалыго [и др.] // *Биотехнология: достижения и перспективы развития* : сб. материалов II междунар. науч.-практ. конф., г. Пинск, 7–8 дек. 2017 г. / Полес. гос. ун-т ; редкол. : К. К. Шебеко (гл. ред.) [и др.]. – Пинск, 2017. – С. 115–117.
13. Продуктивность и пигментный комплекс сине-зеленой водоросли *Spirulina platensis* при частичной замене бикарбоната натрия на гидроксид натрия в среде культивирования / Е. В. Вязов [и др.] // *Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук*. – 2017. – № 4. – С. 7–12.
14. Promotive effect of 5-aminolevulinic acid on the growth and photosynthesis of *Spirulina platensis* / K. Sasaki [et al.] // *J. Fermentation and Bioengineering*. – 1995. – Vol. 79, N 5. – P. 453–457. [https://doi.org/10.1016/0922-338x\(95\)91261-3](https://doi.org/10.1016/0922-338x(95)91261-3)
15. Влияние чередования световых и темновых периодов на продуктивность *Spirulina (Arthrospira) platensis* (Nordst.) Geitler / С. С. Мельников [и др.] // *Альгология*. – 2012. – Т. 22, № 2. – С. 121–130.
16. A State of PSI and PSII photochemistry of sunflower yellow-green plastome mutant / M. S. Makarenko [et al.] // *OJBS*. – 2016. – Vol. 16, N 4. – P. 193–198. <https://doi.org/10.3844/ojbsci.2016.193.198>
17. New fluorescence parameters for the determination of QA Redox state and excitation energy fluxes / D. M. Kramer [et al.] // *Photosynth. Res.* – 2004. – Vol. 79, N 2. – P. 209–218. <https://doi.org/10.1023/b:pres.0000015391.99477.0d>
18. Bradford, M. A rapid and sensitive method for the quantization of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding / M. Bradford // *Anal. Biochem.* – 1976. – Vol. 72, N 1–2. – P. 248–254. <https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>
19. Аверина, Н. Г. Биосинтез тетрапирролов в растениях / Н. Г. Аверина, Е. Б. Яронская. – Минск : Беларус. навука, 2012. – 413 с.
20. Fujita, Y. Evolutionary aspects and regulation of tetrapyrrole biosynthesis in cyanobacteria under aerobic and anaerobic environments / Y. Fujita, R. Tsujimoto, R. Aoki // *Life*. – 2015. – Vol. 5, N 2. – P. 1172–1203. <https://doi.org/10.3390/life5021172>
21. Brzezowski, P. Regulation and function of tetrapyrrole biosynthesis in plants and algae / P. Brzezowski, A. S. Richter, B. Grimm // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*. – 2015. – Vol. 1847, N 9. – P. 968–985. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2015.05.007>
22. Шалыго, Н. В. Биосинтез хлорофилла и фотодинамические процессы в растениях / Н. В. Шалыго. – Минск : Право и экономика, 2004. – 155 с.
23. Veiga, N. F. M. Recycling of the culture medium for pilot scale production of *Arthrospira platensis (Spirulina)*. Thesis to obtain the Master of science degree in biological engineering / N. F. M. Veiga. – Lisbon : Instituto Superior Técnico, 2016. – 76 p.
24. Carotenoid biosynthesis in cyanobacteria: structural and evolutionary scenarios based on comparative genomics / C. Liang [et al.] // *Int. J. Biol. Sci.* – 2006. – Vol. 2, N 4. – P. 197–207. <https://doi.org/10.7150/ijbs.2.197>
25. Ruiz-Sola, M. Á. Carotenoid biosynthesis in arabidopsis: a colorful pathway / M. Á. Ruiz-Sola, M. Rodríguez-Concepción // *Arabidopsis Book*. – 2012. – Vol. 10. – P. e0158. <https://doi.org/10.1199/tab.0158>
26. Non-photochemical quenching and energy dissipation in plants, algae and cyanobacteria / ed. : B. Demmig-Adams [et al.]. – Dordrecht : Springer, 2014. – 649 p.

References

1. Liang C., Zhao F., Wei W., Wen Z., Qin S. Carotenoid biosynthesis in cyanobacteria: structural and evolutionary scenarios based on comparative genomics. *International Journal of Biological Sciences*, 2006, vol. 2, no. 4, pp. 197–207. <https://doi.org/10.7150/ijbs.2.197>
2. Olaizola M., Duerr E. O. Effects of light intensity and quality on the growth rate and photosynthetic pigment content of *Spirulina platensis*. *Journal of Applied Phycology*, 1990, vol. 2, no. 2, pp. 97–104. <https://doi.org/10.1007/bf00023370>

3. Rakhimberdieva M. G., Boichenko V. A., Karapetyan N. V., Stadnichuk I. N. Interaction of phycobilisomes with photosystem II dimers and photosystem I monomers and trimers in the cyanobacterium *Spirulina platensis*. *Biochemistry*, 2001, vol. 40, no. 51, pp. 15780–15788. <https://doi.org/10.1021/bi010009t>
4. Belay A., Ota Y., Miyakawa K., Shimamatsu H. Current knowledge on potential health benefits of *Spirulina*. *Journal of Applied Phycology*, 1993, vol. 5, no. 2, pp. 235–241. <https://doi.org/10.1007/bf00004024>
5. Henrikson R. *Earth Food Spirulina: how this remarkable blue-green algae can transform your health and our planet*. California, Ronore Enterprises, 1989. 174 p.
6. Santillan C. Mass production of *Spirulina*. *New trends in research and utilization of solar energy through biological systems*. Basel, 1982, pp. 46–49.
7. Trukhacheva T. V., Shlyakhtin S. V., Isakov G. A., Istomin Y. P. *Fotonol – modern photosensitizer for photodynamic therapy: review of pharmaceutical, pharmacological and clinical research results*. Minsk, Paradoks, 2013. 103 p. (in Russian).
8. Zarrouk C. *Contribution à l'étude d'une cyanophycée: influence de divers facteurs physiques et chimiques sur la croissance et la photosynthèse de Spirulina maxima*: Ph. D. thesis. Paris, 1966. 138 p.
9. Pumas P., Pumas C. Cultivation of *Arthrospira (Spirulina) platensis* using low cost medium supplemented with lac wastewater. *Chiang Mai Journal of Science*, 2016, vol. 43, no. 5, pp. 1037–1047.
10. Borodina A. V., Gudvilovich I. N. *Spirulina (Arthrospira) platensis* cultivation method. *Ekologiya morya = Sea ecology*, 2005, iss. 70, pp. 20–23 (in Russian).
11. Depraetere O., Pierre G., Noppe W., Vandamme D., Foubert I., Michaud P., Muylaert K. Influence of culture medium recycling on the performance of *Arthrospira platensis* cultures. *Algal Research*, 2015, vol. 10, pp. 48–54. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2015.04.014>
12. Shalygo N. V., Manankina E. E., Vyazov E. V., Goncharik R. G., Filipchik E. A. Effectiveness of repeated usage of Zarrouk medium for growth of spirulina. *Biotekhnologiya: dostizheniya i perspektivy razvitiya: sbornik materialov II mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (Pinsk, 7–8 dekabrya 2017 g.)* [Biotechnology: achievements and development prospects: materials of II international scientific conference (Pinsk, December 7–8, 2017)]. Pinsk, 2017, pp. 115–117 (in Russian).
13. Vyazov E. V., Manankina E. E., Filipchik E. A., Goncharik R. G., Shalygo N. V. Productivity and pigment complex of blue-green alga *Spirulina platensis* upon partial substitution of sodium bicarbonate for sodium hydroxide in culture medium. *Vesti Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2017, no. 4, pp. 7–12 (in Russian).
14. Sasaki K., Marquez F. J., Nishio N., Nagai S. Promotive effect of 5-aminolevulinic acid on the growth and photosynthesis of *Spirulina platensis*. *Journal of Fermentation and Bioengineering*, 1995, vol. 79, no. 5, pp. 453–457. [https://doi.org/10.1016/0922-338x\(95\)91261-3](https://doi.org/10.1016/0922-338x(95)91261-3)
15. Mel'nikov S. S., Samovich T. V., Manankina E. E., Budakova E. A. Influence of light and dark periods alternation on production of *Spirulina (Arthrospira) platensis* (Nordst.) Geitler. *Al'gologiya = Algologia*, 2012, vol. 22, no. 2, pp. 121–130 (in Russian).
16. Makarenko M. S., Kozel N. V., Usatov A. V., Gorbachenko O. F., Averina N. G. A state of PSI and PSII photochemistry of sunflower yellow-green plastome mutant. *OnLine Journal of Biological Sciences*, 2016, vol. 16, no. 4, pp. 193–198. <https://doi.org/10.3844/ojbsci.2016.193.198>
17. Kramer D. M., Johnson G., Kiirats O., Edwards G. E. New fluorescence parameters for the determination of QA Redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 2004, vol. 79, no. 2, pp. 209–218. <https://doi.org/10.1023/b:pres.0000015391.99477.0d>
18. Bradford M. A rapid and sensitive method for the quantization 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>
19. Averina N. G., Yaronskaya E. B. *Biosynthesis of tetrapyrroles in plants*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2012. 413 p. (in Russian).
20. Fujita Y., Tsujimoto R., Aoki R. Evolutionary aspects and regulation of tetrapyrrole biosynthesis in cyanobacteria under aerobic and anaerobic environments. *Life*, 2015, vol. 5, no. 2, pp. 1172–1203. <https://doi.org/10.3390/life5021172>
21. Brzezowski P., Richter A.S., Grimm B. Regulation and function of tetrapyrrole biosynthesis in plants and algae. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 2015, vol. 1847, no. 9, pp. 968–985. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2015.05.007>
22. Shalygo N. V. *Biosynthesis of chlorophyll and photodynamic processes in plants*. Minsk, Pravo i ekonomika Publ., 2004. 155 p. (in Russian).
23. Veiga N. F. M. *Recycling of the culture medium for pilot scale production of Arthrospira platensis (Spirulina)*. Thesis to obtain the Master of science degree in biological engineering. Lisbon, Instituto Superior Técnico, 2016. 76 p.
24. Liang C., Zhao F., Wei W., Wen Z., Qin S. Carotenoid biosynthesis in cyanobacteria: structural and evolutionary scenarios based on comparative genomics. *International Journal of Biological Sciences*, 2006, vol. 2, no. 4, pp. 197–207. <https://doi.org/10.7150/ijbs.2.197>
25. Ruiz-Sola M. Á., Rodríguez-Concepción M. Carotenoid biosynthesis in arabidopsis: a colorful pathway. *Arabidopsis Book*, 2012, vol. 10, p. e0158. <https://doi.org/10.1199/tab.0158>
26. Demmig-Adams B., Garab G., Adams III, Govindjee W. W. (eds.). *Non-Photochemical Quenching and Energy Dissipation in Plants, Algae and Cyanobacteria*. Dordrecht, Springer, 2014. 649 p.

Информация об авторах

Вязов Евгений Викторович – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: viazau@yahoo.com

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

Филипчик Елена Александровна – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: lenafil050494@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, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: shalygo@ibp.org.by

Information about the authors

Yauhen V. Viazau – 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: viazau@yahoo.com

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

Elena A. Filipchik – 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: lenafil050494@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.), 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 581.95:581.526.32:502.72(476.1)

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-437-446>

Поступила в редакцию 10.01.2018

Received 10.01.2018

К. Л. Савицкая¹, М. А. Джус²

¹Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича, Минск, Республика Беларусь

²Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ РЕДКИХ И ОХРАНЯЕМЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ МИНСКОЙ ОБЛАСТИ И НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «БЕЛОВЕЖСКАЯ ПУЩА»

Аннотация. В результате флористических исследований водных объектов Минской области и Национального парка «Беловежская пушча» обнаружено 75 новых местонахождений 20 видов (1 гибрида) редких водных и заходящих в воду береговых растений. Из них 7 видов включены в основной список Красной книги Республики Беларусь, 5 видов взяты под профилактическую охрану. Для Беловежской пушчи *Potamogeton berchtoldii* Fieber, *Utricularia minor* L., *Potamogeton acutifolius* Link, *P. nodosus* Poir., *Salvinia natans* (L.) All. приводятся впервые. Подробно рассмотрено распространение *Berula erecta* (Huds.) Coville в границах Национального парка. На территории Минской области описаны локалитеты *Nuphar pumila* (Timm) DC., *Ranunculus kauffmannii* Clerc., *Najas major* All., *Berula erecta*, *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski, *Conioselinum tataricum* Hoffm., не вошедшие в 4-е издание Красной книги. Для выявленных видов водных растений дана краткая характеристика условий мест произрастания, а также указана их фитоценотическая приуроченность. Новые данные о местонахождениях охраняемых видов водных растений могут быть использованы для организации мониторинга их популяций, составления охранных паспортов и охранных обязательств.

Ключевые слова: водные растения, флора, новые местонахождения, редкие и охраняемые растения, Беловежская пушча, Минская область

Для цитирования: Савицкая, К. Л. Новые местонахождения редких и охраняемых видов растений водных экосистем Минской области и Национального парка «Беловежская пушча» / К. Л. Савицкая, М. А. Джус // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 4. – С. 437–446. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-437-446>

K. L. Savitskaya¹, M. A. Dzhus²

¹V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany, Minsk, Republic of Belarus

²Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

NEW LOCATIONS OF RARE AND PROTECTED PLANT SPECIES OF THE AQUATIC ECOSYSTEMS OF MINSK REGION AND NATIONAL PARK “BELOVEZHSKAYA PUSHCHA”

Abstract. There is a review of floral studies of the water bodies in Minsk Region and National Park “Belovezhskaya Pushcha”. 75 new locations of 20 rare aquatic and riverside plant species coming at the water and 1 hybrid were found. 7 of these species are listed in the Red Book of the Republic of Belarus, 5 species are included into the category of Least Concern and Data Deficient. *Potamogeton berchtoldii* Fieber, *Utricularia minor* L., *Potamogeton acutifolius* Link, *P. nodosus* Poir., *Salvinia natans* (L.) All. are reported for the first time from National Park «Belovezhskaya Pushcha». The spreading of *Berula erecta* (Huds.) Coville on the territory of National Park is considered in detail. New locations of *Nuphar pumila* (Timm) DC., *Ranunculus kauffmannii* Clerc., *Najas major* All., *Berula erecta*, *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski, *Conioselinum tataricum* Hoffm. in Minsk Region, which were not included in 4th edition of the Red Book, have been described. A brief description of habitat environmental conditions is given for the revealed species of aquatic plants, and their phytocoenotic confinement is also pointed out. New information on the locations of protected aquatic plant species should be used to monitor their populations and prepare the documents of protection.

Keywords: aquatic plants, flora, new locations, rare and protected plants, Belovezhskaya Pushcha, Minsk Region

For citation: Savitskaya K. L., Dzhus M. A. New locations of rare and protected plant species of the aquatic ecosystems of Minsk Region and National park “Belovezhskaya Pushcha”. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 4, pp. 437–446 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-437-446>

Введение. На протяжении двух последних столетий изучению флоры водных объектов Минской области и Национального парка «Беловежская Пуща» уделялось наименьшее внимание по сравнению с другими типами природных экосистем. В то же время практическая значимость и актуальность флористических исследований акваторий и ветландов, отличающихся интразональными свойствами [1], постоянно возрастают в связи с увеличением степени антропогенной нагрузки на природные комплексы республики. При этом предпочтительно проводить одновременную (в течение одного вегетационного сезона) инвентаризацию водной флоры достаточно крупных регионов (например, нескольких административных районов или особо охраняемой природной территории). Это даст возможность адекватно оценить встречаемость того или иного вида и пропорции региональной флоры в целом, а повторные флористические учеты позволят четче выявить произошедшие изменения в структуре видового разнообразия.

Цель работы – изучение флоры водоемов и водотоков Минской области (2013–2017 гг.) и Национального парка «Беловежская пуща» (2017 г.) для уточнения распространения многих видов редких водных растений.

Материалы и методы исследования. Флористические исследования проводили маршрутным и детально-маршрутным методами. При описании фитоценозов водных объектов и гербаризации растений следовали стандартным гидрботаническим методикам [2, 3]. Координаты пунктов сбора растений фиксировали с помощью GPS навигатора Garmin eTrex 10. Расположение видов в списке соответствовало системе Angiosperm Phylogeny Group, 2016 (APG IV) [4], номенклатура таксонов приведена по [5–9]. Использовали следующие обозначения скорости течения рек: малая (до 0,2 м/с), средняя (0,2–1 м/с), высокая (1–2 м/с). Сообщества классифицировали по методу Ж. Браун–Бланке, при этом учитывали данные современных синтаксономических обзоров по водной и прибрежно-водной растительности [10–14]. Наименования экологических групп растений приведены согласно представленным в работе [15]. Гербарные образцы переданы в Гербарий ИЭБ им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (MSK) и Гербарий Белорусского государственного университета (MSKU).

В работе приняты следующие сокращения: асс. – ассоциация, В – восток, вдхр. – водохранилище, в. д. – восточная долгота, г. – город, д. – деревня, З – запад, обл. – область, оз. – озеро, р. – река, р-н – район, С – север, с/с – сельсовет, с. ш. – северная широта, х. – хутор, экз. – экземпляр, Ю – юг.

Результаты и их обсуждение. Ниже перечислены адреса местонахождений и иные сопутствующие сведения, касающиеся обнаруженных видов водных и заходящих в воду береговых сосудистых растений.

Семейство Сальвиниевые – Salviniaceae Martinov

***Salvinia natans* (L.) All. – Сальвиния плавающая**

Брестская обл., Каменецкий р-н, 1 км к Ю-З от д. Шишово, правобережный бассейн р. Лесная, в канале на заболоченном торфянике. 52°26'46,05" с. ш., 23°51' 55,87" в. д. К. Л. Савицкая (далее К. С.), И. М. Степанович (далее И. С.). 18.07.17. Нередко на площади 270 м². Глубина 1,6 м, грунт илисто-торфянистый, течение отсутствует, затенение до 30 % (от *Salix caprea* L., *S. cinerea* L.). В составе фитоценоза асс. *Lemno minoris-Ceratophylletum demersi* (Hilbig, 1971) Pass., 1995, граничащего с ценозами асс. *Phragmitetum communis* Savich, 1926, асс. *Typhetum angustifoliae* Pignatti, 1953. Произрастает совместно с *Lemna gibba* L. и др.

Семейство Кувшинковые – Nymphaeaceae Salisb.

***Nuphar pumila* (Timm) DC. – Кубышка малая**

Минская обл., Минский р-н, окрестности д. Юзуфово, пруд на р. Чернявка. 54°6'48,53" с. ш., 27°28'15,01" в. д. К. С. 25.06.16. Численность популяции 3 экз/м²; площадь, занимаемая ценопопуляцией, 40 м². Открытый участок малопроточного пруда с песчано-илистым грунтом, глубина 1,2 м. В полосе акватории, примыкающей к берегу. Сообщества с преобладанием *Nuphar pumila* (асс. *Nupharetum pumilae* Miljan, 1958) граничат с ценозами асс. *Nymphaeetum candidae* Miljan, 1958, асс. *Equisetetum fluviatilis* Nowiński, 1930, асс. *Phragmitetum communis* (Gams, 1927) Schmale, 1939.

***Nymphaea* × *marliacea* Lat.-Marl. (гибрид *Nymphaea alba* L. × *Nymphaea mexicana* Zucc. × *Nymphaea odorata* Aiton) – Кувшинка Марлиака**

Таксономический статус и происхождение культивируемых в Беларуси и странах Европы декоративных, гибридных кувшинок, окончательно не решен [16]. Предполагается, что в культуре наиболее распространена *Nymphaea × marliacea* [17], однако это требует специального изучения.

Минская обл., Минский р-н, 1 км к В от д. Ворошилы, пруд на реке, впадающей в вдхр. Крылово. К. С. 25.06.16. Единичные особи. Открытый прибрежный участок пруда, глубина 0,5 м, грунт песчаный, течение практически отсутствует.

Минская обл., Дзержинский р-н, мелководный водоем на С-В окраине г. Дзержинск. 27.07.2014. Писаненко А. Д.

Минская обл., Пуховичский р-н, г. Марына Горка, пруд вблизи ул. Октябрьская. 28.08.2014. Бункевич Е. Ю. Заросли на площади 20×40 м.

Семейство Аронниковые – Araceae Juss.

***Lemna turionifera* Landolt – Ряска турионообразующая**

В ходе исследований 2010–2011 гг., несмотря на специально предпринятые поиски, нам не удалось обнаружить этот высокоактивный вид на территории Национального парка, хотя он указывается для польской части Беловежской пуши [18]. За прошедшее с тех пор время распространение ряски турионообразующей, вероятно, значительно расширилось и регулярно фиксируется на белорусской территории парка с 2016 г.

Брестская обл., Пружанский р-н:

1) окрестность д. Никор, на мелководье канализированной р. Гвозна. 52°44'36,93" с. ш., 23°59'53,12" в. д. М. А. Джус (далее Д. М.). 27.04.2016. Изредка. Глубина 0,3 м, грунт илистый, затенение до 20 %. В составе сообщества произрастает совместно с *Lemna gibba* L., *L. minor* L. и др.;

2) В окрестности д. Тарасы, р. Калиновец. Невыраженное русло реки в усыхающем заболоченном черноольшанике. 52°29'44,45" с. ш., 24°6'53,62" в. д. К. С., И. С. 19.07.17. Часто на площади 50 м². Глубина 0,5 м, вода стоячая, затенение до 25 %.

Брестская обл., Каменецкий р-н, 1 км к Ю-З от д. Шишово, правобережный бассейн р. Лесная, канал на заболоченном торфянике. 52°26'46,05" с. ш., 23°51'55,87" в. д. К. С., И. С. 18.07.17. Часто на площади 270 м². Глубина 1,6 м, грунт илесто-торфянистый, течение отсутствует, затенение до 30 % (наблюдение).

Распространение вида, отмеченное во втором томе «Флоры Беларуси», далеко не полное [19]. Ниже приводятся местонахождения только в тех административных районах, которые не указаны во «Флоре» для Минской области.

Любанский р-н, окрестность д. Редковичи, левобережье р. Ореса. 52°43'46,82" с. ш., 28°1'40,43" в. д. Д. М. 28.08.15.

Смолевичский р-н, окр. д. Шеметово, р. Уша. 53°54'28,00" с. ш., 28°1'49,63" в. д. Д. М. 02.08.16. Минский р-н, г. Минск:

1) у пересечения ул. Космонавтов и просп. Дзержинского, на мелководье р. Мухля. Д. М. 10.09.13;

2) вблизи ул. Шейпичи, р. Свислочь. Д. М. 11.09.13;

3) вблизи ул. Якубова, р. Свислочь. Д. М. 11.09.13;

4) д. Вишневка (Папернянский с/с), пруд на притоке р. Вяча. К. С. 25.06.16. Глубина 0,3 м, грунт илесто-песчаный.

В 2016 г. этот вид отмечен нами также для оз. Нарочь.

Червенский р-н, д. Рудня, р. Уша. К. С. 29.08.13. В акватории реки 200–250 м восточнее моста. Глубина 1,5 м, грунт илесто-песчаный, затенение 30 %.

Копыльский р-н, С окрестности д. Корзуны, мелиоративный канал. К. С. 28.07.14. Глубина 0,3 м, грунт илистый.

Столбцовский р-н, г. Столбцы, р. Неман. К. С. 27.07.14. Глубина 0,5 м, грунт песчаный, скорость течения средняя.

Несвижский р-н:

1) 1 км к Ю-В от д. Фольварковцы, мелиоративный канал. К. С. 26.07.14. Глубина 0,6 м, грунт илесто-торфянистый;

2) 1 км к С-З от д. Каролина, р. Уша (вблизи моста). К. С. 26.07.14. Глубина 0,75 м, грунт илисто-песчаный, течение медленное; 0,5 км к С-В от д. Студенки, р. Уша (вблизи моста). Глубина 0,65–1,5 м, грунт илисто-песчаный, течение медленное.

Крупский р-н:

1) д. Бобр, р. Бобр (вблизи моста). К. С. 19.07.14. Глубина 0,75 м, грунт песчаный, скорость течения средняя;

2) окрестность д. Новые Пышачи, р. Можга (вблизи моста). К. С. 19.07.14. Глубина 0,7 м, грунт песчаный, скорость течения средняя;

3) д. Прошика, р. Высокая (вблизи моста). К. С. 20.07.14. Глубина 1,15 м, грунт илисто-песчаный, течение медленное;

4) 3,5 км к В от д. Холопеничи, р. Эсса. К. С. 20.07.2014. Глубина 0,55 м, грунт илисто-песчаный, течение медленное.

Березинский р-н:

1) В окрестности д. Погост, р. Клевица. К. С. 23.07.14. Глубина 1 м, грунт илестый, течение медленное;

2) В окрестности д. Едлино, р. Березина. К. С. 23.07.14. Глубина 0,65 м, грунт илисто-песчаный, течение медленное.

Дзержинский р-н:

1) С окрестности д. Станьково, р. Уса. К. С. 07.07.15. Глубина 1,08 м, грунт песчаный, скорость течения средняя;

2) Ю окрестности д. Добринево, пруд на р. Жесть. К. С. 29.06.15. Глубина 0,8 м, грунт илестый;

3) З окрестности д. Кленовка, пруд на р. Рапусса. К. С. 29.06.15. Глубина 0,35 м, грунт илисто-песчаный.

Борисовский р-н:

1) Ю окрестности д. Клыпенка, р. Бобр. 54°06'44,8" с. ш., 28°52'59,7" в. д. К. С. 29.07.15. Глубина 0,6 м, грунт песчаный, скорость течения средняя;

2) д. Тарасовка, р. Сха. 54°17'18,4" с. ш., 28°32'22,1" в. д. К. С. 30.07.15. Глубина 0,6 м, грунт илисто-песчаный;

3) З окрестности д. Переседы, р. Плиса. 54°08'04,8" с. ш., 28°24'45,9" в. д. К. С. 29.07.15. Глубина 1 м, грунт песчаный, скорость течения средняя;

4) С окрестности д. Новоселки, р. Березина. 54°07'41,1" с. ш., 28°40'36,7" в. д. К. С. 29.07.15. Глубина 0,5 м.

Клецкий р-н, 2,5 км к В от д. Звонка, вдхр. на р. Нача (вблизи территории оздоровительного лагеря). 52°55'01,0" с. ш., 26°31'01,1" в. д. К. С. 11.08.15. Глубина 0,8 м, грунт илисто-песчаный оторфованный.

Семейство Водокрасовые – Hydrocharitaceae Juss.

***Najas major* All. – Наяда большая**

Минская обл., Мядельский р-н, 2,2 км к С-З от г. п. Свирь, оз. Свирьнище. 54°52'23,2" с. ш., 26°22'33,2" в. д. К. С. 25.07.15. Численность популяции 3 экз/м²; площадь, занимаемая метапопуляцией, 12 м². Глубина 1,4 м, грунт илисто-песчаный, открытый участок озера. В сообществе харовых водорослей.

Семейство Рдестовые – Potamogetonaceae Bercht. et J. Presl

***Potamogeton acutifolius* Link – Рдест остролистный**

Гродненская обл., Свислочский р-н, 2,2 км к Ю от д. Лубянка, вдхр. Лубянское. 52°47'47,40" с. ш., 24°34'13,23" в. д. К. С., И. С. 23.07.17. Глубина 1 м, грунт торфянисто-песчаный, затенение отсутствует. Отдельные растения и мелкие куртины. Редко.

***Potamogeton alpinus* Walb. – Рдест альпийский**

Минская обл., Стародорожский р-н, 2 км к Ю-В от д. Залужье, р. Солон (вблизи моста). К. С. 03.07.13. Площадь ценопопуляции – 5 м². Глубина 0,23 м, грунт илестый, течение медленное, затенение отсутствует. Образует фитоценозы асс. *Elodeo-Potametum alpini* (Podb., 1967) Pass., 1994.

***Potamogeton berchtoldii* Fieber – Рдест Берхтольда**

Гродзенская обл., Свислочский р-н, 1,5 км к С-В от д. Залеский Бор, канал Залеский Бор (вблизи шлюза). 52°46'4,86" с. ш., 24°31'49,66" в. д. К. С., И. С. 23.07.17. Несколько мелких куртин. Редко. Глубина 0,1 м, течение медленное, грунт илесто-песчаный, затенение отсутствует.

Брестская обл., Пружанский р-н, В окрестности д. Тарасы, р. Калиновец. Невыраженное русло реки в усыхающем заболоченном черноольшанике. 52°29'44,45" с. ш., 24°6'53,62" в. д. К. С., И. С. 19.07.17. Площадь сообщества – 10 м². Глубина 0,55 м, вода стоячая, затенение до 20 %. Произрастает совместно с плавающими на поверхности воды, неукореняющимися гидрофитами. Является доминантом сообщества, граничащего с ценозом асс. *Typhetum latifoliae* Nowiński, 1930.

Брестская обл., Каменецкий р-н:

1) 0,5 км к В от д. Панасюки, временный водоем в долине притока р. Белая (длительно затопленный луг). 52°33'50,77" с. ш., 23°37'7,38" в. д. К. С., И. С. 17.07.17. Площадь сообщества – 100 м². Глубина 0,1–0,2 м, вода стоячая, грунт илесто-торфянистый, затенение отсутствует. В малом обилии произрастает в составе сообществ асс. *Lemnetum trisulcae* den Hartog, 1963;

2) 1 км к Ю от д. Бобинка, приток р. Белая, участок реки в черноольшанике. 52°33'51,11" с. ш., 23°33'19,88" в. д. К. С., И. С. 17.07.17. Группы из нескольких растений, редко, в сообществе асс. *Lemno-Callitrichetum palustris* A. Bobrov et Chemeris, 2006. Глубина 0,15 м, скорость течения средняя, грунт мелкопесчаный, затенение до 60 %.

***Potamogeton nodosus* Poir. – Рдест узловатый**

Брестская обл., Каменецкий р-н, С окрестности д. Рожковка, пруд. 52°32'40,21" с. ш., 23°41'59,32" в. д. К. С., И. С. 17.07.17. Площадь сообщества – 15–60 м². Глубина 1,4 м, грунт илесто-песчаный, затенение отсутствует. Ценозы рдеста узловатого (асс. *Potametum nodosi* (Soó, 1960) Segal, 1964) граничат с сообществами асс. *Potametum natantis* Hild, 1959 и асс. *Phragmitetum communis*. В их состав также входят харовые водоросли, *Myriophyllum spicatum* L., *Stuckenia pectinata* (L.) Börner.

Минская обл., Столбцовский р-н, 1,3 км к З от д. Хутор-Борок, р. Сула. К. С. 27.07.14. Площадь сообщества (асс. *Potametum nodosi*) – 9 м². Глубина 0,55 м, грунт илесто-песчаный, скорость течения высокая, затенение 55 %.

Минская обл., Вилейский р-н, 0,7 км к С-З от д. Сивцы, р. Узлянка. К. С. 14.07.13. Площадь сообщества с доминированием рдеста узловатого (асс. *Potametum nodosi*) – 8 м². Глубина 0,8 м, грунт илесто-песчаный, скорость течения средняя, затенение 65 %.

***Potamogeton trichoides* Cham. et Schtdl. – Рдест волосовидный**

Минская обл., Борисовский р-н, д. Бояры, р. Болотница. К. С. 10.07.17. Единичные особи, редко. Глубина 0,7 м, грунт илестый, затенение отсутствует. В составе фитоценоза асс. *Lemnetum trisulcae*.

Минская обл., Копыльский р-н:

1) д. Колодезное, деревенская копань. К. С. 03.07.17. Мелкие куртины, нередко по всей акватории копани. Глубина 0,75 м, грунт илесто-песчаный, затенение отсутствует. В составе фитоценоза асс. *Ceratophylletum demersi* Corillion 1957;

2) д. Песочное, р. Неман. К. С. 03.07.17. Мелкие куртины, нередко по всей акватории реки на 200-метровом участке. Глубина 1,2 м, грунт илесто-песчаный, затенение до 20 %. В составе фитоценоза асс. *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* W. Koch, 1954 вместе с *Lemna turionifera* *Myriophyllum sibiricum* Kom., *Potamogeton friesii* Rupr. и др.

Минская обл., Столбцовский р-н, В окрестности д. Заречье, пруд на притоке р. Шура (участок пруда между двумя мостами). К. С. 15.08.15. Редко. Глубина 0,8 м, грунт илесто-песчаный, затенение отсутствует.

Минская обл., Пуховичский р-н, 1,1 км к С-В от д. Любачка, канал, впадающий в р. Талька. К. С. 01.08.16. Мелкие куртины, нередко по всей акватории канала на 200-метровом участке. Глубина 0,3 м, илесто-торфянистый грунт, затенение отсутствует.

Минская обл., Мядельский р-н, 1,5 км к Ю-В от д. Триданы, пруд на реке. К. С. 23.07.16. Единичные особи, редко. Глубина 0,65 м, илесто-торфянистый грунт, затенение отсутствует.

Ранее в пределах Минской области *P. trichoides* отмечался только в Крупском и Любанском районах [19].

Семейство Сытевые – Cyperaceae Juss.

***Bolboschoenus planiculmis* (F. W. Schmidt) T. V. Egorova – Клубнекамыш плоскостебельный**

Минская обл., Узденский р-н, Ю-З окрестности д. Лоша, С-В часть вдхр. Лошанское. К. С. 30.07.17. Площадь ценопопуляции – 6 м². Берег водохранилища (вблизи моста через дорогу Р68), глубина 0,05–0,1 м, грунт песчаный, вода стоячая, затенение отсутствует. В составе фитоценоза с доминированием *Leersia oryzoides* (L.) Sw.

Это второе достоверно известное местонахождение *B. planiculmis* в Минской области [20].

Семейство Мятликовые (Злаки) – Poaceae Barnhart (Gramineae Juss.)

***Catabrosa aquatica* (L.) P. Beauv. – Поручейница водяная**

Гродненская обл., Свислочский р-н, 1,3 км к Ю от д. Гринки 1, берег р. Колонна. 52°56'26,38" с. ш., 24°7'10,03" в. д. К. С., И. С. 22.07.17. Площадь сообщества – 15 м².

Глубина 0,2 м, грунт мелкопесчаный, скорость течения высокая, затенение отсутствует. В структуре фитоценоза поручейница является доминантом, произрастает совместно с *Berula erecta* (Huds.) Coville, *Lemna gibba* L., *L. minor* L., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *G. maxima* (Hartm.) Holmb.

Вид недавно также отмечался в реке Крапивница, впадающей в Колонну ближе к ее верховью [21].

***Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski – Манник литовский**

Минская обл., Дзержинский р-н, окрестность д. Александрова, смешанный заболоченный лес с осинкой, черной ольхой, березой, елью. Изредка на площади 10×20 м. Д. М. 13.06.15.

Для Дзержинского района этот охраняемый вид ранее не указывался.

***Zizania palustris* L. – Цицания болотная**

Минская обл., Солигорский р-н, г. Солигорск, на мелководье Солигорского водохранилища. Изредка. Д. М. 27.08.15.

Семейство Роголистниковые – Ceratophyllaceae Gray

***Ceratophyllum submersum* L. – Роголистник подводный, или погруженный**

Минская обл., Копыльский р-н, вдхр. Краснослободское, прибрежная часть акватории. К. С. 02.07.17. Единичные особи, редко. Глубина 0,5 м, грунт торфянисто-песчаный, затенение до 30 %.

Семейство Лютиковые – Ranunculaceae Juss.

***Ranunculus kauffmannii* Clerc. (*Batrachium kauffmannii* (Clerc) V. Krecz.) – Водяной лютик Кауфмана, или Шелковник Кауфмана**

Минская обл., Вилейский р-н, 2,4 км к С от д. Журихи, р. Ментынь (вблизи моста). 54°38'45,03" с. ш., 26°54'45,51" в. д. К. С. 14.07.13. Численность популяции 21 экз/м²; площадь, занимаемая метапопуляцией, 1,5 м². Глубина 0,15 м, грунт песчано-каменистый, скорость течения средняя, затенение отсутствует.

Минская обл., Столбцовский р-н, д. Рубежовичи, р. Сула (вблизи моста). 53°41'24,94" с. ш., 26°51'27,25" в. д. К. С. 05.07.17. Численность популяции 16 экз/м²; площадь, занимаемая метапопуляцией, 11 м². Глубина 0,2 м, грунт песчано-каменистый, скорость течения высокая, затенение 80 %. Образует сообщество асс. *Fontinali-Batrachietum kauffmannii* A. Bobrov, 2001.

Семейство Мареновые – Rubiaceae Juss.

***Galium trifidum* L. – Подмаренник трехнадрезный**

Минская обл., Дзержинский р-н, окрестность д. Мостище, южный берег оз. Бездонка. Д. М. 2.08.14. На сплавинах у берега. Изредка на площади 2×5 м.

Семейство Пузырчатковые – Lentibulariaceae Rich.

***Utricularia minor* L. – Пузырчатка малая**

Гродненская обл., Свислочский р-н, 2,5 км к Ю-З от д. Тереховичи. Лесной водоем с заболоченными берегами. 52°52'33,34" с. ш., 24°29'8,44" в. д. К. С., И. С. 23.07.17. В прибрежном заливе внутри сплавины. Часто на площади 2 м². Глубина 0,2 м, вода стоячая, затенения нет.

Семейство Астровые (Сложноцветные) – Asteraceae Bercht. et J. Presl (Compositae Giseke)

***Petasites spurius* (Retz.) Rchb. – Белокопытник ложный**

Редкий в Минской области вид, который ранее был известен только в нижнем течении р. Неман.

Минская обл., Вилейский р-н, окрестность д. Ковали, берег Вилейского водохранилища, Сырые закустаренные пески у берега. Часто на площади 10×20 м. Д. М. 07.09.16. Цветущие растения доставлены нам из данного локалитета в 2015 г. старшим преподавателем кафедры зоологии БГУ А. В. Балашем.

Семейство Сельдереевые (Зонтичные) – Apiaceae Lindl. (Umbelliferae Juss.)

***Berula erecta* (Huds.) Coville – Берула прямая**

Минская обл., Копыльский р-н:

1) д. Луговая, р. Барановка. К. С. 03.07.17. Единичные особи, редко на 200-метровом участке реки. Берег реки, грунт песчаный, затенение до 15 %. В сообществе асс. *Phalaridetum arundinaceae* Libbert, 1931;

2) д. Перевоз, р. Лоша (вблизи моста). К. С. 03.07.17. Мелкие куртины, редко на 300-метровом участке реки. Глубина 0,5 м, грунт илисто-песчаный, затенение отсутствует. В сообществе с доминированием *Rorippa amphibia* (L.) Besser;

3) д. Песочное, р. Неман (вблизи моста). К. С. 03.07.17. Единичные особи, редко на 200-метровом участке реки. Берег реки, грунт песчаный, затенение до 25 %.

Брестская обл., Каменецкий р-н:

1) 1 км к В от д. Чернаки, берег р. Лесная Правая (вблизи моста). 52°28'33,29" с. ш., 23°53'57,48" в. д. К. С., И. С. 20.07.17. Единичные особи, редко. Глубина 0,3 м, грунт илисто-песчаный, течение медленное, затенение отсутствует. По краю фитоценоза ассоциации *Phalaridetum arundinaceae* W. Koch ex Libb., 1931;

2) 0,5 км к С-З от д. Голый Борок, р. Лесная. 52°25'38,65" с. ш., 23°50'56,72" в. д. К. С., И. С. 19.07.17. Площадь, занимаемая ценопопуляциями, 1–10 м². Распространена (на километровой отрезке реки) вдоль берегов, в основном мелкими куртинами. Сообщества асс. *Beruletum erecta* в данном локалитете редки и граничат с ценозами асс. *Potamogetono-Nupharetum luteae* Müller et Görs, 1960, асс. *Phragmitetum communis* (Gams, 1927) Schmale, 1939;

3) 0,5 км к Ю-В от д. Белая, р. Белая. 52°34'43,94" с. ш., 23°44'12,53 " в. д. К. С., И. С. 21.07.17. Единичные особи, редко. Глубина 0,65 м, грунт песчаный, скорость течения высокая, затенение до 50 % (от *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). Фитоценозы асс. *Beruletum erecta* здесь формируются редко (занимают площадь до 8 м²), контактируют с сообществами асс. *Phragmitetum communis* (Gams, 1927) Schmale, 1939;

4) С окрестности д. Селище Большое, р. Лесная Правая. 52°34'2,20" с. ш., 23°46'39,70" в. д. К. С., И. С. 20.07.17. Единичные особи, редко. Глубина 0,4 м, грунт мелкопесчаный, течение медленное, затенение отсутствует. В прибрежной зоне акватории, по краям сообщества асс. *Sagittario-Sparganietum emersi* Tüxen, 1953;

5) Ю окрестности д. Столповиски, р. Белая (вблизи моста). 52°32'53,12 " с. ш., 23°39'6,70" в. д. К. С., И. С. 18.07.17. Единичные особи и группы из 2–5 растений, редко. Глубина 1,2 м, грунт илисто-песчаный, течение медленное, затенение практически отсутствует. В сообществе асс. *Potamogetono-Nupharetum luteae*;

6) окрестность д. Каменюки, Каменюкский с/с, у моста через р. Лесная Правая. Д. М. 28.06.1999. ~145 м над уровнем моря. № 665. В воде и на мелководье реки. Довольно часто.

Гродненская обл., Свислочский р-н:

1) 1,5 км к С от д. Большие Михалки, р. Лошанка (вблизи моста). 52°58'19,18" с. ш., 24°12'15,68" в. д. К. С., И. С. 22.07.17. Площадь, занимаемая метапопуляциями, 0,5–50 м². Глубина 0,25 м, грунт мелкопесчаный, скорость течения высокая, затенение отсутствует. Фитоценозы, образованные *Berula erecta* (ассоциация *Beruletum erectae* Roll 1938), произрастают по обоим берегам реки (ширина полос 0,5–1 м), а также в виде небольших, повторяющихся пятен в центре русла;

2) 1,3 км к С-В от д. Рудня, Хоневичский с/с, р. Хоровка. 52°51'24,25" с. ш., 24°36'4,47" в. д. К. С., И. С. 23.07.17. Площадь ценопопуляций – 0,5–20 м². Глубина 0,6 м, грунт крупно-песчаный, скорость течения высокая, затенение от 5 до 45 % (от *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). Фитоценозы асс. *Beruletum erecta* размещаются по обоим берегам реки пятнами, часто;

3) Незбодичский с/с, 0,25 км к С-В от д. Колоная. 52°56'54,1" с. ш., 24°0'23,1" в. д. Д. М. 06.09.15. ~155 м над уровнем моря. № 2807. На мелководье и по берегам р. Колонна, у пересечения с автодорогой Доброволя–Свислочь. Заросли на площади 40 м² (2×20 м);

4) Добровольский с/с, Ю-З окраина д. Доброволя. 52°54'15,4 " с. ш., 24°0'59,5" в. д. Д. М. 06.09.15. ~150 м над уровнем моря. № 2809. На мелководье и по берегам р. Пчелка, у пересечения с автодорогой Доброволя–Тиховоля. Часто на площади 120 м² (2×60 м);

5) Добровольский с/с, 1 км к С-В от д. Бровск. 52°52'23,62" с. ш., 23°59'24,16" в. д. Д. М. 06.09.15. ~150 м над уровнем моря. № 2819. На мелководье и по берегам р. Нарев (русло и рукав реки), у пересечения с автодорогой Доброволя–Тиховоля. Часто на площади 200 м²;

6) Добровольский с/с, 0,25 км к С-В от д. Немержа 52°50'27,7" с. ш., 24°2'12,5 " в. д. Д. М. 06.09.15. ~155 м над уровнем моря. № 2832. На мелководье и по берегам р. Нарев, у пересечения с автодорогой Тиховоля–Рудня. Изредка на площади 15 м².

К 2016 г. было известно более 10 местонахождений этого вида в пуще, однако детально распространение здесь берулы прямой не изучалось. Проведенные нами исследования встречаемости *Berula erecta* в пределах Национального парка показали практически непрерывное (в основном небольшое обилие отдельных особей или микрогрупп) ее распространение преимущественно в прибрежных биотопах в следующих пунктах:

1) участок р. Лесная протяженностью около 2 км – от моста в 0,5 км к С-З от д. Голый Борок до д. Жданки;

2) участок р. Белая протяженностью около 1,5 км (от моста в Ю-В окрестности д. Белая до устья);

3) участок р. Колонна протяженностью 0,5 км вниз по течению от моста в Ю окрестности д. Гринки-1;

4) участок р. Лошанка протяженностью 0,5 км вниз по течению от моста в С-В окрестности д. Большие Михалки;

5) участок р. Хоровка протяженностью 1,2 км вверх по течению от моста в Ю окрестности д. Борисики.

Большинство мест произрастания берулы прямой сосредоточены в северной, северо-западной и юго-западной частях Национального парка, где наиболее широко представлены естественные, минимально антропогенно измененные элементы гидрографической сети, в том числе крупные реки.

***Conioselinum tataricum* Hoffm. – Гирчовник татарский, или влагалищный**

Минская обл., Минский р-н, окрестность д. Рогово, берег р. Гуйка. Изредка. Д. М. 28.05.07.

Для Минского района этот охраняемый вид ранее не указывался.

Заключение. В результате проведенных исследований выявлено 75 локалитетов 20 видов водных и заходящих в воду береговых растений, охраняемых законом в Республике Беларусь (из которых 7 видов включены в основной список Красной книги, 5 видов – в список профилактической охраны) и 8 видов (а также 1 гибрид) редких для флоры республики растений водных объектов. Местонахождения *Nuphar pumila* (Timm) DC., *Ranunculus kauffmannii* Clerc., *Najas major* All., *Berula erecta*, *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski, *Conioselinum tataricum* Hoffm., обнаруженные на территории Минской области, отсутствуют в 4-м издании Красной книги Беларуси. Новыми для флоры НП «Беловежская пуща» являются 5 видов водных растений. Полученная информация о местонахождениях охраняемых видов водных растений может быть использована для организации мониторинга их популяций, составления соответствующих охранных паспортов и охранных обязательств.

Благодарности. Выражаем благодарность ведущему научному сотруднику Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, доктору биологических наук И. М. Степановичу за помощь в проведении полевых работ на территории НП «Беловежская пуща».

Acknowledgements. We express our gratitude to the leading scientist of the V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Doctor of Biological Sciences I. M. Stepanovich for assistance in conducting field works in the territory of NP "Belovezhskaya Pushcha".

Список использованных источников

1. Дубына, Д. В. Макрофиты – индикаторы изменений природной среды / Д. В. Дубына, С. М. Стойко, К. М. Сытник. – Киев : Наук. думка, 1993. – 432 с.
2. Катанская, В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения / В. М. Катанская. – Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. – 187 с.
3. Власов, Б. П. Использование высших водных растений для оценки и контроля за состоянием водной среды : метод. рекомендации / Б. П. Власов, Г. С. Гигевич. – Минск : БГУ, 2002. – 84 с.
4. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV / M. W. Chase [et al.] // Bot. J. Linn. Soc. – 2016. – Vol. 181, N 1. – P. 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
5. Флора Восточной Европы / Рос. акад. наук, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова ; под ред. Н. Н. Цвелева [и др.]. – СПб. : Мир и семья ; Изд-во С.-Петерб. гос. хим.-фармацевт. акад., 2001. – Т. 10. – 670 с.
6. Флора Восточной Европы / Рос. акад. наук, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова ; под ред. Н. Н. Цвелева. – М. ; СПб. : КМК, 2004. – Т. 11. – 534 с.
7. Flora of North America: North of Mexico / Flora of North America editorial comm. – New York : Oxford Univ. Press, 2000. – Vol. 22 : Magnoliophyta: Alismatidae, Arecidae, Commelinidae (in part), and Zingiberidae. – 384 p.
8. Wiegleb, G. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae) / G. Wiegleb, A. A. Bobrov, J. Zalewska-Gałosz // Phytotaxa. – 2017. – Vol. 319, N 1. – P. 1–55. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.319.1.1>
9. Kaplan, Z. Potamogeton taxa proposed by J. F. Wolfgang and his collaborators / Z. Kaplan, J. Zalewska-Gałosz // Taxon. – Vol. 53, N 4. – 2004. – P. 1033–1041. <https://doi.org/10.2307/4135570>
10. Тетерюк, Б. Ю. Водная и прибрежно-водная растительность озера Ямозеро (Республика Коми) / Б. Ю. Тетерюк // Растительность России. – 2011. – № 19. – С. 101–116.
11. Водная растительность Южного Урала (Республика Башкортостан). II. Класс Potamogeton / Я. М. Голованов [и др.] // Растительность России. – 2015. – № 27. – С. 40–77.
12. Тетерюк, Б. Ю. Синтаксономический обзор растительности водоемов бассейна р. Вычегда (Европейский северо-восток России) / Б. Ю. Тетерюк // Известия Коми науч. центра Урал. отд-ния Рос. акад. наук. – 2017. – Вып. 29, № 1. – С. 18–27.
13. Киприянова, Л. М. Водная и прибрежно-водная растительность рек Чулым и Каргат (Западная Сибирь) / Л. М. Киприянова // Растительность России. – 2013. – № 22. – С. 62–77.
14. Дубына, Д. В. Синтаксономическое разнообразие растительности устьевой области Днепра. IV. Класс Potamogeton Klika in Klika et Novák 1941 / Д. В. Дубына, Т. П. Дзюба // Растительность России. – 2010. – № 16. – С. 3–26.
15. Папченков, В. Г. Основные гидробиотические понятия и сопутствующие им термины: проект / В. Г. Папченков, А. В. Щербаков, А. Г. Лапиров. – Рязань : Сервис, 2003. – 21 с.
16. First record of *Nymphaea* × *marliacea* Lat.-Marl. “Rosea” in the Iberian Peninsula: identification based on morphological features and molecular techniques / E. D. Dana [et al.] // Bouteloua. – 2017. – Vol. 28. – P. 132–139.
17. Адвентивная флора Москвы и Московской области / С. Р. Майоров [и др.]. – М. : КМК, 2012. – 412 с.
18. Джус, М. А. Ряска турионообразующая (*Lemna turionifera* Landolt, Lemnaceae) – новый вид для флоры Беларуси и Национального парка «Нарочанский» / М. А. Джус // Особо охраняемые природные территории Беларуси : исследования : сб. науч. ст. / редкол. : В. С. Ивкович (отв. ред.) [и др.]. – Минск, 2011. – Вып. 6. – С. 65–80.
19. Флора Беларуси. Сосудистые растения : в 6 т. / Нац. акад. наук Беларуси, Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича ; под общ. ред. В. И. Парфенова. – Минск : Беларус. навука, 2009. – Т. 2 : Liliopsida (Acoraceae, Alismataceae, Araceae, Butomaceae, Commelinaceae, Hydrocharitaceae, Juncaginaceae, Lemnaceae, Najadaceae, Poaceae, Potamogetonaceae, Scheuchzeriaceae, Sparganiaceae, Typhaceae, Zannichelliaceae) / Д. И. Третьяков [и др.]. – 447 с.
20. Флора Беларуси. Сосудистые растения : в 6 т. / Нац. акад. наук Беларуси, Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича ; под общ. ред. В. И. Парфенова. – Минск : Беларус. навука, 2009. – Т. 3 : Liliopsida (Agavaceae, Alliaceae, Amaryllidaceae, Asparagaceae, Asphodelaceae, Cannaceae, Colchicaceae, Convallariaceae, Cyperaceae, Dioscoreaceae, Iridaceae, Ixioliridaceae, Nemerocallidaceae, Nostaceae, Nyacinthaceae, Juncaceae, Liliaceae, Melanthiaceae, Ophiogonaceae, Orchidaceae, Pontederiaceae, Tofieldiaceae, Trilliaceae) / Д. В. Дубовик [и др.]. – 2017. – 571 с.
21. Находки некоторых редких аборигенных и адвентивных видов сосудистых растений в Беларуси / Д. В. Дубовик [и др.] // Ботаника (исследования) : сб. науч. тр. / Ин-т эксперим. ботаники НАН Беларуси. – Минск, 2016. – Вып. 45. – С. 404–415.

References

1. Dubyna D. V., Stoiko S. M., Sytnik K. M. *Macrophytes indicators of environmental changes*. Kiev, Naukova dumka Publ., 1993. 432 p. (in Russian).
2. Katanskaya V. M. Higher aquatic vegetation of the continental water bodies of the USSR. Methods of investigation. Leningrad, Nauka (Leningradskoe otdelenie) Publ., 1981. 187 p. (in Russian).
3. Vlasov B. P., Gigevich G. S. *Use of higher aquatic plants for assessment and control of the state of the aquatic environment: methodological recommendations*. Minsk, Publishing house of the Belarusian State University, 2002. 84 p. (in Russian).
4. Chase M. W., Christenhusz M. J. M., Fay M. F., Byng J. W., Judd W. S., Soltis D. E., Mabberley D. J., Sennikov A. N., Soltis P. S., Stevens P. F. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2016, vol. 181, no. 1, pp. 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

5. Gel'tman D. V., Grudzinskaya I. A., Egorova T. V., Sokolova I. V., Tsvelev N. N. (eds.). *Flora Europae orientalis. Vol. 10.* Saint Petersburg, Mir i Sem'ya Publ., Publishing house of the Saint Petersburg State Chemical and Pharmaceutical Academy, 2001. 670 p. (in Russian).
6. Tsvelev N. N. (ed.). *Flora Europae orientalis. Vol. 11.* Moscow, Saint Petersburg, KMK Publ., 2004. 534 p. (in Russian).
7. *Flora of North America: North of Mexico. Vol. 22. Magnoliophyta: Alismatidae, Arecidae, Commelinidae (in part), and Zingiberidae.* New York, Oxford University Press, 2000. 384 p.
8. Wiegleb G., Bobrov A. A., Zalewska-Galosz J. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae). *Phytotaxa*, 2017, vol. 319, no. 1, pp. 1–55. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.319.1.1>
9. Kaplan Z., Zalewska-Galosz J. Potamogeton taxa proposed by J. F. Wolfgang and his collaborators. *Taxon*, 2004, vol. 53, no. 4, pp. 1033–1041. <https://doi.org/10.2307/4135570>
10. Teteryuk B. Yu. Aquatic and helophytic vegetation of the Yamozero Lake (The Komi Republic). *Rastitel'nost' Rossii* [Vegetation of Russia], 2011, no. 19, pp. 101–116 (in Russian).
11. Golovanov Ya. M., Yamalov S. M., Baktybaeva Z. B., Petrov S. S. Aquatic vegetation of the South Urals (Bashkortostan Republic). II. Class Potametea. *Rastitel'nost' Rossii* [Vegetation of Russia], 2015, no. 27, pp. 40–77 (in Russian).
12. Teteryuk B. Yu. Syntaxonomical overview of vegetation of water bodies of the Vychegda river basin (European North-East of Russia). *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra Ural'skogo otdeleniya Rossiiskoi akademii nauk* [Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences], 2017, no. 1, vol. 29, pp. 18–27 (in Russian).
13. Kipriyanova L. M. Aquatic and semiaquatic vegetation of the Chulym and Kargat rivers (West Siberia). *Rastitel'nost' Rossii* [Vegetation of Russia], 2013, no. 22, pp. 62–77 (in Russian).
14. Dubyna D. V., Dzyuba T. P. Syntaxonomical diversity of vegetation of the Dnieper mouth region. IV. Class Potametea. Klika in Klika et Novák 1941. *Rastitel'nost' Rossii* [Vegetation of Russia], 2010, no. 16, pp. 3–26 (in Russian).
15. Papchenkov V. G., Shcherbakov A. V., Lapirov A. G. *Basic hydrobotanical concepts and associated terms: project.* Ryazan', Servis Publ., 2003. 21 p. (in Russian).
16. Dana E. D., Verloove F., Guillot Ortiz D., Rodriguez-Marzal J. L., Paredes-Carretero F., Juan Bañón J. L., Esteban E., García-de-Lomas J. First record of *Nymphaea × marliacea* Lat.-Marl. “Rosea” in the Iberian Peninsula: identification based on morphological features and molecular techniques. *Bouteloua*, 2017, vol. 28, pp. 132–139.
17. Maiorov S. R., Bochkin V. D., Nasimovich Yu. A., Shcherbakov A. V. *Adventive flora of Moscow and Moscow region.* Moscow, KMK Publ., 2012. 412 p. (in Russian).
18. Dzhus M. A. Red duckweed (*Lemna turionifera* Landolt, Lemnaceae) – new species to Belarus and Narochanskiy National Park]. *Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Belarusi: issledovaniya: sbornik nauchnykh statei* [Specially Protected Natural Territories of Belarus: Research: a collection of scientific articles]. Minsk, 2011, iss. 6, pp. 65–80 (in Russian).
19. Parfenov V. I. (ed.). *Flora of Belarus. Vascular plants. Vol. 2. Liliopsida (Acoraceae, Alismataceae, Araceae, Butomaceae, Commelinaceae, Hydrocharitaceae, Juncaginaceae, Lemnaceae, Najadaceae, Poaceae, Potamogetonaceae, Scheuchzeriaceae, Sparganiaceae, Typhaceae, Zannichelliaceae).* Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2013. 447 p. (in Russian).
20. Parfenov V. I. (ed.). *Flora of Belarus. Vascular plants. Vol. 3. Liliopsida (Agavaceae, Alliaceae, Amaryllidaceae, Asparagaceae, Asphodelaceae, Cannaceae, Colchicaceae, Convallariaceae, Cyperaceae, Dioscoreaceae, Iridaceae, Ixioliridaceae, Hemerocallidaceae, Hostaceae, Hyacinthaceae, Juncaceae, Liliaceae, Melanthiaceae, Ophiogonaceae, Orchidaceae, Pontederiaceae, Tofieldiaceae, Trilliaceae).* Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2017. 571 p. (in Russian).
21. Dubovik D. V., Savchuk S. S., Skuratovich A. N., Lebed'ko V. N. New data to distribution of some rare native and adventive species of vascular plants of flora of Belarus. *Botanika (issledovaniya): sbornik nauchnykh trudov* [Botany (research): a collection of scientific papers]. Minsk, 2016, vol. 45, pp. 404–415 (in Russian).

Информация об авторах

Савицкая Карина Леонидовна – мл. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: karina_savv@mail.ru

Джус Максим Анатольевич – канд. биол. наук, доцент. Белорусский государственный университет (пр-т Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: dzhus_maxim@mail.ru

Information about the authors

Karina L. Savitskaya – Junior 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: karina_savv@mail.ru

Maxim A. Dzhus – Ph. D. (Biol.), Assistant Professor. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: dzhus_maxim@mail.ru

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 614.876(476.2)
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-447-454>

Поступила в редакцию 15.02.2018
Received 15.02.2018

А. А. Дворник¹, А. М. Дворник²

¹*Институт радиобиологии НАН Беларуси, Гомель, Республика Беларусь*

²*Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины, Гомель, Республика Беларусь*

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕГО ИЗЛУЧЕНИЯ В ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ, ЗАГРЯЗНЕННЫХ РАДИОНУКЛИДАМИ

Аннотация. В работе исследована структура источников ионизирующего излучения в лесных насаждениях, произрастающих в зонах радиоактивного загрязнения. Предложен метод оценки формирования дозы внешнего излучения в лесных сосновых насаждениях, основанный на расчете показателей защиты от протяженных источников ионизирующих излучений. Разработаны конфигурация источников излучения и алгоритмы модельных расчетов. Исходными данными для расчетов служили плотность радиоактивного загрязнения насаждения, возраст, порода дерева и тип леса. Конфигурацию и состав материала источников излучения определяли по таксационным характеристикам сосновых насаждений. Калибровку и верификацию предлагаемой модели проводили на опытных лесных объектах на основе экспериментальных измерений мощности дозы облучения разными методами. Путем сравнения полученных значений мощности экспозиционной дозы на сопряженных участках «луг–лес» экспериментально подтверждено существование так называемого «опушечного эффекта». Сравнение полученных данных и результатов модельных расчетов показывает их удовлетворительное согласие. Получен прогноз значений дозы внешнего облучения в сосновых насаждениях на отдаленный период времени.

Использование данного метода позволит повысить радиационную безопасность работников лесного хозяйства при проведении лесохозяйственных работ.

Ключевые слова: радиоактивное загрязнение, лесные насаждения, источники излучения, доза излучения, модель, прогноз

Для цитирования: Дворник, А. А. Пространственное распределение ионизирующего излучения в лесных насаждениях, загрязненных радионуклидами / А. А. Дворник, А. М. Дворник // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 4. – С. 447–454. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-447-454>

A. A. Dvornik¹, A. M. Dvornik²

¹*Institute of Radiobiology of the National Academy of Sciences of Belarus, Gomel, Republic of Belarus*

²*Francisk Skorina Gomel State University, Gomel, Republic of Belarus*

SPATIAL DISTRIBUTION OF IONIZING RADIATION SOURCES IN CONTAMINATED FOREST STANDS IN BELARUS

Abstract. Currently, there are critical ecosystems that accumulate radionuclides and determine the duration of radiation exposure on biota. The dose of external exposure caused by two factors – radioactive contamination of forest stands and the human behavior mode. In this work, authors represent the analysis of structure of ionizing radiation sources in forest stands at the territory with radioactive contamination. A method for estimating values of external radiation dose is based on calculation of protection against extended sources of ionizing radiation. A calculation data source is information on contamination density, wood species and forest type. We used taxation characteristics of pine stands to determine configuration and radiation sources composition. Calibration and verification of proposed model were carried out by dose rate in situ measurements by different methods. The results of comparison of the exposure dose rate in the meadow-forest areas confirmed the existence of the so-called “edge effect”. Experimental data is in a good agreement with the model calculations. A forecast of external exposure dose in pine forests for a remote period after the accident at ChNPP has been obtained. The method allows to improve radiation safety measures of forestry engineers, worked at forest sites.

Keywords: radioactive contamination, forest stands, radiation sources, exposure dose, model, forecast

For citation: Dvornik A. A., Dvornik A. M. Spatial distribution of ionizing radiation sources in contaminated forest stands in 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. 4, pp. 447–454 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-447-454>

Введение. Радиоактивному загрязнению в результате чернобыльских выпадений 1986 г. подверглись все природные экологические системы на обширных территориях. На протяжении десятков лет они очищались благодаря физическим и природным процессам и под воздействием контрмер, предпринятых человеком. Однако и в настоящее время существуют критические экосистемы, аккумулирующие радионуклиды и определяющие длительные дозовые нагрузки на человека вследствие внешнего облучения и миграции радионуклидов по трофическим цепям [1, 2]. К таким критическим экосистемам относятся лесные биогеоценозы. Поведение радионуклидов в лесных экосистемах имеет свою специфику и отличается от поведения в других экосистемах, например луговых и аграрных. Корректный учет лесной специфики позволяет получить реальную картину воздействия загрязненных радионуклидами лесов на жизнедеятельность человека.

В формировании дозы внешнего облучения населения и персонала основную роль играют два фактора – радиоактивное загрязнение лесных массивов и режим поведения. Вклад внешней дозы облучения в суммарную дозу колеблется в достаточно широких пределах (от 30 до 60 %) и зависит от социальной ориентации группы населения, ее профессиональной принадлежности и возраста [1, 3].

Цель настоящей работы – анализ источников внешнего излучения в лесных экосистемах, разработка метода оценки формирования дозы облучения и прогноз ее динамики.

Оценка дозы внешнего облучения, формируемой сосновыми насаждениями, и прогноз ее динамики проведены на основе расчетной модели, учитывающей распределение радионуклидов в сосновых биогеоценозах, процессы дозообразования от комплексных протяженных источников ионизирующего излучения сложной конфигурации и верификации результатов расчета путем сравнения их с данными экспериментальных измерений.

Материалы и методы исследования. *Экспериментальные измерения.* Исследования проводили в 1998 г. в районе бывших населенных пунктов (б. н. п.) Пирки, Крюки, Желибор (территория Полесского государственного радиационно-экологического заповедника), а также на территории дальнего следа радиоактивного загрязнения – б. н. п. Закружье, Восток, Бартоломеевка.

На каждый участок методом конверта размером 20×20 м на высоте 1 м устанавливали по 5 термолюминесцентных дозиметров. Одновременно проводили измерения мощности экспозиционной дозы (МЭД) дозиметром ДРГ-01Т и отбирали пробы почвы. Время экспозиции составило 60 дней.

Экспериментальные измерения МЭД выполняли с помощью газоразрядного дозиметра ДРГ-01Т (имеет действующее аттестационное свидетельство) и методом термолюминесцентной дозиметрии. Одновременно отбирали образцы почвы и определяли плотность радиоактивного загрязнения согласно методике, приведенной в работе [4]. Показания термолюминесцентных дозиметров обрабатывали в радиологической лаборатории ГУ «Гомельский областной центр гигиены, эпидемиологии и общественного здоровья».

В соответствии с [5] значения мощности экспозиционной дозы и поглощенной дозы были пересчитаны в эквивалентную дозу с поправочными коэффициентами 0,7 мЗв/мкГр, если мощность поглощенной дозы гамма-излучения была выражена в мкГр/ч, и 0,0061 мЗв/мкР, если МЭД гамма-излучения была выражена в мкР/ч.

Для выявления особенностей формирования дозы излучения в лесных насаждениях и на открытой местности выбирали смежные участки на расстоянии 50 м от стены леса.

Распределение радионуклидов в лесных биогеоценозах. Распределение и перераспределение радионуклидов в сосновых биогеоценозах описывали с помощью модели FORESTLIFE [1], которая основывается на полученных экспериментальных данных многолетних наблюдений за распределением и перераспределением радионуклидов в компонентах лесного биогеоценоза.

В рамках этой модели определяли характер процесса миграции ^{137}Cs по почвенному профилю, используя двухкомпонентные квазидиффузионные и диффузионно-конвективные дифференциальные уравнения переноса вещества в неоднородных средах. Зная коэффициенты миграции и относительные вклады различных механизмов, можно рассчитать распределение радионуклидов по почвенному профилю в любой момент времени. Образцы подстилки отбирали в слоях A_0L и $A_0F + A_0H$, образцы почвы – послойно с толщиной слоя 1 см до глубины 20 см.

Распределение ^{137}Cs по компонентам соснового фитоценоза определяли с помощью коэффициентов перехода радионуклидов из почвы в древесное растение и его возрастной зависимости.

Исходными данными для модельных расчетов служили возраст, порода дерева и тип леса (а следовательно, связанный с ним тип почвы).

Выбор метода и алгоритмы расчета дозы внешнего облучения. В результате анализа методов расчета доз внешнего излучения от лесных насаждений для проведения исследований нами выбран метод расчета дозовых нагрузок и защиты от ионизирующего излучения протяженных источников, применяемых на ядерно-энергетических установках [6, 7].

Для каждой формы источника и защиты с помощью уравнений, описывающих ослабление нерассеянного излучения в материале источника и защиты, определяли поток излучения и экспозиционную дозу. При этом источник рассматривали как пространственную структуру определенной геометрии. Неоднородность источников и защиты учитывали при проведении гомогенизации отдельных блоков. При расчетах вводили также поправки на многократное рассеяние излучения в материале источника, защиты и альбедо. Проводили численный расчет функций ослабления излучения для конкретных конфигураций источников и защиты.

Таксационные характеристики сосновых насаждений, описывающие форму и материал надземного источника излучения, взяты из работы [8].

Для верификации модели полученные результаты сравнивали с экспериментальными измерениями экспозиционной дозы, выполненными с помощью газоразрядного дозиметра ДРГ-01Т и методом термолюминесцентной дозиметрии. Измерения экспозиционной дозы проводили в различного возраста сосновых насаждениях мшистого типа.

При разработке алгоритмов одной из наиболее ответственных задач является определение структуры и геометрии источников на лесных объектах и приведение их к наиболее простым конфигурациям [6, 7]. Структура и пространственная конфигурация источников внешнего излучения лесного насаждения представлена в виде трех функциональных блоков: блока почвы, блока стволовой древесины, блока кроны (рис. 1).

Каждый блок представлен в виде бесконечной пластины определенной толщины и состава, имеет заданное распределение радионуклидов в пространстве пластины.

Блок почвы представлен набором 20 таких пластин толщиной 1 см каждая. Они распределены по глубине почвы, причем излучение текущей пластины экранируется пластинами, лежащими

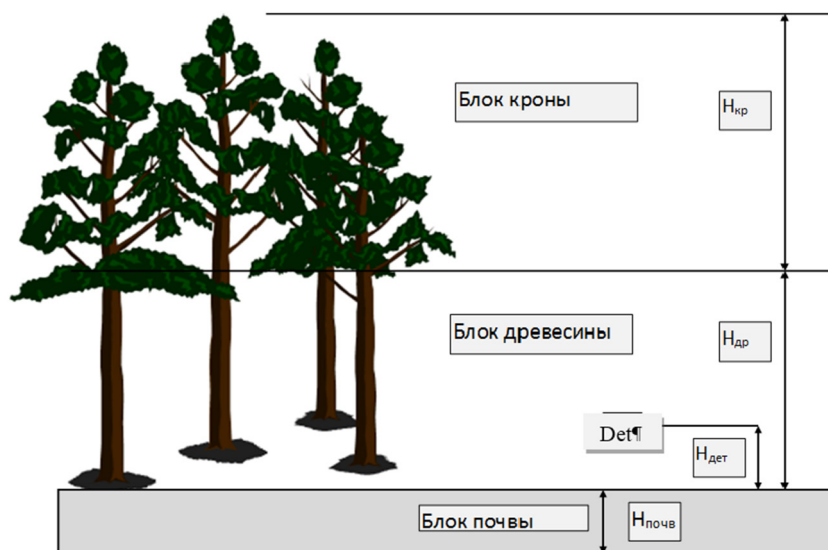


Рис. 1. Пространственная конфигурация источников внешнего излучения лесного насаждения.

$H_{кр}$ – толщина блока кроны, $H_{др}$ – толщина блока древесины, Дет – детектор, $H_{дет}$ – высота расположения детектора, $H_{почв}$ – толщина блока почвы

Fig. 1. Spatial configuration of external radiation sources in forest stands. $H_{кр}$ – thickness of the crown block, $H_{др}$ – thickness wood block, Дет – detector, $H_{дет}$ – altitude detector, $H_{почв}$ – soil block thickness

выше. Источник излучения находится внутри каждой пластины и имеет равномерное пространственное распределение. Интенсивность излучения от каждой пластины изменяется пропорционально экспериментальному распределению содержания ^{137}Cs по почвенному профилю. Изменение интенсивности излучения со временем происходит пропорционально прогнозу миграции ^{137}Cs по почвенному профилю. Детектор излучения находится на высоте 1 м над поверхностью почвы.

Блок стволовой древесины и блок кроны представлены в виде гомогенной смеси древесины, воздуха, ветвей и хвои в соответствующих пропорциях.

Гомогенизация блока древесины производится на основании таксационных материалов [8], в которых определены такие характеристики лесных насаждений, как диаметр и высота стволов дерева, количество деревьев на единицу площади, долевой состав сучьев, хвои и древесины с учетом породы дерева, типа насаждения, его возраста и бонитета.

Детектор излучения в блоке древесины находится внутри блока на высоте $H_{\text{дет}} = 1$ м над нижней поверхностью блока. Источник излучения распределен равномерно в гомогенной смеси блока древесины. Активность радионуклида пропорциональна долевого вкладу стволовой древесины в гомогенную смесь. Высота блока древесины, определяемая расстоянием от почвы до начала кроны, является величиной переменной, которая изменяется в зависимости от породы, возраста, типа и бонитета лесного насаждения.

Блок кроны, как и блок древесины, рассчитываются аналогично. Размеры блока кроны изменяются в зависимости от характеристик насаждения.

Суммарная активность, определяемая парциальной активностью хвои, сучьев и части стволовой древесины и весовыми долями этих компонентов в составе гомогенной смеси, распределена в блоке кроны равномерно. Детектор излучения находится вне пределов блока.

Для конкретных расчетов с использованием указанных алгоритмов необходимо определить набор параметров, отражающих определенные лесорастительные условия насаждения и свойства излучающих материалов.

Расчет дозы внешнего облучения от лесного насаждения. Наряду с нерассеянным излучением источника регистрируется также многократно рассеянное в среде излучение. Для фотонов это излучение учитывают с помощью фактора накопления. Последний зависит от многих переменных. В общем случае фактор накопления – это регистрируемый поток излучения, энергия фотонов, геометрия источника и защиты, материал и толщина защиты, взаиморасположение источника, защиты и детектора.

Расчет дозы внешнего облучения от блока почвы. Геометрия источника излучения от почвы представляется в виде набора полубесконечных пластин толщиной 1 см, равномерным распределением активности по толщине источника.

Суммарная мощность дозы от почвы состоит из суммирования доз от каждого компонента источника. При этом первая пластина отделена от детектора слоем воздуха толщиной 1 м, вторая – слоем почвы 1 см и слоем воздуха 1 м, и т. д.

Распределение активности между пластинами соответствует распределению ^{137}Cs по почвенному профилю и изменяется во времени согласно расчетам, полученным с помощью модели FORESTLIFE [1].

Многократное рассеяние излучения учитывается путем введения в расчетные формулы фактора накопления в экспоненциальном представлении Тейлора. Коэффициенты для расчета многократного рассеяния взяты из работы [4].

Расчет дозы внешнего облучения от блока древесины. Геометрия источника излучения от стволовой древесины представляется в виде полубесконечной пластины толщиной $H_{\text{др}}$ с равномерным распределением активности по толщине источника.

Плотность материала источника определяется гомогенизацией составляющих компонентов: воздуха и стволовой древесины, взятых в весовых долях на площади 1 га. Размер части ствола выбирается равным 2/3 полной высоты дерева. Количество деревьев на единице площади, средняя высота и диаметр выбираются из нормативных материалов [8] и зависят от характеристик лесных насаждений. Плотность древесины сосны принята равной $0,5 \text{ г/см}^3$, плотность воздуха – $0,00129 \text{ г/см}^3$.

Распределение активности источника и ее изменение во времени описывается с помощью модели FORESTLIFE. Детектор излучения ($H_{\text{дет}}$) располагается внутри блока на расстоянии 1 м от нижней поверхности.

Расчет дозы внешнего облучения от блока кроны. Геометрия источника излучения от кроны представляется в виде полубесконечной пластины толщиной $H_{\text{кр}}$ с равномерным распределением активности по толщине источника.

Плотность материала источника определяется гомогенизацией составляющих компонентов: воздуха, части стволовой древесины, сучьев, однолетней хвои и хвои прошлых лет, взятых в весовых долях на площади 1 га. Размер части ствола выбирается равным 1/3 полной высоты дерева. Количество деревьев на единице площади, их средняя высота и диаметр, весовые доли компонентов кроны выбираются из нормативных материалов [8] и зависят от характеристик лесных насаждений. Плотность древесины и сучьев сосны принята равной $0,5 \text{ г/см}^3$, плотность воздуха – $0,00129 \text{ г/см}^3$.

Распределение активности источника и ее изменение во времени описывается с помощью модели FORESTLIFE.

Более подробно модель FORESTLIFE (ее алгоритмы, формулы и параметры) представлена в [1].

Результаты и их обсуждение. С целью пояснения методики расчета внешней дозы приведем конкретный пример такого расчета. В качестве объекта выбирается лесное насаждение, расположенное около б. н. п. Закружье Ветковского района Гомельской области, со следующими лесоводственно-таксационными характеристиками: сосняк мшистый, состав 10С, возраст – 40 лет, тип почвы – дерново-подзолистая, песчаная. Плотность загрязнения по ^{137}Cs в почве – 1455 кБк/м^2 , МЭД – $1,87 \pm 0,30 \text{ мкЗв/ч}$. Соотношение доза/запас составляет $1,29 \cdot 10^{-3} \text{ (мкЗв/ч)/(кБк/м}^2\text{)}$.

Для калибровочных расчетов использовали модельные параметры, характерные для наиболее распространенных почв загрязненных областей Белорусского Полесья. Распространение модели на другие типы почв происходит с использованием соответствующего им набора параметров. Лесной объект «Закружье» служит для калибровки модели, выбора и оптимизации модельных параметров. Используя для вычислений модель FORESTLIFE, получаем расчетную мощность экспозиционной дозы, равную $1,78 \text{ мкЗв/ч}$.

Хорошее согласие расчетных и экспериментальных данных свидетельствует о достаточно корректном подборе модельных параметров. Однако в ходе расчетов с использованием данной модели установлено, что модель чувствительна к подбору параметров, в частности к характеристикам древостоя, скорости миграции радионуклидов вглубь почвы. Для проверки адекватности модели натурным измерениям МЭД в различных условиях необходима верификация метода.

Верификация метода и прогноз динамики внешней дозы. Для выбранных участков с учетом таксационных характеристик были проведены расчеты внешней дозы облучения по изложенной выше методике.

Для выявления особенностей формирования дозы излучения в лесных насаждениях и на открытой местности выбирали смежные участки на расстоянии 50 м от стены леса. Модельные расчеты МЭД для опытных участков выполняли с учетом конкретных лесотаксационных характеристик лесных насаждений. Сравнение экспериментальных и расчетных данных приведено в таблице.

Согласно приведенным в таблице данным, экспериментальные измерения мощности экспозиционной дозы двумя различными методами (с помощью дозиметра ДРГ 01Т и термолюминесцентной дозиметрии) имеют большой разброс с коэффициентами вариации 28 и 67 % соответственно. Наличие такой большой неопределенности в экспериментальных измерениях не требует высокой точности в модельных расчетах. Полученное в модельных расчетах значение мощности дозы с уровнем значимости $p < 0,05$ ($t_{\text{факт}} < t_{\text{ст},0,05} = 2,23$) по критерию Стьюдента не противоречит экспериментальным значениям.

Сравнение показателей мощности дозы излучения в лесных насаждениях и на открытой местности показывает, что МЭД излучения в лесу систематически превышает этот показатель для открытой местности.

Нормированное соотношение мощности дозы и уровня загрязнения составляет для участков Пирки-лес и Пирки-луг $1,75 \cdot 10^{-3}$ и $1,41 \cdot 10^{-3} \text{ (мкЗв/ч)/(кБк/м}^2\text{)}$, для участков Крюки-лес и Крюки-

сельхозполе – $1,27 \cdot 10^{-3}$ и $0,93 \cdot 10^{-3}$, для участков Закружье-лес и Закружье-сельхозполе – $1,29 \cdot 10^{-3}$ и $0,85 \cdot 10^{-3}$ (мкЗв/ч)/(кБк/м²) соответственно.

Мощность экспозиционной дозы в сосновых насаждениях и на открытой местности
Exposure dose rate in pine stands and open areas

Участок	Мощность дозы, мкЗв/ч			Плотность загрязнения ¹³⁷ Cs, кБк/м ²	Критерий Стьюдента
	ДРГ	ТЛД	Расчет по модели		
Пирки, лес	2,38 ± 0,45	4,60	1,47	1245	1,44
Пирки, луг	1,61 ± 0,11	–	–	1140	–
Крюки, лес	6,76 ± 1,35	7,50	6,27	5291	0,21
Крюки, с/х поле	2,90 ± 0,24	–	–	3100	–
Желибор	8,34 ± 1,60	7,80	4,59	3870	1,78
Закружье, лес	1,87 ± 0,30	2,10	1,72	1455	0,25
Закружье, с/х поле	1,10 ± 0,12	–	–	1280	–
Бартоломеевка	1,16 ± 0,23	1,02	1,29	1088	0,29
Восток (Крушина)	1,11 ± 0,22	0,74	1,16	981	0,12
Восток	1,08 ± 0,20	0,72	0,89	751	0,57

Такое соотношение может быть следствием двух причин. Во-первых, так называемый «опушечный эффект». Древесная растительность характеризуется более высокой задерживающей способностью в отношении радиоактивных выпадений по сравнению с травянистой. «Опушечный эффект» проявляется в повышенном осаждении радионуклидов в кронах деревьев на опушках, смежных с безлесными участками. «Опушечный эффект» прослеживался на расстоянии 20–50 м от кромки леса.

Во-вторых, в почвах бывших сельскохозяйственных угодий вследствие обработки почвы разрушены естественные генетические горизонты по сравнению с луговыми системами. В пахотном горизонте (15–20 см) радионуклиды мигрировали глубже, чем в луговых почвах, которые не подвергались обработке. Отношение мощности экспозиционной дозы в системе «лес–поле» выше для сельхозугодий, чем для лугов.

В рамках предложенной модели сделан прогноз динамики внешней дозы на период 50 лет для 40-летних сосновых насаждений мшистого типа, произрастающих в зонах с уровнем радиоактивного загрязнения 185, 555, 1480 кБк/м² (рис. 2).

Из рис. 2 видно, что наклон кривых одинаков для всех зон загрязнения. Основной вклад в снижение дозы внешнего облучения от лесов вносит радиоактивный распад. Это означает, что радио-

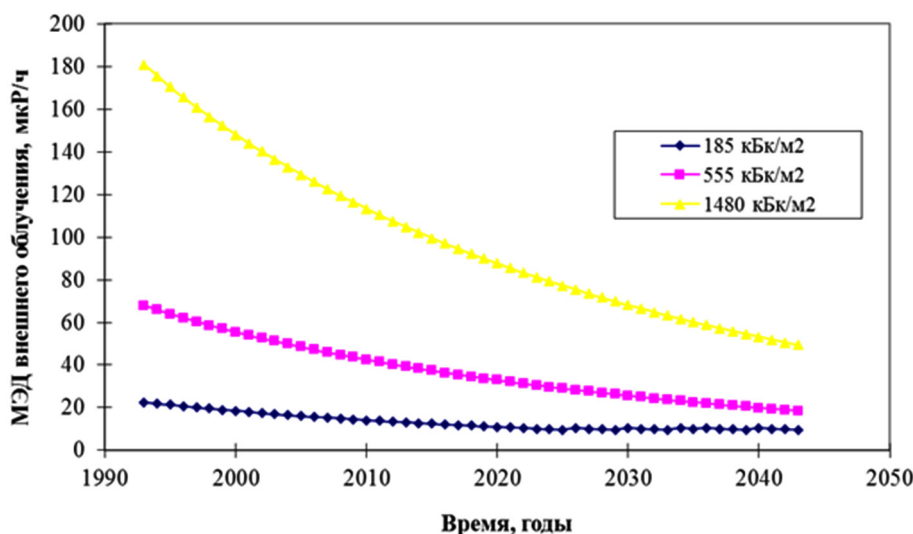


Рис. 2. Динамика мощности экспозиционной дозы облучения в сосновых насаждениях
 Fig. 2. Time's series of exposure dose rate in pine stands

активный распад является доминирующим механизмом, определяющим динамику внешней дозы облучения. Однако анализ поведения соотношения доза/запас показывает, что его уменьшение обусловлено миграцией радионуклидов вглубь почвы. Этот процесс и перераспределение радионуклидов в системе «почва–древесный ярус» будут вносить некоторые поправки в динамику внешней дозы.

В различные периоды времени комбинации этих процессов могут усиливать или компенсировать результирующее действие. Наиболее ярко эти процессы должны проявляться на переувлажненных почвах. Наряду с повышенной влажностью здесь достаточно высока скорость миграции радионуклидов и коэффициенты перехода. Следует ожидать, что на таких почвах вклад древесного яруса в формирование дозы внешнего облучения будет выше, чем на автоморфных почвах. По предварительным оценкам, этот вклад может достигать 15–20 % в зависимости от реальных условий.

Заключение. В работе исследована структура источников ионизирующего излучения, представленная излучением от почвы, стволовой древесины и кроны, в лесных насаждениях, произрастающих в зонах радиоактивного загрязнения.

Предложен метод оценки формирования дозы внешнего излучения в лесных сосновых насаждениях, основанный на расчете показателей защиты от протяженных источников ионизирующих излучений. Разработаны конфигурация источников излучения и алгоритмы модельных расчетов.

Калибровку и верификацию предлагаемой модели проводили на опытных лесных объектах на основе экспериментальных измерений мощности дозы облучения разными методами.

Путем сравнения полученных значений мощности экспозиционной дозы на сопряженных участках «луг–лес» экспериментально подтверждено существование так называемого «опушечного эффекта».

Сравнение экспериментальных данных и результатов модельных расчетов показывает их удовлетворительное согласие ($p < 0,05$). Получен прогноз значений дозы внешнего облучения в сосновых насаждениях на отдаленный период времени.

Использование данного метода позволит повысить радиационную безопасность работников лесного хозяйства при проведении лесохозяйственных работ.

Благодарности. Результаты, представленные в данной статье, получены при выполнении задания ГПНИ 3.05 «Разработка дозовой модели оценки и прогнозирования индивидуальных доз внутреннего и внешнего облучения лиц, участвующих в пожаротушении и ликвидации последствий лесных пожаров в зонах радиоактивного загрязнения» на 2014–2016 гг.

Acknowledgements. The results presented in this article were obtained in the course of the assignment of the GPNI 3.05 “Development of a dose model for the assessment and prediction of individual doses of internal and external exposure of persons involved in firefighting and liquidation of the consequences of forest fires in zones of radioactive contamination” for 2014–2016.

Список использованных источников

1. Лес. Человек. Чернобыль. Лесные экосистемы после аварии на Чернобыльской АЭС: состояние, прогноз, реакция населения, пути реабилитации / В. А. Ипатьев [и др.]. – Гомель : Ин-т леса НАН Беларуси, 1999. – 452 с.
2. Щеглов, А. И. Биогеохимия техногенных радионуклидов в лесных экосистемах: по материалам 10-лет. исслед. в зоне влияния аварии на ЧАЭС / А. И. Щеглов. – М. : Наука, 1999. – 266 с.
3. Шевчук, В. Е. Оценка факторов, формирующих дозу внутреннего облучения у населения, пострадавшего в результате аварии на Чернобыльской АЭС : автореф. дис. ... канд. мед. наук : 14.00.07 / В. Е. Шевчук ; Мин. гос. мед. ин-т. – Минск, 1995. – 14 с.
4. ТКП 251-2010 (02080). Радиационный контроль. Отбор и подготовка проб лесной продукции. Порядок проведения. – Минск : Минлесхоз, 2010. – 29 с.
5. Оценка индивидуальных эффективных доз облучения населения за счет природных источников ионизирующего излучения : метод. указания : МУ 2.6.1.1088-02 / И. П. Стамат [и др.]. – М. : Федер. центр госсанэпиднадзора Минздрава России, 2002. – 22 с.
6. Кимель, Л. Р. Защита от ионизирующих излучений : справочник / Л. Р. Кимель, В. П. Машкович. – М. : Атомиздат, 1966. – 311 с.
7. Бергельсон, Б. Р. Справочник по защите от излучения протяженных источников / Б. Р. Бергельсон, Г. А. Зорикоев. – М. : Атомиздат, 1965. – 175 с.
8. Нормативные материалы для таксации леса Белорусской ССР / под ред. В. Ф. Багинского. – М. : ЦБНТИ-лесхоз, 1984. – 308 с.

References

1. Ipat'ev V. A., Baginskii V. F., Bulavik I. M., Dvornik A. M., Volchkov V. E., Goncharenk, G. G., Podzharov V. K., Bulko N. I., Bordok I. V., Volovich P. I., Gedykh V. B., Grimashevich V. V., Didenko L. G., Esimchik L. D., Zhuchenko T. A., Keizer G. I., Kovalevich A. I., Kozhevnikov A. M., Kolodii P. V., Kopytkov V. V., Krushev L. T., Marchenko Ya. I., Mitin N. V., Padutov A. E., Padutov V. E., Perevolotskii A. N., Pikulik M. M., Sidor A. I., Silin A. E., Stepanchik V. V., Tarasenko V. P., Trukhonovets V. V., Usenya V. V., Fomina V. I., Khotyleva L. V., Chunikhin L. A., Shevchuk V. E., Yatsyna A. A. *Forest. Human. Chernobyl. Forest ecosystems after the Chernobyl accident: status, forecast the reaction of the population, the way rehabilitation*. Gomel, Publishing house of the Forest Institute of the National Academy of Sciences of Belarus, 1999. 452 p. (in Russian).
2. Shcheglov A. I. *Biogeochemistry of technogenic radionuclides in forest ecosystems: based on the materials of a 10-year study in the zone of influence of the Chernobyl accident*. Moscow, Nauka Publ., 1999. 266 p. (in Russian).
3. Shevchuk V. E. *Assessment of factors shaping the internal dose for the population affected by the accident at the Chernobyl nuclear power plant*. Abstract of Ph. D. diss. Minsk, 1995. 14 p. (in Russian).
4. ТКР 251-2010 (02080). *Radiation control. Sampling and sample preparation of forest products. The procedure for holding*. Minsk, Minlesrhoz, 2010. 29 p. (in Russian).
5. Stamat I. P., Barkovskii A. N., Krisyuk E. M., Ivanov S. I., Perminova G. S., Lipatova O. V. *Assessment of individual effective doses of the population due to natural radiation sources: methodical instructions. MU 2.6.1.1088-02*. Moscow, Publishing house of the Federal Center for Sanitary and Epidemiological Supervision of the Russian Ministry of Health, 2002. 22 p. (in Russian).
6. Kimel' L. R., Mashkovich V. P. *Protection against ionizing radiation: a handbook*. Moscow, Atomizdat Publ., 1996. 311 p. (in Russian).
7. Bergel'son B. R., Zorikoev G. A. *Handbook on the protection against radiation of extended sources*. Moscow, Atomizdat Publ., 1965. 175 p. (in Russian).
8. Baginskii V. F. (ed.). *Regulatory materials for forest inventory of the Byelorussian SSR*. Moscow, Publishing house of the Central Bureau of Scientific and Technical Information, 1984. 308 p. (in Russian).

Информация об авторах

Дворник Александр Александрович – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт радиобиологии НАН Беларуси (ул. Федюнинского, 4, 246000, г. Гомель, Республика Беларусь). E-mail: aadvornik@yandex.ru

Дворник Александр Михайлович – д-р биол. наук, профессор. Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины (ул. Советская, 104, 246019, г. Гомель, Республика Беларусь). E-mail: advornik@gsu.by

Information about the authors

Alexander A. Dvornik – Researcher. Institute of Radiobiology of the National Academy of Sciences of Belarus (4, Fedyuninski Str., 246007, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: aadvornik@yandex.ru

Alexander M. Dvornik – D. Sc. (Biol.), Professor. Francisk Skorina Gomel State University (104, Sovetskaya Str., 246019, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: advornik@gsu.by

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 582.475.2:581.522.4

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-455-462>

Поступила в редакцию 14.05.2018

Received 14.05.2018

В. И. Торчик, Р. И. Караневский

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

**ПРЕДСТАВИТЕЛИ РОДА *ABIES* MILL.
В СОСТАВЕ КУЛЬТУРНОЙ ДЕНДРОФЛОРЫ БЕЛАРУСИ**

Аннотация. В статье приводятся сведения о биологических особенностях (таксационная характеристика, динамика текущего среднепериодического прироста по диаметру, семяношение, естественное возобновление) 8 видов и 12 декоративных форм из рода *Abies* Mill.

В условиях интродукции исследованные виды пихт и их декоративные формы показали достаточно высокую зимостойкость, устойчивость к болезням и вредителям, успешно семяносятся, а некоторые из них дают самосев. В культурной дендрофлоре виды пихт встречаются достаточно редко. Среди видов наибольшее распространение на территории республики получила пихта одноцветная (*Abies concolor* Lindl. et Gord.), а среди декоративных форм – культивары пихты корейской (*Abies koreana* Wils.).

Ключевые слова: *Abies* Mill., интродукция, прирост, семяношение, декоративная форма, естественное возобновление

Для цитирования: Торчик, В. И. Представители рода *Abies* Mill. в составе культурной дендрофлоры Беларуси / В. И. Торчик, Р. И. Караневский // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 4. – С. 455–462. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-455-462>

U. I. Torchyk, R. I. Karaneuski

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

**REPRESENTATIVES OF THE GENUS *ABIES* MILL.
AS PART OF THE CULTURAL DENDROFLORA OF BELARUS**

Abstract. The article provides information about biological properties (taxation characteristics, dynamics of the current average period growth in diameter, seed production, natural renewal) of 8 species and 12 decorative forms from the genus *Abies* Mill.

Under the conditions of introduction, the explored species of fir and their decorative forms showed a sufficiently high winter hardiness, resistance to diseases and pests, they successfully seed, and some of them give self-seeding. In the cultural dendroflora, fir trees are rare. Among the species, the most common fir on the territory of the republic is *Abies concolor* Lindl. et Gord., and among the decorative forms cultivars it is *Abies koreana* Wils.

Keywords: *Abies* Mill., introduction, growth, seeding, decorative form, natural renewal

For citation: Torchyk U. I., Karaneuski R. I. Representatives of the genus *Abies* Mill. as part of the cultural dendroflora 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. 4, pp. 455–462 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-455-462>

Введение. Пихта (*Abies* Mill.) – род голосеменных растений семейства Сосновые (Pinaceae). Русское название рода, согласно этимологическому словарю Фасмера [1], происходит от немецкого Fichte – «сосна».

В настоящее время род Пихта (*Abies* Mill.) включает, по разным данным, около 50 видов, причем систематическая принадлежность 10 из них является дискуссионной. В Беларуси естественно произрастает один вид – пихта белая (*Abies alba* Mill.), интродуцировано 22 вида. Встречаются представители рода на территории республики довольно редко, в основном в ботанических садах, дендрариях, зеленых насаждениях крупных городов, парках и частных садах. Культивирование их в условиях республики показало, что многие виды пихт имеют относительно высокую устойчивость к условиям среды, болезням и вредителям. В то же время на растениях могут изредка паразитировать пихтовый хермес, паутинный клещ, некоторые стволовые вредители и древесинаразрушающие грибы [2].

Следует отметить, что изучение пихт на территории республики началось еще в прошлом веке. Первые итоги интродукции некоторых видов подводятся в работах Н. Д. Нестеровича [3], а несколько позднее А. Т. Федорука [4]. Авторами дана таксационная и эколого-биологическая характеристика некоторых видов, проведена оценка их репродуктивной способности и декоративных качеств.

Однако наиболее фундаментальные исследования пихт были проведены Н. В. Шкутко [5–7], который видел огромный потенциал использования рода не только в создании высокопродуктивных насаждений, но и в декоративном садоводстве. Им впервые разработаны научные основы обогащения культурной дендрофлоры страны новыми перспективными хвойными видами, включая представителей рода *Abies* Mill.

В то же время, несмотря на накопленный опыт выращивания различных видов пихт, последние научные работы, посвященные изучению их в республике, датируются 1991-м годом. Основное внимание в них уделено изучению относительно молодых растений видов, что не позволяет в полной мере судить о степени приспособленности и устойчивости некоторых из них в новых условиях произрастания.

В последние годы интерес к представителям рода *Abies* Mill. возрос в связи с разработкой мероприятий по сохранению и воспроизводству пихты белой, являющейся редким для Беларуси видом [8], а также ее многочисленных декоративных форм.

Цель работы – оценка устойчивости и разработка рекомендаций по размножению и использованию видов пихт рода *Abies* Mill. и их декоративных форм в местных условиях.

Объекты и методы исследования. Объектами исследования служили пихта белая (*Abies alba* Mill.), пихта равночешуйчатая (*Abies homolepis* Maug.), пихта одноцветная (*Abies concolor* Lindl. et Gord.), пихта цельнолистная (*Abies holophylla* Maxim.), пихта корейская (*Abies koreana* Wils.), пихта кавказская (*Abies nordmanniana* Stev.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ldb.), пихта Вича (*Abies veitchii* Lindl.) и их декоративные формы, которые произрастают в одиночных и групповых посадках на территории Центрального ботанического сада (ЦБС) НАН Беларуси.

Зимостойкость оценивали в баллах по шкале, разработанной Советом ботанических садов СССР [9]. Возраст деревьев уточняли по кернам древесины, отобранным при помощи приростного бурава Прессела. Урожай шишек определяли по шкале Каппера [10]. Для обработки экспериментальных данных использовали общепринятые методы вариационной статистики [11].

Результаты и их обсуждение. Коллекция ЦБС НАН Беларуси представлена наиболее разнообразными видами и формами пихт. Основная часть растений поступила в виде саженцев и семян, некоторые виды привлечены семенами.

Пихта белая (*Abies alba* Mill.) – единственный вид, естественно произрастающий на территории Беларуси. Относится к числу пород приморского климата. Распространена в Центральной и Южной Европе, встречается в Карпатах. Для хорошего роста требует плодородных почв, теневынослива, чувствительна к загрязнению воздуха дымом и газами, устойчива к болезням. При температуре ниже -25°C может подмерзнуть.

В Беларуси *A. alba* – охраняемый вид. Единственное естественное насаждение произрастает в урочище «Тиссовик» в Беловежской пуще. Вид изредка встречается в парках и лесных культурах Брестской, Гомельской и Гродненской областей, реже в Витебской, Минской и Могилевской областях [2].

В ЦБС *A. alba* интродуцирована семенами из Киева в 1948 и 1955 гг., сеянцами в 1956 г. из Тростенца, а также саженцами из насаждения Беловежской пущи. К 25 годам средняя высота растений составляет 8,5 м, диаметр – 9,8 см [12].

Проведенное обследование растений пихты белой показало, что в возрасте 65 лет они имеют среднюю высоту 19 м, диаметр – 33,8 см. Максимальный среднепериодический прирост по диаметру наблюдается в возрасте 25 лет, в этот период ширина годичных колец достигает 0,41 см, затем постепенно уменьшается и к 65 годам составляет 0,20 см (рис. 1, а). Растения регулярно семяносятся, урожай шишек оценивается в 2–3 балла. Под пологом деревьев отмечен самосев. Видимых повреждений растений болезнями и вредителями не обнаружено.

В ЦБС проходят испытания декоративные формы пихты белой: ‘*Pugamidalis*’ – привлечена в 1965 г. из Румынии. Это медленнорастущее в молодом возрасте растение, однако интенсив-

ность его роста позднее увеличивается. Прирост до 30 см. Дерево высотой до 15 м. Крона узкоколоновидная. Ветви восходящие, густо расположены. Хвоя темно-зеленая, блестящая. Декоративность растения определяется формой кроны и цветом хвои.

С 2016 г. привлечена из Польши декоративная форма *A. alba* 'Pendula'. Растение с узкой пирамидальной формой кроны и поникающей верхушкой. В возрасте 10 лет достигает 2 м в высоту и около 0,8 м в ширину. Ветвление достаточно плотное. Хвоя 1,5–2,5 см длиной и 2,0 и 2,5 мм толщиной, темно-зеленая, блестящая, кончики закругленные или с небольшим углублением, на побегах располагаются гребенчато. Кора гладкая, серая, с желваками.

Впервые в Беларуси в 2016 г. была зарегистрирована декоративная форма *A. alba* 'Белопестрая' селекции ЦБС. Относительно медленнорастущая форма с ширококонусовидной кроной. В возрасте 10 лет высота растения составляет 56 см, диаметр кроны – 80 см. Боковые ветви отходят от ствола под прямым углом. Годичный прирост 10–11 см. Хвоя жесткая, плоская, не колючая, серебристо-зеленая с белыми кончиками, 2,5–3 см длиной.

Пихта одноцветная (*Abies concolor* Lindl. et Gord.) естественно произрастает в горных районах западной и юго-западной части Северной Америки. Благодаря своей зимостойкости, теневыносливости, неприхотливости и устойчивости к городским условиям она широко используется в озеленении и ландшафтном строительстве практически по всему миру.

На территории Беларуси пихта одноцветная встречается почти повсеместно в городских парках, в озеленении различных объектов, иногда в лесных культурах.

В коллекцию ЦБС привлечена в 1929 г. в виде саженцев 15 лет, в 1930 г. – в виде двухлетних семянцев из Киева. В 1955 и 1961 гг. растение было интродуцировано из ПНР и ГДР. В возрасте 38 лет (1982 г.) средняя высота растений составляет 12 м, диаметр – 20 см [12], в 73 года – 21 м и 35,8 см соответственно. Максимальный прирост по ширине годовых колец наблюдается в возрасте 15–25 лет, затем постепенно уменьшается и к 70 годам составляет 0,15 см (рис. 1, *b*). Урожай шишек оценивается в 1–2 балла. В условиях ботанического сада самосева практически не дает. Хвоя периодически повреждается елово-пихтовым хермесом (*Aphrastasia pectinatae* Chol.), а шишки – огневкой шишковой (*Dioryctria abietella* F.) [13].

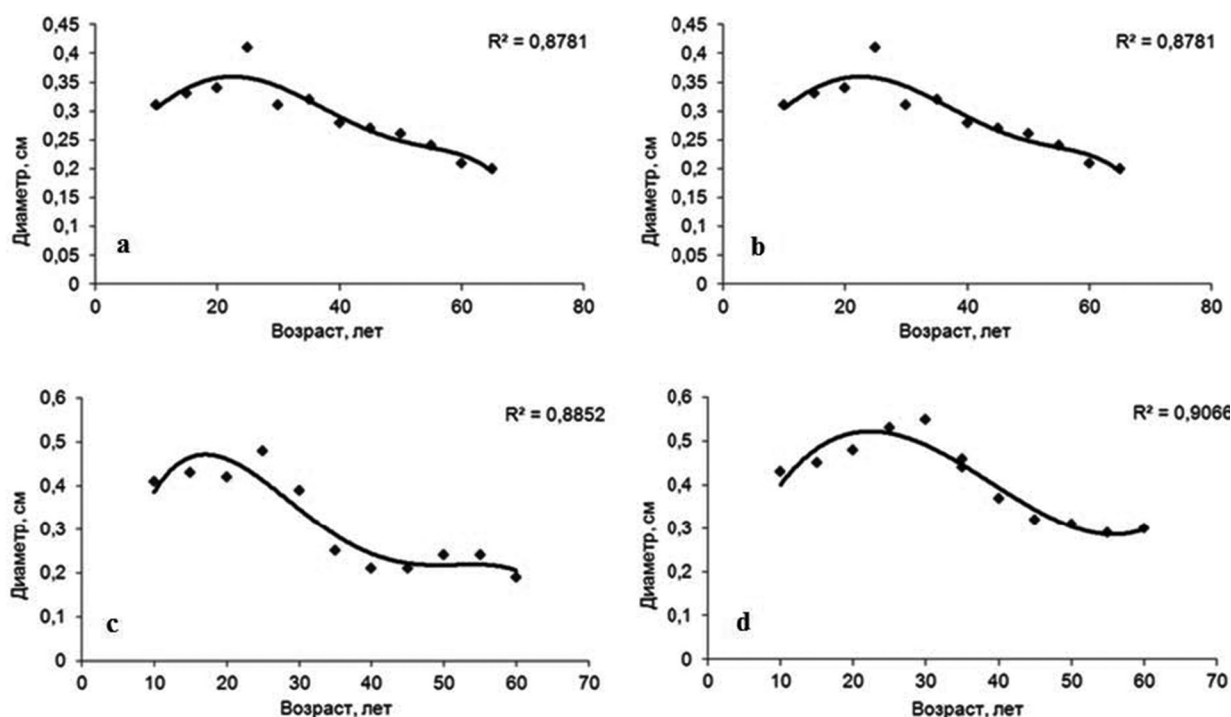


Рис. 1. Динамика текущего среднепериодического прироста *A. alba* (a), *A. concolor* (b), *A. veitchii* (c), *A. nordmanniana* (d) по диаметру

Fig. 1. Dynamics of the current mean periodic growth of *A. alba* (a), *A. concolor* (b), *A. veitchii* (c), *A. nordmanniana* (d) by diameter

С 2016 г. проходит интродукционное испытание декоративная форма пихты одноцветной ‘Сомпракта’, которая имеет подушковидную форму кроны. Растет очень медленно. В возрасте 10 лет достигает около 30 см в высоту и диаметра около 40 см. Средний годичный прирост около 2,5 см. Хвоя относительно мягкая, 0,8–2,0 см длиной, с верхней стороны – голубая или синеголубая, иногда с зеленоватым оттенком.

Пихта Вича (*Abies veitchii* Lindl.) является эндемичным видом, который произрастает только на двух островах Японии – Сикоку и Хонсю. В своем ареале образует небольшие реликтовые леса, сохранившиеся со времен Ледникового периода. Предпочитает сырую, хорошо дренированную почву, растение хорошо переносит затенение, морозоустойчива, но подмерзает во время поздних весенних заморозков. Благодаря форме и окраске кроны и стройному габитусу является одним из самых декоративных видов среди пихт. В культуре с 1865 г.

В Беларусь завезена в начале XX в., но встречается очень редко, в основном в парках Витебской, Гомельской, Гродненской и Минской областей [2]. В ботанический сад привлечена 8-летними саженцами в 1934 г. из Игнатичей и в 1967 г. из Щемыслицы Минской области. В возрасте 25 лет высота составляла 4,5 м, диаметр – 9,8 см [12].

Результаты проведенного нами исследования показали, что в возрасте 60 лет растения достигают 20 м в высоту, в диаметре – 36,5 см. Максимальных значений ширина годичных колец у деревьев *A. veitchii* достигает в возрасте 15–25 лет – 0,43–0,48 см. Затем, к 40 годам, она несколько уменьшается, но остается довольно существенной – 0,27 см (рис. 1, с). При почти ежегодном урожае шишек (2–3 балла по шкале Каппера) в условиях культуры самосева почти не дает. Устойчива к болезням, вредителями не повреждается.

Пихта Нордманна (*Abies nordmanniana* Stev.) распространена в горах восточного Причерноморья, Турции, Грузии, Абхазии, Кавказа, северной Армении и на северо-западе Азербайджана, где она образует чистые или смешанные леса очень высокой производительности (700–1300 м³ древесины с 1 га насаждений). Требовательна к влажности воздуха и мягкости зим, выдерживает кратковременные морозы до –20–25 °С, ветроустойчива, теневынослива, но хорошо развивается при полном освещении. Устойчива в городских условиях.

В Беларуси *A. nordmanniana* введена в культуру со второй половины XIX в. и встречается очень редко, в ряде парков Минской и Брестской областей [2]. В коллекцию ЦБС растения были привлечены в 1955 г. из Киева, а позже, в 1961 г., из Столина Брестской области. В 20 лет растения имеют высоту 4,2 м, диаметр – 5,5 см [12], в 60-летнем возрасте – около 23 м и 40,9 см соответственно. Ширина годичных колец в этом возрасте значительно меньше, чем на пике роста растений (в 20–30 лет – 0,5 см), однако остается достаточно существенной и составляет 0,3 см (рис. 1, d). Урожай шишек оценивается в 2–3 балла. В культуре дает обильный самосев.

С 2016 г. проходит испытание декоративная форма *A. nordmanniana* ‘Lennartz’. Карликовое растение с подушковидной, асимметричной кроной. Растет медленно, годичный прирост составляет 3,5–4 см. Хвоя короткая (1–1,5 см), жесткая, не колючая, светло-зеленая, блестящая. Кора серая.

Пихта цельнолистная (*Abies holophylla* Maxim.) встречается на Дальнем Востоке (на самом юге Приморского края), в Китае и в северной части Корейского полуострова. В культуре с 1905 г. Зимостойка, ветроустойчива, теневынослива, но может развиваться и при полном освещении, требовательна к плодородию почвы и влажности воздуха. Загрязнение воздуха переносит плохо. Устойчива к болезням и вредителям.

Интродукция *A. holophylla* на территории Беларуси началась в 1930-х годах. Встречаются растения редко, лишь в парках Минской и Могилевской областей [2]. В коллекцию ЦБС культура привлечена в 1935 г. в виде 8-летних саженцев из ВНИАЛМИ, в 1937 г. – из Киева, в 1965 г. – из Уссурийска.

В 35 лет средняя высота деревьев составляет 9 м, диаметр – 13,5 см [12], в 70 лет – 25 м и 54,7 см соответственно. Максимального значения радиальный прирост у *A. holophylla* наблюдается в возрасте 15–25 лет и составляет 0,49 см (рис. 2, a). Урожай шишек оценивается в 1–2 балла. В культуре дает самосев. Морозоустойчива. Болезнями и вредителями не повреждается.

Пихта корейская (*Abies koreana* Wils.) образует чистые или смешанные леса в горах на юге Кореи. Очень хорошо растет в условиях средней полосы. Высокая декоративность на протяже-

нии года делает ее весьма популярной в зеленом строительстве [2]. В Беларуси встречается очень редко, лишь в некоторых парках и дендрариях.

В ЦБС интродуцирована в 1960 г. из Познани (Польша). В 18 лет растения имеют высоту 7 м, диаметр – 10 см [12], в 54 года – 17 м и 37,9 см соответственно. Максимальная ширина годовичных колец наблюдается в возрасте 10–20 лет – 0,56 см, на временном отрезке 30–40 лет радиальный прирост стабилен и составляет 0,33 см, но к 50 годам снижается до 0,21 см в год (рис. 2, b).

Растения регулярно семяносятся, урожай шишек оценивается в 2–3 балла. В условиях культуры дает обильный самосев. Устойчива к болезням и не повреждается вредителями. Известны многочисленные декоративные формы. Интродукционное испытание проходят следующие декоративные формы:

‘Oberon’ – карликовая форма с подушковидной кроной. Растет медленно. Годовой прирост 3–3,5 см. В возрасте 10 лет высота растений составляет около 30 см, диаметр кроны – 50 см. Хвоя светло-зеленая, с возрастом темнеет, блестящая, короткая, жесткая, на побегах расположена радиально. Декоративность растения определяется формой кроны, окраской хвои, почек и шишек.

‘Pancake’ – карликовая форма с подушковидной плотной кроной. Растет медленно, годичный прирост 3–5 см. В возрасте 10 лет высота растения около 30 см, диаметр – 60 см. Хвоя короткая, жесткая, сверху темно-зеленая, густая. Декоративность растения определяется формой кроны, окраской хвои и шишек.

‘Kristallkugel’ – карликовая форма пихты с подушковидной формой кроны. Побеги короткие, тонкие. Растет медленно, годичный прирост около 3 см. В возрасте 10 лет высота растения 30 см, диаметр – 40 см. Хвоя густая, короткая, широкая, сверху светло-зеленая, чуть блестящая, снизу сизоватая.

‘Tundra’ – карликовая форма с округлой или подушковидной плотной кроной. Растет медленно. Годичный прирост 3,5–4 см. В возрасте 10 лет достигает в высоту около 40 см, в диаметре – около 50 см. Побеги короткие, мощные. Хвоя короткая, широкая, мягкая, в молодом возрасте светло-зеленая, блестящая.

‘Silberlocke’ – низкорослая форма с конической, иногда многовершинной кроной. Растет медленно, годичный прирост 3–5 см. К 10-летнему возрасту достигает высоты 1,2–1,5 м и диаметра

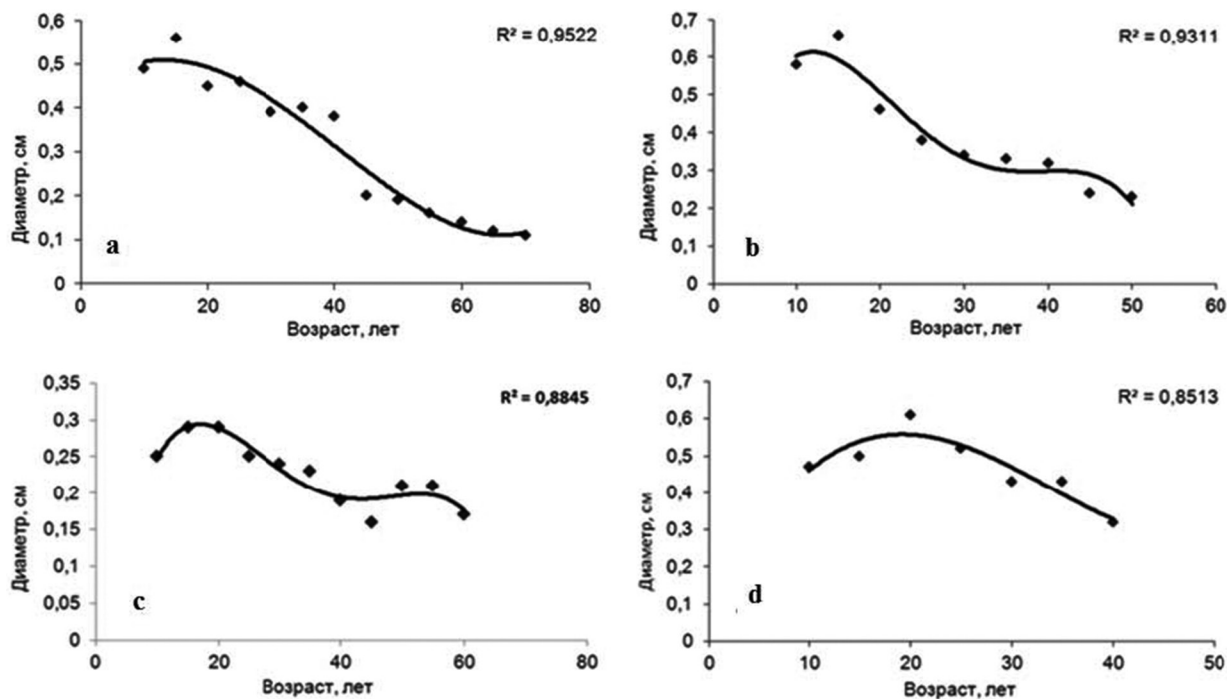


Рис. 2. Динамика текущего среднепериодического прироста *A. holophylla* (a), *A. koreana* (b), *A. sibirica* (c), *A. homolepis* (d) по диаметру
 Fig. 2. Dynamics of the current mean periodic growth of *A. holophylla* (a), *A. koreana* (b), *A. sibirica* (c), *A. homolepis* (d) by diameter

кроны 1,0–1,2 м. Ветви прямые, равномерно отходят от ствола под острым углом. Хвоя мягкая, 8–20 мм длиной, с верхней стороны светло-зеленая, глянцевая, обладает также декоративными качествами.

‘Molli’ – низкорослая, медленнорастущая форма с конической кроной. Годичный прирост 2,5–3,0 см. Высота 10-летнего растения 60–80 см. Хвоя короткая, 2–3 см длиной, мягкая, с верхней стороны светло-зеленая, глянцевая. Шишки вертикальные, эллиптические, сине-фиолетовые. Декоративность растения определяется формой кроны, окраской хвои и шишек.

‘Blauer Eskimo’ – карликовая форма с подушковидной, слегка асимметричной плотной кроной. Растет очень медленно. В возрасте 10 лет высота кроны достигает 30 см, диаметр – 40 см. Ветви короткие, а ветвление плотное. Средний годичный прирост около 2,5 см. Хвоя относительно мягкая 0,8–2 см длиной, голубого или сине-голубого цвета. Декоративность растения определяется формой кроны, окраской хвои и шишек.

В 2017 г. в Беларуси зарегистрирована декоративная форма пихты корейской ‘Доктор Шкутко’ селекции ЦБС. Карликовое растение получено прививкой спонтанной соматической мутации типа «ведьмина метла» пихты корейской. Форма кроны округлая. Ветвление высокой густоты. Осевой побег не выражен. В возрасте 5 лет высота растения 15 см, диаметр кроны – 17 см. Годичный прирост 1,5–2 см. Хвоя голубовато-зеленая, короткая, 0,8 см длиной. Декоративность растения определяется формой кроны и окраской хвои.

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ldb.) распространена в Северном и Северо-Западном Китае, Монголии, Казахстане, Сибири, на Урале и северо-востоке европейской части России. Вместе с другими хвойными составляет лесообразующую породу тайги. Несмотря на высокую морозостойкость, пихта сибирская теплолюбива, требовательна к плодородию почвы, влажностному режиму местообитаний и не растет на почвах, подстилаемых вечной мерзлотой. Теневынослива. Очень чувствительна к загазованности воздуха. Подвержена бурелому и раннему повреждению ствола гнилью. На территории Беларуси встречается в парках, изредка в лесных насаждениях, во всех областях республики, кроме Брестской. В культуру страны введена со второй половины XIX в. [2].

В коллекцию ЦБС привлечена из Саратова в 1930 и 1946 гг. В возрасте 40 лет высота составляла 14,5 м, диаметр – 18,5 см [12]. Изучение растений в 2017 г. показало, что высота и диаметр деревьев существенно не изменились (17 м и 21,5 см соответственно), что говорит об угнетенности растений. Исследования на территории сада выявили в посадках *A. sibirica* очаговое поражение корневой губкой (*Heterobasidium annosum* Bref.) и опенком осенним (*Armillaria mellea* Kumm.) [14], о чем свидетельствует наличие ядровой гнили, обнаруженной при взятии кернов. Урожай шишек 1–2 балла. Под пологом деревьев обнаружен самосев. Наибольший радиальный годичный прирост древесины наблюдается в возрасте 15–25 лет – 0,28 см, к 60 годам он снижается до 0,2 см (рис. 2, с).

Пихта равночешуйчатая (*Abies homolepis* Maur.) произрастает в горных районах японских островов Хондо и Сикоку. Образует насаждения с лиственницей и широколиственными породами. В Европу интродуцирована в 1854 г. В России и Беларуси известна с конца XIX в. [2].

В ЦБС растения были высажены в 1986 г. 5-летними саженцами высотой 0,75 м. Проведенное исследование показало, что в 40-летнем возрасте растения имеют высоту 17 м, диаметр – 32,2 см. Максимальный радиальный прирост древесины наблюдается в 15–25-летнем возрасте (0,5–0,61 см в год), к 40 годам показатель прироста снижается и составляет 0,32 см (рис. 2, d). Урожай шишек слабый (1 балл). Самосева практически не дает. Повреждений болезнями и вредителями не обнаружено.

Заключение. В культуре Беларуси прошли испытание 22 вида из рода *Abies* Mill. Однако распространение получили 8 видов. В культурной дендрофлоре пихты встречаются достаточно редко. Изучение биологических особенностей (таксационная характеристика, динамика текущего среднепериодического прироста по диаметру, семяношение, естественное возобновление) показало, что в условиях интродукции исследованные виды имеют достаточно высокую зимостойкость, устойчивы к болезням и вредителям, успешно семяносят, а некоторые из них дают самосев. Среди видов наибольшее распространение на территории республики получила пихта

одноцветная (*Abies concolor* Lindl. et Gord.), а декоративных форм культивары пихты корейскай (*Abies koreana* Wils.). Перспективнымі для іспользоваўня в зеленом строітельстве яўляюцца: *Abies alba*, *A. concolor*, *A. veitchii*, *A. Nordmanniana*, *A. holophylla*, *A. koreana* і *A. homolepis* і іх декоратывныя формы. Ввиду нязкой устойчывості *A. sibirica* к корневай губке (*Heterobasidium annosum* Bref.) і опенку осеннему (*Armillaria mellea* Kumm.) она і ея декоратывныя формы могуць находити ограніченнае іспользоваўня в зеленом строітельстве.

Спісок іспользоваўных істочнікаў

1. Макс Фасмер. Этымалагічны слоўар рускага мовы [Электронны рэсурс]. – Рэжым доступу : <http://etymolog.ruslang.ru/vasmer.php?id=270&vol=3>. – Дата доступу : 27.12.2017.
2. Флора Беларусі. Сосудыстыя расьці : в 6 т. / под общ. ред. В. И. Парфенова. – Минск : Беларус. навука, 2009–2013. – Т. 1 : Lycoperdophyta. Equisetophyta. Polypodiophyta. Ginkgophyta. Pinophyta. Gnetophyta / Р. Ю. Блажевич [и др.]. – 2009. – 199 с.
3. Інтродуцыраваныя дрэвы і кустарнікі в Беларускай ССР : в 3 вып. / под ред. Н. Д. Нестеровича [и др.]. – Минск : Изд-во Акад. наук БССР, 1959–1961. – Вып. 3. – 1961. – 335 с.
4. Федорук, А. Т. Інтродуцыраваныя дрэвы і кустарнікі западной часті Беларусі / А. Т. Федорук. – Минск : Изд-во БГУ, 1972. – 192 с.
5. Шкутко, Н. В. Пихта белая в Беларусі / Н. В. Шкутко, Б. А. Мартинович // Дендрологія і лесаведенне : сб. ст. / редкол. : И. Д. Юркевич (отв. ред.) [и др.]. – Минск, 1967. – С. 77–81.
6. Шкутко, Н. В. Хвойныя расьці в зеленом строітельстве Беларусі / Н. В. Шкутко. – Минск : Ураджай, 1975. – 95 с.
7. Шкутко, Н. В. Хвойныя Беларусі : экол.-біол. ісследования / Н. В. Шкутко. – Минск : Навука і тэхніка, 1991. – 264 с.
8. Торчик, В. И. Воспроизводство пихты белой (*Abies alba* L.) в природно-климатических условиях Беларуси / В. И. Торчик // Сб. науч. тр. / НАН Беларусі, Ін-т леса. – Гомель, 2016. – Вып. 76 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 533–542
9. Лапін, П. И. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений / И. П. Лапін, С. В. Сиднева // Опыт интродукции древесных растений : (сб. науч. работ) / отв. ред. П. И. Лапін. – М., 1973. – С. 7–67.
10. Справочник работника лесного хозяйства / ред. : И. Д. Юркевич, В. П. Романовский, Д. С. Голод. – 4-е изд., перераб. и доп. – Минск : Наука и техника, 1986. – 623 с.
11. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – 3-е изд., испр. – Минск : Вышэйш. шк., 1973. – 320 с.
12. Древесные растения Центрального ботанического сада АН БССР / Е. З. Бобореко [и др.] ; под ред. Н. Д. Нестеровича. – Минск : Наука и техника, 1982. – 293 с.
13. Болезни и вредители декоративных растений в насаждениях Беларусі / В. А. Тимофеева [и др.]. – Минск : Беларус. навука, 2014. – 185 с.
14. Атлас-определитель дереворазрушающих грибов Русской равнины / В. Г. Стороженко [и др.]. – М. : КМК, 2014. – 195 с.

References

1. *Entomological dictionary of Fassmer*. Available at: <http://etymolog.ruslang.ru/vasmer.php?id=270&vol=3> (accessed 27.12.2017) (in Russian).
2. Parfenov V. I. (ed.). *Flora of Belarus. Vascular Plants. Vol. 1*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2009. 199 p. (in Russian).
3. Nesterovich N. D. (ed.). *Introduced trees and shrubs in the Byelorussian SSR. Iss. 3*. Minsk, Publishing house of the Academy of Sciences of the Belorussian SSR, 1961. 333 p. (in Russian).
4. Fedoruk A. T. *Introduced trees and shrubs of the western part of Belarus*. Minsk, Publishing house of the Belarusian State University, 1972. 192 p. (in Russian).
5. Shkutko N. V., Martinovich B. A. White fir in Belarus. *Dendrologiya i lesovedenie: sbornik statei* [Dendrology and forestry: a collection of articles]. Minsk, 1967, pp. 77–81 (in Russian).
6. Shkutko N. V. *Coniferous plants in green construction of Belarus*. Minsk, Uradzhai Publ., 1975. 95 p. (in Russian).
7. Shkutko N. V. *Coniferous of Belarus*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1991. 264 p. (in Russian).
8. Torchik V. I. Reproduction of fir white (*Abies alba* L.) in the natural and climatic conditions of Belarus. *Sbornik nauchnykh trudov Instituta lesa Natsional'noi akademii nauk Belarusi* [Collection of proceedings of the Forest Institute of the National Academy of Sciences of Belarus]. Gomel, 2016, iss. 76, pp. 533–542 (in Russian).
9. Lapin P. I., Sidneva S. V. Assessment of the prospects of introduction of woody plants according to visual observations. *Opyt introduktsii drevesnykh rastenii: sbornik nauchnykh rabot* [The experience of introduction of woody plants: a collection of scientific works]. Moscow, 1973. P. 7–67 (in Russian).

10. Yurkevich I. D., Romanovskii V. P., Golod D. S. (eds.). *Directory of Forestry Workers*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1986. 623 p. (in Russian).
11. Rokitskii P. F. *Biological statistics. 3rd ed.* Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1973. 320 p. (in Russian).
12. Boboreko E. Z., Nesterovich N. D., Orlenok E. I., Chakhovskii A. A., Shkutko N. V. *Woody plants of the Central Botanical Garden of the Academy of Sciences of the BSSR*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1982. 293 p. (in Russian).
13. Timofeeva V. A., Dishuk N. G., Voinilo N. V., Linnik L. I., Golovchenko L. A. *Diseases and pests of ornamental plants in plantations of Belarus*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2014. 185 p. (in Russian).
14. Storozhenko V. G., Krutov V. I., Ruokolainen A. V., Kotkova V. M., Bondartseva M. A. *Atlas-determinant of wood-destroying fungi of the Russian Plain*. Moscow, KMK Publ., 2014. 195 p. (in Russian).

Информация об авторах

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

Караневский Руслан Игоревич – аспирант. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: ruskar1992@gmail.com

Information about the authors

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

Ruslan I. Karaneuski – Postgraduate student. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: ruskar1992@gmail.com

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 582.572.42.635.92(476)

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-463-471>

Поступила в редакцию 07.03.2018

Received 07.03.2018

Л. В. Завадская

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

**МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
РОЗОВОКОРОНЧАТЫХ НАРЦИССОВ (*NARCISSUS*)
КОЛЛЕКЦИИ ЦЕНТРАЛЬНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА НАН БЕЛАРУСИ**

Аннотация. Представлены данные о численности рода Нарцисс (*Narcissus*) и ареалах обитания его видов. Установлены сроки начала селекционной работы с нарциссами. Приведены сведения о странах, где выращиваются гибридные нарциссы, и о числе селекционеров, занимающихся их выведением. Указан первый сорт нарцисса с розовой коронкой.

Определена групповая принадлежность 55 розовокорончатых нарциссов коллекционного фонда Центрального ботанического сада НАН Беларуси. Выявлен возраст и авторство изученных сортов. Дана оценка их биологических особенностей в условиях Центральной зоны Беларуси. Установлены сроки наступления некоторых фенологических фаз (отрастание, начало бутонизации, начало цветения) и их продолжительность, а также период сохранения декоративности растений. Оценена высота нарциссов с розовыми коронками. Анализ фенологической фазы «начало цветения» позволил провести их градации по срокам цветения и выделить ранние, средние и поздние сорта. Установлено, что обилие цветения нарциссов зависит от индивидуальных особенностей сортов и продолжительности их выращивания без пересадки. Цветки изученных розовокорончатых нарциссов варьируются по размерам от 6,5 до 11,5 см. У крупнокорончатых нарциссов весьма вариабельны размеры и форма коронок (трубковидные, бокаловидные, чашевидные, почти плоские). Коэффициент размножения при трехлетнем выращивании колеблется от 5 до 16 ед. Сорта относительно устойчивы в местных условиях к болезням и вредителям.

Для широкого использования рекомендованы 13 лучших сортов из числа изученных нарциссов.

Ключевые слова: коллекция, Амариллисовые, вид, сорт, нарциссы с розовой коронкой, садовая группа, фенонаблюдения, декоративные качества, биологические особенности

Для цитирования: Завадская, Л. В. Морфобиологическая характеристика розовокорончатых нарциссов (*Narcissus*) коллекции Центрального ботанического сада НАН Беларуси / Л. В. Завадская // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 4. – С. 463–471. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-463-471>

L. V. Zavadskaya

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

MORPHOBIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF PINK-CROWNED *NARCISSUS* FROM THE COLLECTION OF THE CENTRAL BOTANICAL GARDEN OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS

Abstract. Data on a genus of the Daffodils have been given in the article. The areas of species have been designated. Dates of selection work for the Daffodils have been determined. Countries and number of plant breeders of the Daffodils have been presented. The first cultivar of the Daffodil with pink crown has been specified, too.

Group accessory for the 55 Daffodils from the collection of the Central Botanical Garden of NAS of Belarus has been defined. The age and authorship of the studied cultivars have been established. Assessment of their biological features in the conditions of the Central area of Belarus has been carried out. Periods and duration of some phenological phases have been established. Height of plants and sizes of flowers have been estimated. Periods of the Daffodils with a pink crown blossoming have been established. The abundance of blossoming depends on cultivar's features and duration of their cultivation without grafting. The flowers of Daffodils with a pink crown have been measured from 6.5 to 11.5 cm. For the long-cupped Daffodils sizes and forms of crowns are various. The multiplication factor during the three years cultivation fluctuates from 5 to 16 units. Grades are rather steady in local conditions against diseases and pests.

From studied cultivars the 13 best ones have been recommended for cultivation.

Keywords: collection, Amaryllidaceae, species, cultivars, daffodils with a pink crown, garden group, phenology, decorative qualities, biological features

For citation: Zavadskaya L. V. Morphobiological characteristics of pink-crowned *Narcissus* from the collection of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 4, pp. 463–471 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-463-471>

Введение. Нарцисс (*Narcissus* L.) относится к роду семейства Амариллисовые (*Amaryllidaceae* Jaume), который объединяет около 60 видов. В естественных условиях растения встречаются главным образом на юге Западной Европы и в странах Средиземноморья на каменистых склонах гор, влажных предгорных и горных лугах, в светлых лиственных лесах. Центром видовой разнообразия нарциссов считают Испанию и Португалию [1].

Нарциссы культивируются с незапамятных времен. В Древнем Египте, Иране, Древней Греции и Риме их выращивали как декоративные растения и использовали в качестве лекарственного сырья. Первые садовые формы, появившиеся в середине XIX в., привлекли к культуре повышенное внимание. Современные нарциссы – сложные многоступенчатые гибриды, объединенные под общим названием «нарцисс гибридный» (*N. × hybridus* hort). Многие сорта, являясь полиплоидами, отличаются крупными цветками [2].

На протяжении почти двух столетий их выведением занимались более 900 селекционеров из 15 стран мира. «Рождению» большинства сортов мы обязаны Англии, Голландии, Северной Ирландии, Шотландии, США, Новой Зеландии, Австралии и Португалии [3]. Однако до 1930-х годов не было нарциссов, в окраске которых присутствовал бы розовый цвет. Первый сорт нарцисса гибридного с розовой коронкой был получен англичанкой миссис Р. О. Бэкхауз в 1921 г. и в ее честь назван *Mrs. R. O. Backhouse*. Селекционеры разных стран использовали его в качестве родительской формы при выведении так называемых розовых нарциссов. Со временем удалось получить сорта с розовыми трубками и розовыми расщепленными коронками, розовокорончатые нарциссы появились в группе жонкиллиевых, цикламеновидных, мелкокорончатых и махровых нарциссов. Были выведены сорта, розовая коронка которых сочеталась не с белым, а с желтоокрашенным околоцветником [4]. В международном кадастре 2008 г. зарегистрировано более 2000 сортов нарциссов с розовой коронкой [5].

Нарциссы – многолетние луковичные растения весеннего срока цветения. Их используют для цветочного оформления парков, скверов, цветников различного типа. Нарциссы высаживают группами на газоне, по берегам водоемов, выращивают в контейнерах (если нет возможности для грунтового выращивания), используют для срезки и выгонки.

Центральный ботанический сад (ЦБС) НАН Беларуси занимается интродукцией розовокорончатых нарциссов с 1975 г. В коллекционный фонд привлекаются морфологически разнообразные сорта.

Цель данной работы – изучить биологические особенности нарциссов с розовыми коронками в условиях Центральной агроклиматической зоны Беларуси и рекомендовать лучшие из них для широкого использования в зеленом строительстве.

Объекты и методы исследования. Исследования проводились лабораторией интродукции и селекции орнаментальных растений ЦБС НАН Беларуси в 2000–2017 гг. Объектом изучения служили 55 сортов нарциссов с розовыми коронками коллекционного фонда ЦБС.

Нарциссы выращивали на солнечном участке со среднепродуктивными почвами в грядах, подготовленных в соответствии с требованиями культуры [6, 7]. В период вегетации растения подкармливали полным комплексом минеральных удобрений в оптимальные для нарциссов сроки [8]. Фенологические наблюдения за их ростом и развитием проводили по методике И. Н. Бейдемана [9]. В период массового цветения оценивали декоративные качества и биометрические параметры нарциссов (высоту цветоноса, размер цветка) [10].

Результаты и их обсуждение. Визуальная оценка морфологических особенностей изучаемых нарциссов показала, что они относятся к 6 садовым группам: трубчатой, крупнокорончатой, мелкокорончатой, махровой, жонкиллиевой и разрезнокорончатой. Количественное наполнение групп неодинаково. Крупнокорончатые нарциссы представлены наибольшим числом сортов – 37, разрезнокорончатые – 8, махровые – 5 сортами с розовыми коронками или их выростами, трубчатые – 3 сортами с розовыми коронками, в группах мелкокорончатых и жонкиллиевых по 1 сорту. Распределение нарциссов с розовыми коронками по садовым группам представлено в табл. 1.

По результатам оценки происхождения сортов розовокорончатых нарциссов коллекционного фонда ЦБС, установлено, что 21 таксон (38,2 % от их общего количества) имеет голландские корни,

Таблица 1. Таксономический состав розовокорончатых нарциссов коллекционного фонда ЦБС в пределах садовых групп

Table 1. Taxonomic composition of pink-crowned narcissuses from the collection fund of the Central Botanic Garden within the garden groups

Садовая группа	Сорта
Трубчатые	<i>Patricia Reynolds, Prophet, Rima</i>
Крупнокорончатые	<i>Blaris, Champagne, Chelsea China, Chelsea Derby, Chiffon, Chromacolor, Desert Rose, Debutant, Elysion, Gercules, Irish Rose, Jewel Song, Louise de Coligny, Lovenest, Lady Bird, Maiden's Blush, Mrs. R. O. Backhouse, Passionale, Rhea, Pink Fancy, Pink Giant, Pink Glory, Pink Pride, Pink Select, Pink Supreme, Pink Rim, Precocious, Roseanna, Rosy Sunrise, Roseate Tern, Rosette Hues, Satin Pink, Salmon Trout, Salome, Sentinel, Siam, Toscanini</i>
Мелkokорончатые	<i>Audubon</i>
Махровые	<i>My Story, Petit Four, Pink Paradise, Replete, Rosy Cloud</i>
Жонкиллиевые	<i>Bell Song</i>
Разрезнокорончатые	<i>Articol, Apricot Whirl, Etincelante, Palmares, Pink Wonder, Roussillon, Taurus, Vanilla Peach</i>

12 сортов (21,8 %) выведены в Ирландии и Северной Ирландии, 8 сортов (14,5 %) – в Англии. Родиной еще 8 сортов являются США, 2 сорта – выходцы из Австралии, 1 – из Новой Зеландии, происхождение и авторство 3 сортов неизвестно. Авторами розовокорончатых нарциссов, привлеченных в коллекцию ЦБС, являются 24 селекционера. Возраст созданных ими сортов различен. Двум из них (*Lovenest, Mrs. R. O. Backhouse*) почти 100 лет, 12 сортов (*Chiffon, Lady Bird, Louise de Coligny, Maiden's Blush, Pink Fancy, Pink Glory, Pink Rim, Pink Select, Rosy Sunrise, Roseate Hues, Salmon Trout, Siam*) выведены 70–79 лет назад. От 53 до 65 лет выращиваются 16 сортов (*Audubon, Blaris, Champagne, Chelsea China, Debutante, Irish Rose, Passionale, Patricia Reynolds, Petit Four, Pink Supreme, Rhea, Rima, Roseanna, Satin Pink, Salome, Toscanini*). Относительно молодыми можно считать нарциссы 18 наименований (*Bell Song, Chelsea Derby, Chromacolor, Desert Rose, Etincelante, Elysion, Jewel Song, Palmares, Pink Paradise, Pink Pride, Precocious, Prophet, Replete, Rosy Cloud, Roseate Tern, Roussillon, Sentinel, Taurus*), их возрастной ценз насчитывает 34–51 год. Молодых сортов в коллекции ЦБС 4 (*Apricot Whirl, My Story, Pink Wonder, Vanilla Peach*), им не более 9–13 лет (табл. 2).

Наблюдения за ростом и развитием нарциссов с розовыми коронками в течение ряда лет показали, что их выращивание в Беларуси может быть вполне успешным. За все годы наблюдений из состава коллекции выпало лишь 6 сортов, 3 из них – из-за фузариозной гнили луковиц (*Debutante, Desert Rose, Roseate Hues*), еще 3 (*Rima, Elysion, Chelsea Derby*) вымерзли в бесснежную зиму 2002–2003 гг.

Сроки наступления фенологических фаз и их продолжительность у нарциссов с розовыми коронками зависят, как и у прочих нарциссов, от сортовых особенностей, погодных условий и могут колебаться по годам. Большинство из них трогаются в рост с 20 по 31 марта. Отрастание небольшой группы сортов: *Apricot Whirl, Replete* (разрезнокорончатые), *Chromacolor, Precocious* (крупнокорончатые) наблюдается в период с 9 по 16 марта. Стабильно поздно, с 1 по 12 апреля, отрастают сорта разных садовых групп: крупнокорончатые *Lovenest, Mrs. R. O. Backhouse, Passionale, Rhea, Roseanna, Rosy Sunrise, Roseate Tern, Toscanini*, махровые *Petit Four, Pink Paradise*, трубчатый сорт *Patricia Reynolds* и разрезнокорончатый *Pink Wonder*. Позже всех (с 13 по 15 апреля) трогается в рост крупнокорончатый сорт *Irish Rose*.

Спустя 10–24 дня розовокорончатые нарциссы начинают бутонизировать. При наличии благоприятных погодных условий развитие бутонов до стадии окрашивания проходит за 5–14 дней, спустя 3–5 дней приобретшие окраску бутоны раскрываются. Цветение нарциссов с розовой коронкой, независимо от групповой принадлежности, начинается с второй–третьей декады апреля (с 12 по 30) – первой–второй декады мая (со 2 по 19).

Анализ фенологической фазы «начало цветения» позволил провести градацию розовокорончатых нарциссов по срокам цветения и выделить ранние, средние и поздние сорта. Нарциссы, зацветающие в конце апреля, отнесены к группе ранноцветущих. Это крупнокорончатые сорта *Gercules, Chromacolor, Pink Pride, Pink Select, Pink Supreme, Precocious, Sentinel*, махровые сорта

Т а б л и ц а 2. Авторство и возрастная характеристика сортов розовокорончатых нарциссов коллекции ЦБС
 Table 2. Authorship and age characteristics of the pink-crimson narcissuses varieties from the Central Botanic Garden collection

Сорт	Автор	Год выведения	Родина сорта	Возраст сорта, лет
<i>Apricot Whirl</i>	J. Gerritsen & Son	2006	Голландия	12
<i>Articol</i>	J. Gerritsen & Son	1979	Голландия	39
<i>Audubon</i>	G. E. Mitsch	1965	США	53
<i>Bell Song</i>	G. E. Mitsch	1971	США	47
<i>Blaris</i>	G. L. Wilson	1960	Северная Ирландия	58
<i>Champagne</i>	van Leeuwen, L. & Son	1956	Голландия	62
<i>Chelsea China</i>	G. H. Johnstone	1954	Англия	64
<i>Chelsea Derby</i>	Mrs. J. Abel Smith	1968	Ирландия	50
<i>Chiffon</i>	S. J. Bisdee	1948	Австралия	70
<i>Chromacolor</i>	W. G. Pannill	1976	США	42
<i>Debutante</i>	J. L. Richardson	1956	Ирландия	62
<i>Desert Rose</i>	Mrs. J. L. Richardson	1979	Ирландия	39
<i>Etincelante</i>	J. Gerritsen & Son	1981	Голландия	37
<i>Elysion</i>	M. Jefferson-Brown	1977	Англия	41
<i>Gercules</i>	Нет сведений			
<i>Irish Rose</i>	G. L. Wilson	1953	Северная Ирландия	65
<i>Jewes Song</i>	J. L. Richardson	1967	Ирландия	51
<i>Lady Bird</i>	van Leeuwen, L. & Son	1947	Голландия	71
<i>Louise de Coligny</i>	van Leeuwen, L. & Son	1940	Голландия	78
<i>Lovenest</i>	Mrs. R. O. Backhouse	1921	Англия	97
<i>Maiden's Blush</i>	R. Meyer	1945	Англия	73
<i>Mrs. R.O. Backhouse</i>	Mrs. R. O. Backhouse	1921	Англия	97
<i>My Story</i>	(Murray W. Evans) J. S. Pennings	2005	Голландия	13
<i>Palmares</i>	J. Gerritsen & Son	1973	Голландия	45
<i>Passionale</i>	G.L. Wilson	1956	Северная Ирландия	62
<i>Patricia Reynolds</i>	Father B. Reynolds	1963	США	55
<i>Petit Four</i>	F. Rijnveld & Sons	1961	Голландия	57
<i>Pink Fancy</i>	van Leeuwen, L. & Son	1942	Голландия	78
<i>Pink Giant</i>	Нет сведений			
<i>Pink Glory</i>	van Leeuwen, L. & Son	1948	Голландия	70
<i>Pink Paradise</i>	Brian S. Duncan	1976	Северная Ирландия	42
<i>Pink Pride</i>	van Eeden, W. P.	1970	Голландия	48
<i>Pink Rim</i>	van Leeuwen, L. & Son	1939	Голландия	79
<i>Pink Select</i>	van Leeuwen, L. & Son	1946	Голландия	72
<i>Pink Supreme</i>	Doorbosch Bros	1958	Голландия	60
<i>Pink Wonder</i>	W. van Lierop & Sons	2006	Голландия	12
<i>Precocious</i>	G. E. Mitsch	1976	США	42
<i>Prophet</i>	H. R. Barr	1975	Англия	43
<i>Replete</i>	Murray W. Evans	1975	Австралия	43
<i>Rhea</i>	G. E. Mitsch	1962	США	56
<i>Rima</i>	G. E. Mitsch	1954	США	64
<i>Rosy Sunrise</i>	F. Rijnveld & Sons	1939	Голландия	79
<i>Roseate Hues</i>	R. Meyer	1944	Англия	74
<i>Roseanna</i>	G. L. Wilson	1955	Северная Ирландия	63
<i>Rosy Cloud</i>	van Zanten, C. A. & Sons	1968	Голландия	50
<i>Roseate Tern</i>	J. M. de Navarro	1975	Англия	43
<i>Roussillon</i>	J. Gerritsen & Son	1984	Голландия	34
<i>Salmon Trout</i>	J. L. Richardson	1947	Ирландия	71
<i>Satin Pink</i>	J. L. Richardson	1958	Ирландия	60
<i>Salome</i>	J. L. Richardson	1958	Ирландия	60
<i>Sentinel</i>	G. E. Mitsch	1972	США	46
<i>Siam</i>	F. Rijnveld & Sons	1939	Голландия	79
<i>Taurus</i>	J. A. Hunter	1977	Новая Зеландия	41
<i>Toscanini</i>	van Leeuwen, L. & Son	1953	Голландия	65
<i>Vanilla Peach</i>	Нет сведений	2009		9

My Story, Replete, разрезнокорончатые *Palmares, Etincelante, Articol* и мелкокорончатый сорт *Audubon*. С 1 по 9 мая зацветают розовокорончатые нарциссы среднего срока цветения. К ним относятся сорта разрезнокорончатых нарциссов *Pink Wonder, Taurus, Vanilla Peach* и крупнокорончатых *Chiffon, Chelsea Derby, Lady Bird, Satin Pink, Jewel Song, Salome, Toscanini, Louise de Coligny, Lovenest*. Цветение поздних розовокорончатых нарциссов приходится на вторую декаду мая (с 10 по 19). К сортам этого срока цветения относится жонкиллиевый *Bell Song*, крупнокорончатые *Rhea, Passionale, Roseanna, Irish Rose* и трубчатый *Patricia Reynolds*.

Продолжительность цветения розовых нарциссов в зависимости погодных условий и сортовых особенностей колеблется от 11–15 до 16–23 дней. Минимальный декоративный эффект отмечен у трубчатого сорта *Patricea Reynolds*, крупнокорончатых сортов *Chelsea China, Chiffon, Jewel Song, Passionale, Roseanna, Rhea, Rosy Sunrise, Roseate Tern, Irish Rose, Mrs. R. O. Backhouse, Toscanini*, разрезнокорончатых сортов *Palmares, Taurus, Vanilla Peach*, мелкокорончатого *Audubon*, махровых *Petit Four, Rosy Cloud, Pink Paradise*, жонкиллиевого сорта *Bell Song*.

Обилие цветения зависит от индивидуальных особенностей сортов и продолжительности их выращивания без пересадки. При трехлетнем беспересадочном выращивании этот показатель колеблется от 4,5 до 15 цветков на гнездо. Наиболее урожайными оказались сорта крупнокорончатых нарциссов *Champagne, Chromacolor, Pink Pride, Precocious, Sentinel, Siam*. Все изученные нарциссы, имея прочный и достаточно высокий цветонос (25–35 см) уже на стадии окрашенного бутона, пригодны для срезки. В период цветения цветоносы нарциссов удлиняются на 6–25 см за счет интеркалярного роста, достигая к его окончанию высоты 40–50 см.

Цветки розовокорончатых нарциссов варьируются по размерам от 6,5 до 11,5 см. Самые мелкие, не более 6,5–7,5 см в диаметре, отмечены у жонкиллиевого сорта *Bell Song* и крупнокорончатых сортов *Chelsea China, Chelsea Derby*. У большой группы нарциссов, относящихся к разным садовым группам, размер цветков не превышает 8–9 см. Это трубчатый сорт *Patricia Reynolds*, крупнокорончатые *Blaris, Louise de Coligny, Lovenest, Mrs. R. O. Backhouse, Chiffon, Pink Fancy, Pink Pride, Pink Suprem, Passionale, Rhea, Rosy Sunrise, Satin Pink, Siam, Irish Rose, Jewel Song, Salmon Trout, Salome*, мелкокорончатый *Audubon*, махровые *Replete, Rosy Cloud, Pink Paradise*, разрезнокорончатые *Articol, Apricot Whirl, Etincelante, Palmares, Pink Wonder, Roussillon, Vanilla Peach*. Самые крупные цветки размером до 11,5 см у нарциссов с махровыми цветками *My Story* и *Petit Four*, а также у крупнокорончатых сортов *Champagne, Chromacolor, Gercules, Pink Giant, Lady Bird, Pink Glory, Pink Select, Precocious, Sentinel, Toscanini* и у сорта *Taurus*, чья коронка расщеплена на сегменты.

У крупнокорончатых розовых нарциссов весьма переменны размеры и форма коронок. По отношению к длине долей околоцветника высота коронок может колебаться от 1/3 до почти полного их размера. По форме коронки могут быть трубковидными (сорт *Maiden's Blush*), бокаловидными (сорта *Blaris, Mrs. R. O. Backhouse, Toscanini*), чашевидными (сорта *Chiffon, Roseanna*) или почти плоскими (сорта *Precocious, Sentinel*).

У большинства крупнокорончатых сортов в день роспуска цветков коронки имеют желтоватый или оливковый оттенок и лишь на второй–третий день розовеют, интенсивней на грядке, чем в срезе. Розовая пигментация хорошо проявляется, как правило, в теплую погоду, поэтому коронки некоторых розовых нарциссов в Центральной зоне Беларуси окрашиваются лишь в светло-абрикосовый цвет.

Репродукция розовокорончатых нарциссов осуществляется только вегетативным путем. Нами установлено, что при трехлетнем беспересадочном выращивании коэффициент размножения сортов, оцениваемый соотношением выкопанных и посаженных луковиц, различается. У некоторых сортов, таких как *Blaris, Chelsea Derby, Etincelante, Irish Rose, Louise de Coligny, Pink Rim, Pink Giant, Satin Pink, Pink Beauty, Pink Supreme, Rosy Sunrise, Rosette Hues, Salmon Trout, Toscanini*, он составляет 5–8 ед. У других сортов (*Ballicastle, Gercules, Lady Bird, Passionale, Pink Select, Roseanne, Siam* и др.) коэффициент размножения достигает 9–16 ед. Как видим, репродуктивная способность розовокорончатых нарциссов, при прочих равных условиях, зависит от сортовых особенностей и не имеет четко выраженного различия по группам.

Изученные нарциссы относительно устойчивы к вредителям и болезням. Опасность для них, как и для других нарциссов, представляют нарциссная муха и луковая журчалка. Отмечены случаи поражения розовокорончатых нарциссов фузариозом.

Оценка розовокорончатых нарциссов по совокупности декоративных качеств и устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды по 5-балльной шкале позволила выявить перспективные сорта (оценочный балл не ниже 4).

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

Для массового размножения можно рекомендовать 13 лучших сортов:

Apricot Whirl (J. Gerritsen & Son, 2006), Голландия.

Группа разрезнокорончатых (11а). Цветок до 10 см в диаметре, слабоароматный. Доли околоцветника белые с кремовым оттенком, почти треугольной формы у наружного круга и широкояйцевидные у внутреннего круга, хорошо перекрываются. Коронка розовая, почти полностью закрывает доли околоцветника, рассечена на 6 крупных сегментов, верхняя часть которых в свою очередь рассечена на две доли, слегка перекрывающие друг друга.

Высота растений до 39 см. Цветут с 12 по 25 апреля в течение 18–25 дней.

Articol (J. Gerritsen & Son, 1979), Голландия.

Группа разрезнокорончатых (11а). Цветок до 9 см в диаметре, слабоароматный. Доли околоцветника белые с зеленоватым оттенком, почти треугольной формы с закругленной вершиной. Внешний круг отогнут к цветоносу, внутренний приподнят к центру цветка. Коронка кремово-розовая, насыщенно-розовая по краю, разделена на 6 складчато-лопастных сегментов, приподнятых над долями околоцветника, причем доли околоцветника с сегментами коронки внутреннего круга частично прикрывают доли околоцветника с сегментами коронки внешнего круга, создавая впечатление ажурности всего цветка.

Высота растений до 39 см. Цветут с 21 по 30 апреля в течение 15–23 дней. Продуктивность цветения 4,7. Коэффициент вегетативного размножения 3,8.

Audubon (Grant E. Mitsch, 1965), США.

Группа мелкокорончатых (3в). Цветок до 10 см в диаметре, без аромата. Доли околоцветника белые, овальные, перекрываются в нижней трети. Коронка белая, чашевидная, высотой 1,3 см, в диаметре 2,5 см. Край коронки лопастной с розовой каймой шириной 0,3 см.

Высота растений до 44 см. Цветут с 22 апреля по 4 мая в течение 12–21 дня. Продуктивность цветения 5. Коэффициент вегетативного размножения 4,2.

Bell Song (G. E. Mitsch, 1971), США.

Группа жонкиллиевых (7). Цветки до 7 см в диаметре, по два на цветоносе. Доли околоцветника белые с небольшой желтизной, почти овальные, хорошо перекрываются. Коронка чашевидная, розовая, высотой 1,2 см, диаметром 1,5 см. Край коронки прямой, чуть волнистый, почти гладкий, рассечен на неглубокие крупные лопасти.

Высота растений до 40 см. Цветут с 4 по 10 мая в течение 12–19 дней. Продуктивность цветения 3,7. Коэффициент вегетативного размножения 3.

Chiffon (S. J. Bisdee, 1948), Австралия.

Группа крупнокорончатых (2в). Цветок до 8 см в диаметре, слабоароматный. Доли околоцветника белые, яйцевидные, перекрываются, но лежат рыхло, не в одной плоскости. Коронка воронковидная, высотой 2 см, диаметром 3 см, в нижней половине нежно-розовая, в верхней – темно-розовая. Край коронки прямой, рассечен и слегка гофрирован.

Высота растений до 42 см. Цветут со 2 по 11 мая в течение 11–13 дней. Продуктивность цветения 3. Коэффициент вегетативного размножения 4.

Chromacolor (W. G. Pannill, 1976), США.

Группа крупнокорончатых (2в). Цветок до 10,5 см в диаметре. Доли околоцветника белые с зеленоватым оттенком, яйцевидные, хорошо перекрываются, лежат в одной плоскости. Коронка чашевидная, палево-розовая, высотой 2,5 см, диаметром 4 см. Край коронки прямой, рассечен на три крупные, слегка гофрированные лопасти.

Высота растений до 43 см. Цветут с 24 по 30 апреля в течение 14–23 дней. Продуктивность цветения 6,5. Коэффициент вегетативного размножения 7.

Gercules (автор неизвестен).

Группа крупнокорончатых (2в). Цветок до 10,5 см в диаметре, ароматный, красиво сложен. Доли околоцветника белые с зеленоватым оттенком, широкояйцевидные, хорошо перекрываются, лежат в одной плоскости. Коронка трубковидная, палево-розовая с легкой желтизной, высотой 3 см, в диаметре до 4 см. Край коронки слегка отогнут, интенсивно-розовый, рассечен на крупные, гофрированные лопасти.

Высота растений до 45 см. Цветут с 28 апреля по 9 мая в течение 8–18 дней. Продуктивность цветения 2,6. Коэффициент вегетативного размножения 3.

Precocious (G. E. Mitsch, 1976), США.

Группа крупнокорончатых (2в). Цветок до 11 см в диаметре. Доли околоцветника белые, плотные, широкояйцевидные, хорошо перекрываются. Коронка блюдцевидная, до 6 см в диаметре, высотой 2,5 см, палево-розовая, более интенсивно окрашена в верхней половине. Край коронки прямой, рассечен на крупные гофрированные лопасти, заходящие друг на друга, создавая впечатление ажурности.

Высота растений до 50 см. Цветут с 26 по 30 апреля в течение 14–23 дней. Продуктивность цветения 5,5. Коэффициент вегетативного размножения 4,5.

Pink Supreme (Doorbosch Bros, 1958), Голландия.

Группа крупнокорончатых (2в). Цветок до 11 см в диаметре, ароматный. Доли околоцветника белые с зеленоватым оттенком, округлые, плотные. Коронка трубковидная, высотой 3,5 см, диаметром 4 см, палевая. Край коронки слегка отогнут, рассечен на крупные слабо гофрированные лопасти.

Высота растений до 41 см. Цветут с 6 по 10 мая в течение 14–16 дней. Продуктивность цветения 2. Коэффициент вегетативного размножения 2,7.

Pink Wonder (W. van Liegor & Sons, 2006), Голландия.

Группа разрезнокорончатых (11а). Цветок до 8 см в диаметре, слабоароматный. Доли околоцветника белые с зеленоватым оттенком, почти округлые у наружного круга, яйцевидные у внутреннего, хорошо перекрываются. Коронка розовая, 5,5 см в диаметре, почти полностью расщеплена на 6 крупных сегментов, которые лежат на долях околоцветника. Сегменты коронки, лежащие на долях внутреннего круга, приподняты к центру цветка. Верхняя часть сегментов коронки, лежащих на долях околоцветника наружного круга, рассечена на достаточно глубокие доли.

Высота растений до 37 см. Цветут со 2 по 5 мая в течение 10–20 дней.

Replete (Murray Evans, 1975), Австралия.

Группа махровых (4). Цветок до 9,5 см в диаметре. Доли околоцветника белые. Коронка желто-розовая, более яркая по крупнолопастному краю. Между сегментами коронки расположены белые лепестковидные выросты, приподнятые к центру цветка. Высота коронки 2 см, диаметр 6 см.

Высота растений до 42 см. Цветут с 18 по 28 апреля в течение 14–22 дней. Продуктивность цветения 5. Коэффициент вегетативного размножения 4,2.

Salome (J. L. Richardson, 1958), Ирландия.

Группа крупнокорончатых (2в). Цветок до 10 см в диаметре, ароматный. Доли околоцветника эллипсовидные, белые, плотные, хорошо перекрываются. Коронка трубковидная, высотой 3 см, в диаметре 2,5 см, абрикосово-розовая. По волнистому, чуть отогнутому краю проходит размытая темно-желтая кайма.

Высота растений 38 см. Цветут со 2 по 11 мая в течение 9–15 дней. Продуктивность цветения 3. Коэффициент вегетативного размножения 3,4.

Sentinel (G. E. Mitsch, 1972), США.

Группа крупнокорончатых (2в). Цветок до 11,5 см в диаметре, слабоароматный. Доли околоцветника белые с зеленоватым оттенком, округлые, хорошо перекрываются, слегка отогнуты к цветоносу. Коронка блюдцевидная, до 7 см в диаметре, высотой 2 см, темно-розовая. Край коронки более темный, с золотистым отливом, рассечен на крупные гофрированные лопасти.

Высота растений до 52 см. Цветут с 20 по 30 апреля в течение 16–24 дней. Продуктивность цветения 4,5.

Заключение. Определена групповая принадлежность 55 розовокорончатых нарциссов коллекционного фонда Центрального ботанического сада НАН Беларуси, выявлен их возраст и авторство. Определены сроки наступления и продолжительность некоторых фенологических фаз, а также период сохранения декоративности растений. Установлено, что обилие цветения нарциссов зависит от индивидуальных особенностей сортов и продолжительности их выращивания без пересадки. У крупнокорончатых нарциссов весьма вариабельны размеры и форма коронок. Изученные сорта относительно устойчивы в местных условиях к болезням и вредителям.

Результаты изучения биологических особенностей нарциссов с розовыми коронками в условиях Центральной агроклиматической зоны Беларуси позволяют рекомендовать 13 лучших из них для широкого использования в зеленом строительстве.

Список использованных источников

1. Чопик, В. И. Нарцисс / В. И. Чопик // Декоративные травянистые растения : в 2 т. / отв. ред. Н. А. Аврорин. – Л., 1977. – Т. 1. – С. 106–111.
2. Матвеева, Т. С. Нарцисс / Т. С. Матвеева // Полиплоидные декоративные растения. Однодольные / Т. С. Матвеева. – Л., 1980. – С. 121–137.
3. Ипполитова, Н. Я. Этот поэтический нарцисс из легенды / Н. Я. Ипполитова // Нарциссы / Н. Я. Ипполитова. – М., 2001. – С. 8–11.
4. Кулишенко, Е. Розовые нарциссы // Е. Кулишенко / Вестн. цветовода. – 2010. – № 10 (150). – С. 4–55.
5. RHS International Daffodil Register and Classified List 2008. – London : The Royal Horticultural Society, 2008. – 1412 с.
6. Агеец, В. Ю. Почвы Центрального ботанического сада / В. Ю. Агеец, Г. В. Слободницкая, А. Н. Червань. – Минск : ИВЦ Минфина, 2013. – 83 с.
7. Ипполитова, Н. Я. Основы агротехники / Н. Я. Ипполитова // Нарциссы / Н. Я. Ипполитова. – М., 2006. – С. 72–73.
8. Мантрова, Е. З. Подкормка нарциссов / Е. З. Мантрова // Особенности питания и удобрение растений декоративных культур / Е. З. Мантрова. – М., 1973. – С. 61–68.
9. Бейдеман, И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / И. Н. Бейдеман. – Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1974. – 156 с.
10. Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур / Гос. комис. по сортоиспытанию с.-х. культур при Мин-ве сельского хозяйства СССР. – М. : Колос, 1968. – Вып. 6 : Декоративные культуры. – 224 с.

References

1. Chopik V. I. Daffodils. *Decorative herbaceous plants. Vol. 1.* Leningrad, Nauka (Leningradskoe otделение) Publ., 1977, pp. 106–111 (in Russian).
2. Matveeva T. S. *Polyploid ornamental plants. Monocotyledons.* Leningrad, Nauka (Leningradskoe otделение) Publ., 1980. 299 p. (in Russian).
3. Ippolitova N. Ya. *Daffodils.* Moscow, Fiton+ Publ., 2001. 144 p. (in Russian).
4. Kulishenko E. Pink daffodils. *Vestnik tsvetovoda* [Bulletin of the Florist], 2010, no. 10 (150), pp. 4–5 (in Russian).
5. *RHS International Daffodil Register and Classified List 2008.* London, The Royal Horticultural Society. 2008. 1412 p.
6. Ageets V. Yu., Slobodnitskaya G. V., Chervan' A. N. *Soils of the Central Botanical Garden.* Minsk, IVTs Minfina Publ., 2013. 83 p. (in Russian).
7. Ippolitova N. Ya. *Daffodils.* Moscow, Kladez'-buchs Publ., 2006. 95 p. (in Russian).
8. Mantrova E. Z. *Features of nutrition and fertilization of ornamental crops.* Moscow, Publishing house of Moscow University, 1973. 239 p. (in Russian).
9. Beideman I. N. *The methodology of studying the phenology of plants and plant communities.* Novosibirsk, Nauka (Sibirskoe otделение) Publ., 1974. 156 p. (in Russian).
10. *The method of state variety testing of crops. Iss. 6.* Moscow, Kolos Publ., 1968. 224 p. (in Russian).

Информация об авторе

Завадская Людмила Викторовна – вед. науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: mila.zavadskaya.47@mail.ru

Information about the author

Ludmila V. Zavadskaya – Leading researcher. Central Botanic Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: mila.zavadskaya.47@mail.ru

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 634.737:631.529:581.543

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-472-485>

Поступила в редакцию 20.12.2017

Received 20.12.2017

О. В. Дрозд

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

**СЕЗОННЫЙ РИТМ РОСТА И РАЗВИТИЯ НОВЫХ СОРТОВ
ГОЛУБИКИ ВЫСОКОРОСЛОЙ (*VACCINIUM CORYMBOSUM* L.),
ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В БЕЛОРУССКОМ ПОЛЕСЬЕ**

Аннотация. Показаны особенности прохождения фаз фенологического развития 15 сортами голубики высокорослой и 1 сортом голубики низкорослой. Ритмологическая пластичность интродуцированных в Беларуси сортов голубики проявилась в их способности к изменению феноритмики вследствие различных погодных условий вегетационных периодов, что нашло отражение в варьировании сроков наступления основных фенологических фаз. При этом в ранние фазы развития (вегетативные) межсортные различия незначительны, а в сроки прохождения фенологических фаз, связанных с развитием генеративной сферы голубики высокорослой, – намного более выражены. Исследуемые сорта голубики в условиях района интродукции сохраняли присущую им очередность созревания плодов, характерную для их родины.

Климатические условия Белорусского Полесья обеспечивают прохождение исследуемыми сортами голубики высокорослой полного цикла их сезонного развития, а также созревание урожая. При этом межсортные различия в продолжительности вегетационного периода незначительны. Полученные результаты свидетельствуют о перспективности исследуемых сортов голубики для приусадебного и промышленного садоводства в Белорусском Полесье и обуславливают целесообразность проведения дальнейших интродукционных исследований.

Ключевые слова: голубика высокорослая, *Vaccinium corymbosum*, сорта, интродукция, фенология, Белорусское Полесье

Для цитирования: Дрозд, О. В. Сезонный ритм роста и развития новых сортов голубики высокорослой (*Vaccinium corymbosum* L.), интродуцированных в Белорусском Полесье / О. В. Дрозд // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. ботан. наук. – 2018. – Т. 63, № 4. – С. 472–485. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-472-485>

O. W. Drozd

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

**SEASONAL RHYTHM OF GROWTH AND DEVELOPMENT OF NEW CULTIVARS OF HIGHBUSH
BLUEBERRY (*VACCINIUM CORYMBOSUM* L.) INTRODUCED INTO THE BELARUSIAN POLESIE**

Abstract. Based on the data of seven-year observations of the rhythms of seasonal growth and development, the features of the passage of the phases of phenological development of 15 cultivars of highbush blueberry and 1 cultivar of lowbush blueberry have been presented in the article. The rhythmic plasticity of the blueberry cultivars introduced in Belarus appeared in the ability to change phenorhythmics by the reason of different weather conditions during the years of observation. It was reflected in the variation of dates of the main phenological phases onset. At the same time, inter-branch differences in the early phases of development (vegetative) were insignificant, they became much more pronounced in terms of the passage of the phenological phases associated with the development of the generative sphere of the highbush blueberry. The investigated blueberry cultivars under the conditions of the introduction point retain their inherent order of fruit ripening, characteristic of their homeland.

The climatic conditions of the Belarusian Polesie ensure the passage of a full cycle of seasonal development by the investigated highbush blueberry of the entire spectrum of ripening of the crop. At the same time, inter-branch differences in the duration of the growing season are insignificant. The obtained results testify to the prospects of the investigated blueberry cultivars of different maturation periods for homestead and industrial gardening in the Belarusian Polesie and determine the expediency of carrying out further introductory research.

Keywords: highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum*, cultivars, introduction, phenology, Belarusian Polesie

For citation: Drozd O. W. Seasonal rhythm of growth and development of new cultivars of highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) introduced into the Belarusian Polesie. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalyagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 4, pp. 472–485 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-472-485>

Введение. С 1980 г. Центральный ботанический сад (ЦБС) НАН Беларуси начал проводить целенаправленную работу по интродукции сортов голубики высокорослой (*Vaccinium corymbosum* L.) [1]. Полученные за это время результаты исследования биологических особенностей данной культуры в местных условиях доказали перспективность выращивания голубики высокорослой в Беларуси, о чем свидетельствует успешная интродукция 15 сортов голубики высокорослой и 2 сортов голубики полувысокорослой зарубежной селекции в условиях Белорусского Полесья [2]. В последние годы коллекционный фонд ЦБС НАН Беларуси пополнился рядом новых перспективных сортов голубики, что предоставило дополнительные возможности для расширения сортимента ягодных растений, районированных в Беларуси, на основе выявления высокопродуктивных и устойчивых к экзогенным факторам в районе интродукции сортов голубики и последующего включения их в Государственный реестр сортов, допущенных для производства, реализации и использования на территории республики.

Изучение закономерностей роста и развития интродуцированных сортов голубики в новых экологических условиях имеет большое значение для оценки их перспективности, так как ритм развития растений сложился в результате формирования и расселения каждого вида в различных климатических и экологических условиях [3]. При интродукции растений в связи с изменением внешних условий среды изменяются в большей или меньшей степени и сроки наступления фенологических фаз. Поэтому данные фенологических наблюдений, как правило, позволяют судить о результате интродукции конкретного таксона [4]. Это обусловлено тем, что знание особенностей ритма сезонного развития дает основные представления об отношении интродуцентов к новым условиям жизни и позволяет понять, насколько их ритмы роста и развития укладываются в циклы погодно-климатических явлений, т. е. насколько успешно осуществляется процесс адаптации растений [5].

Результаты исследований сезонного ритма развития сортов голубики высокорослой на территории нашей страны приведены в работах Т. В. Курлович [6–9], Т. В. Курлович, В. Н. Босака [10], Ф. С. Пятницы, Н. Б. Павловского, Т. В. Курлович [11], Ж. А. Рупасовой с соавт. [1], Ж. А. Рупасовой, А. П. Яковлева, Г. И. Булавко [12], Н. Б. Павловского [13–15], Ж. А. Рупасовой с соав. [16]. В соседних странах исследования проводились в Литве [17], Латвии [18], лесостепи Украины [19], Польше [20–24], а также в России: в Подмосковье [25], Ленинградской [26] и Калининградской областях [27], Центрально-Черноземной зоне России [28, 29]. Таким образом, исследованию фенологии голубики высокорослой как в Беларуси, так и в соседних странах посвящен ряд работ, однако все они, как правило, проведены на сортах голубики, большинство из которых были интродуцированы более 20 лет назад. Данные по новым для республики интродуцированным сортам голубики фрагментарны и адаптированы к климатическим условиям Польши [20–22, 24], России [26, 27] и Украины [19], которые значительно отличаются от погодно-климатических условий Беларуси. Выявление перспективных для районирования в Беларуси интродуцированных сортов голубики высокорослой позволит расширить сортовой ассортимент ягодной продукции и будет способствовать снижению ее импортных поставок и увеличению экспортных.

Цель настоящей работы – оценка соответствия биологических ритмов новых интродуцированных сортов голубики высокорослой сезонному ритму погодно-климатических условий Белорусского Полесья.

Объекты, методы и условия исследования. Фенологические наблюдения за коллекционными насаждениями лаборатории интродукции и технологии ягодных растений ЦБС НАН Беларуси, расположенной в Ганцевичском районе Брестской области (N 52°44', E 26°22'), проводились в течение 2010–2016 гг. Объектами исследования являлись 15 сортов голубики высокорослой: *Bluecrop*, *Bluejay*, *Bonifacy*, *Bonus*, *Brigitta Blue*, *Collins*, *Chandler*, *Chanticleer*, *Denise Blue*, *Goldtraube*, *Nui*, *Puru*, *Spartan*, *Sunrise*, *Toro* и один сорт голубики низкорослой – *Putte*. В качестве стандарта служил районированный ранее сорт голубики высокорослой *Bluecrop* как наиболее распространенный в районах промышленного возделывания голубики. Насаждения голубики созданы двухлетними корнесобственными саженцами в 2008 г. Почва на участке минеральная, подстилаемая рыхлым, разнозернистым песком ($pH_{(H_2O)}$ 4,6). Схема посадки растений – 2,0×1,5 м.

Приствольная полоса в насаждениях голубики замульчирована опилками хвойных пород слоем 10 см, шириной 1 м, в междурядьях – естественное задернение.

Наблюдения за ритмами сезонного развития растений каждого сорта проводили согласно методике И. Д. Юркевича с соавт. [30]. При этом отмечали календарные даты и соответствующие им суммы положительных температур воздуха со среднесуточной температурой выше 0°C при наступлении следующих фенофаз: набухание и распускание вегетативных и генеративных почек, начало роста, появление листьев, бутонизация, начало и конец цветения, начало и конец созревания плодов, изменение окраски листьев, листопад. Периодичность обследования зависела от сезона года: весной и летом до начала созревания урожая – 3 раза в неделю, летом во время созревания урожая – ежедневно, осенью – 1 раз в неделю [31].

Характеристика погодных условий вегетационных периодов в годы исследований приведена по данным метеорологической станции г. Ганцевичи (табл. 1, рис. 1, 2). Среднегодовые значения метеорологических показателей (климатические нормы) приведены на основании данных за период 1981–2010 гг. [32, 33].

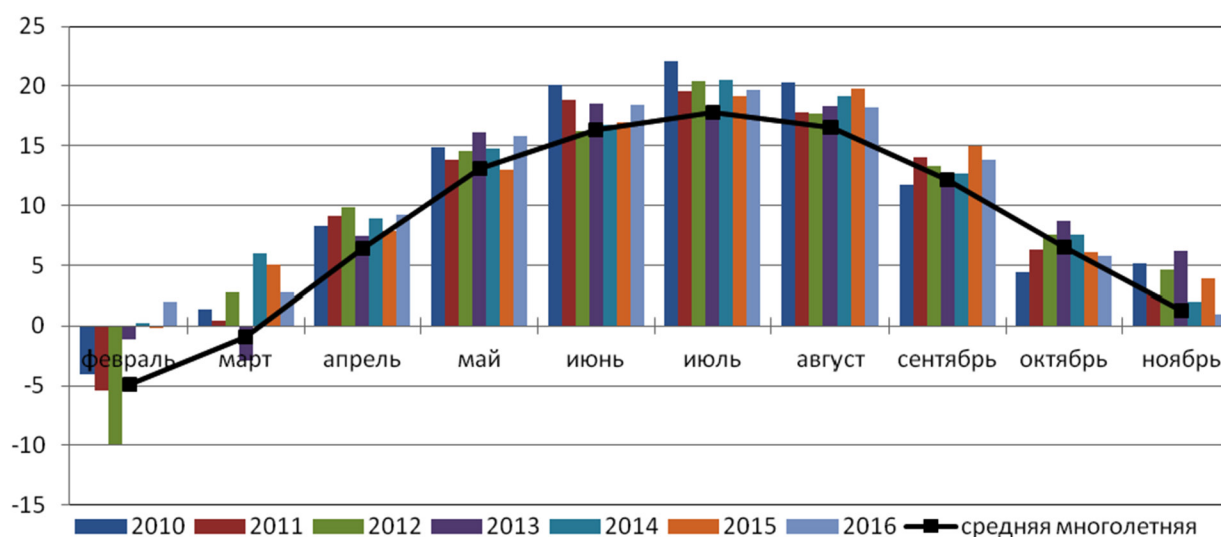


Рис. 1. Среднесуточная температура воздуха за вегетационные периоды 2010–2016 гг. (Ганцевичи)

Fig. 1. The average daily air temperature for vegetation periods 2010–2016 (Gantsevichi)

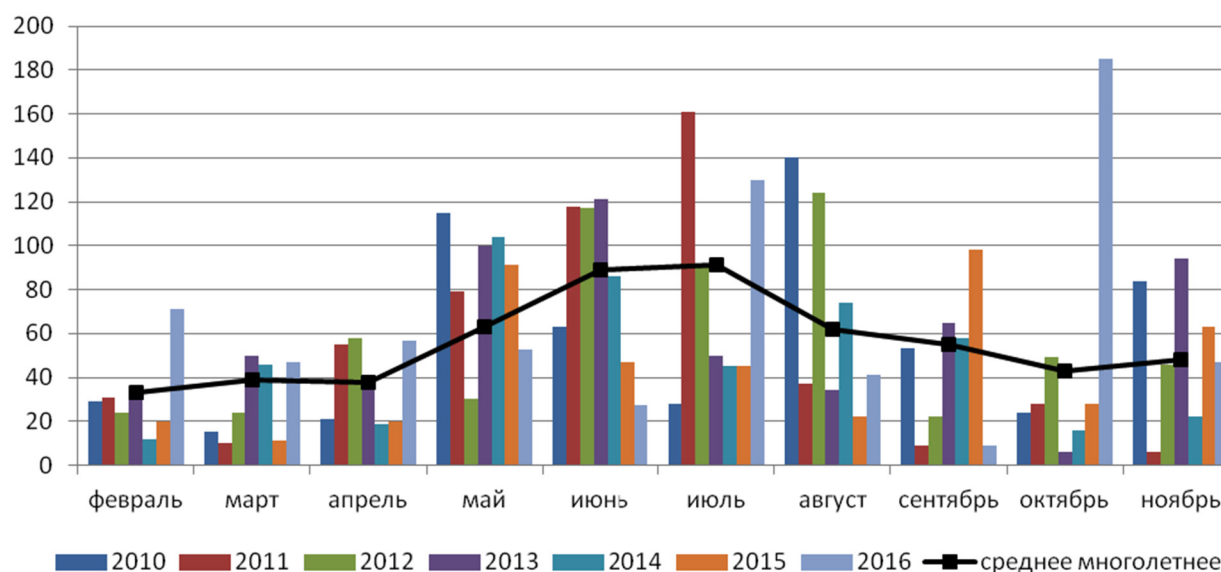


Рис. 2. Количество выпавших осадков за вегетационные периоды 2010–2016 гг. (Ганцевичи)

Fig. 2. The amount of precipitation during the vegetation periods 2010–2016 (Gantsevichi)

Т а б л и ц а 1. Погодно-климатические показатели условий вегетационных периодов в 2010–2016 гг. (Ганцевичи)

T a b l e 1. Weather-climatic indices of the conditions of vegetation periods during 2010–2016 (Gantsevichi)

Показатель	Год							Среднее значение
	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	
Начало вегетации	18.03	11.03	11.03	01.04	07.02	21.02	06.03	07.03
Конец вегетации	15.10	15.11	26.10	25.11	23.10	23.11	08.11	06.11
Продолжительность вегетационного периода, сут	211	243	230	246	266	276	277	250
Сумма температур выше 0 °С за вегетацию	3195	3084	3017	3182	3288	3306	3141	3173
Общее количество суток с температурой +5 °С и выше	197	200	205	215	218	219	198	207
Сумма эффективных температур +5 °С и выше	3007	2999	2941	3128	3197	3101	2999	3053
Общее количество с температурой +10 °С и выше	158	160	162	169	177	164	158	164
Сумма активных температур +10° С и выше	2727	2736	2608	2793	2918	2721	2692	2742
Абсолютная минимальная температура воздуха, °С	-27,8	-21,2	-30,9	-24,3	-24,0	-19,3	-18,8	-23,8
Сумма осадков за период вегетации, мм	429	498	483	502	452	435	553	479

Под продолжительностью вегетационного периода принято число дней в году от устойчивого перехода среднесуточной температуры воздуха до значений выше 0 °С весной и до снижения ее значений ниже 0 °С осенью. Сумму эффективных температур определяли путем суммирования средних суточных температур воздуха, уменьшенных на значение биологического минимума тепла, за который принято +5 °С (как для плодовых культур) [34]. Сумму активных температур определяли путем суммирования средних суточных температур воздуха между датами устойчивого перехода ее значений выше +10 °С.

Динамику роста побегов ветвления (плодоносящих побегов) изучали у двух сортов голубики высокорослой: *Brigitta Blue* и *Denise Blue*. На каждом модельном растении измеряли по 5 боковых побегов в хорошо освещенной средней части кроны. Замеры прироста побегов проводили в весенне-летний период 2015 г. с интервалом в 6–7 дней с момента проявления первых признаков начала роста до окончательной стабилизации их длины, запись показателей прироста вели нарастающим итогом по методике А. А. Молчанова, В. В. Смирнова [35].

Статистическая обработка экспериментальных данных выполнена с применением пакета анализа данных программы Microsoft Excel на 95-процентном уровне значимости. Для статистической обработки календарные даты были переведены в непрерывный числовой ряд с 1 марта [30].

Результаты и их обсуждение. Начало вегетации у голубики высокорослой сопряжено с набуханием генеративных почек, которое начинается после устойчивого перехода среднесуточных температур за отметку выше 0 °С. При набухании почки увеличиваются в размерах, кроющие чешуйки раздвигаются и из-под них появляются светло-зеленые полоски. В течение 7-летнего периода наблюдений начало вегетации голубики колебалось в больших пределах (33 дня), что было обусловлено неодинаковыми метеорологическими условиями. Так, в 2014 и 2015 гг. в связи с превышением среднесуточных температур воздуха средней многолетней нормы на 5,1 и 4,7 °С в феврале и на 5,9 и 6,9 °С в марте отмечено раннее (12 и 10 марта) набухание генеративных почек (табл. 2, 3). В 2013 г. устойчивый переход среднесуточных температур за отметку выше 0 °С отмечен 1 апреля, соответственно, данная фенофаза началась гораздо позже – 18 апреля. В 2016 г. во время оттепели в конце января – начале февраля часть цветковых почек набухла, затем, с возвратом морозов, их развитие приостановилось и возобновилось только при наступлении благоприятных условий (24 марта). В среднем за годы исследований набухание цветочных почек отмечалось 28 марта у низкорослого сорта *Putte* и с 29 по 31 марта у сортов голубики высокорослой. Разница между временем наступления вегетации у отдельных сортов невелика и составляет от 2 до 9 дней. Следует отметить, что в 2012 и 2013 гг. набухание генеративных почек у голубики отмечалось практически одновременно, что было обусловлено резким потеплением при позднем начале вегетации. Вегетативные почки во все годы исследований набухали на 2–12 дней позже, чем генеративные. В 2015 г. цветковые почки подмерзли и их развитие замедлилось, поэтому первыми начали рост вегетативные почки. Средняя сумма положительных температур при наступлении фенофазы «набухание почек», отмеченной по истечении 17–33 дней после устойчивого перехода среднесуточной температуры за отметку выше 0 °С, в зависимости от сорта изменялась

Таблица 2. Средние даты прохождения основных фаз фенологического развития сортами голубики в пункте интродукции (Ганцевичи) в 2010–2016 гг.

Table 2. Average dates of passage of the main phases of phenological development with blueberry varieties at the introduction point (Gantsevichi) in 2010–2016

Сорт	Фаза развития										
	Набухание почек	Распускание почек	Начало роста	Появление листьев	Появление бутонов	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец созревания	Покраснение листьев	Начало листопада
<i>Bluecrop (st)</i>	31.03 ± 9	15.04 ± 8	26.04 ± 6	03.05 ± 5	06.05 ± 5	13.05 ± 3	01.06 ± 3	10.07 ± 3	11.08 ± 7	18.09 ± 3	11.10 ± 7
<i>Bluejay</i>	30.03 ± 10	16.04 ± 7	28.04 ± 3	06.05 ± 3	05.05 ± 3	11.05 ± 3	01.06 ± 3	07.07 ± 2	05.08 ± 5	19.09 ± 2	10.10 ± 8
<i>Bonifacy</i>	31.03 ± 10	13.04 ± 8	27.04 ± 5	04.05 ± 5	09.05 ± 3	15.05 ± 3	31.05 ± 3	20.07 ± 4*	12.08 ± 3	19.09 ± 3	07.10 ± 8
<i>Bonus</i>	29.03 ± 10	13.04 ± 8	27.04 ± 5	04.05 ± 5	12.05 ± 4*	20.05 ± 4*	05.06 ± 5	23.07 ± 4*	17.08 ± 5	21.09 ± 3	12.10 ± 6
<i>Brigitta Blue</i>	31.03 ± 10	14.04 ± 7	25.04 ± 4	04.05 ± 4	07.05 ± 3	16.05 ± 4	04.06 ± 3	19.07 ± 2*	21.08 ± 7*	19.09 ± 5	12.10 ± 7
<i>Collins</i>	29.03 ± 10	13.04 ± 8	26.04 ± 4	03.05 ± 5	06.05 ± 3	11.05 ± 3	31.05 ± 3	06.07 ± 2	03.08 ± 4	19.09 ± 3	11.10 ± 8
<i>Chandler</i>	30.03 ± 10	13.04 ± 8	27.04 ± 5	05.05 ± 5	12.05 ± 4*	18.05 ± 4	05.06 ± 4	21.07 ± 3*	16.08 ± 5	20.09 ± 3	13.10 ± 7
<i>Chanticleer</i>	30.03 ± 10	13.04 ± 7	27.04 ± 4	04.05 ± 4	09.05 ± 4	15.05 ± 4	04.06 ± 3	09.07 ± 2	06.08 ± 2	21.09 ± 3	11.10 ± 7
<i>Denise Blue</i>	29.03 ± 10	12.04 ± 8	24.04 ± 5	01.05 ± 5	06.05 ± 4	14.05 ± 4	04.06 ± 4	16.07 ± 2*	14.08 ± 6	18.09 ± 3	13.10 ± 6
<i>Goldtraube</i>	30.03 ± 11	17.04 ± 5	27.04 ± 4	04.05 ± 5	10.05 ± 4	17.05 ± 3	03.06 ± 4	22.07 ± 3*	13.08 ± 5	20.09 ± 3	11.10 ± 7
<i>Nui</i>	30.03 ± 10	14.04 ± 7	25.04 ± 4	04.05 ± 4	08.05 ± 4	16.05 ± 4	05.06 ± 4	10.07 ± 4	07.08 ± 5	20.09 ± 3	11.10 ± 7
<i>Puru</i>	30.03 ± 10	20.04 ± 3	26.04 ± 3	06.05 ± 4	09.05 ± 3	17.05 ± 4	03.06 ± 3	10.07 ± 2	07.08 ± 5	20.09 ± 3	11.10 ± 7
<i>Putte</i>	28.03 ± 10	12.04 ± 8	25.04 ± 5	03.05 ± 5	06.05 ± 3	11.05 ± 2	27.05 ± 3	11.07 ± 3	04.08 ± 5	19.09 ± 3	14.10 ± 7
<i>Spartan</i>	30.03 ± 10	14.04 ± 7	26.04 ± 4	05.05 ± 4	06.05 ± 3	12.05 ± 2	04.06 ± 4	06.07 ± 2	07.08 ± 6	17.09 ± 3	11.10 ± 7
<i>Sunrise</i>	30.03 ± 10	14.04 ± 7	26.04 ± 3	04.05 ± 4	08.05 ± 3	15.05 ± 5	06.06 ± 4	11.07 ± 3	12.08 ± 6	16.09 ± 3	09.10 ± 7
<i>Toro</i>	30.03 ± 10	16.04 ± 7	28.04 ± 3	06.05 ± 3	08.05 ± 3	16.05 ± 4	05.06 ± 4	13.07 ± 3	11.08 ± 5	19.09 ± 3	11.10 ± 7
НСР_{0,05}	16,2	11,8	6,9	7,3	5,7	5,9	5,8	4,9	8,2	5,1	11,6

Примечание. Здесь и в табл. 3 * – статистически значимые различия.

Таблица 3. Средние суммы положительных среднесуточных температур при прохождении основных фаз фенологического развития сортами голубики в районе интродукции (Ганцевичи) в 2010–2016 гг.

Table 3. The average sum of positive average daily temperatures during the passage of the main phases of phenological development of blueberry varieties at the introduction point (Gantsevichi) in 2010–2016

Сорт	Фаза развития										
	Набухание почек	Распускание почек	Начало роста	Появление листьев	Появление бутонов	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец созревания	Покраснение листьев	Начало листопада
<i>Bluecrop (st)</i>	95 ± 23	218 ± 36	325 ± 37	401 ± 40	438 ± 35	536 ± 29	845 ± 66	1533 ± 55	2176 ± 122	2792 ± 85	3022 ± 81
<i>Bluejay</i>	90 ± 22	227 ± 25	328 ± 22	414 ± 41	424 ± 38	515 ± 30	836 ± 63	1483 ± 35	2080 ± 139	2821 ± 79	3010 ± 85
<i>Bonifacy</i>	99 ± 26	204 ± 17	329 ± 48	425 ± 58	475 ± 40	564 ± 43	821 ± 50	1727 ± 57*	2219 ± 79	2814 ± 87	3036 ± 81
<i>Bonus</i>	89 ± 24	201 ± 16	328 ± 49	423 ± 60	520 ± 47*	644 ± 65*	903 ± 71	1760 ± 109*	2313 ± 110	2833 ± 95	3063 ± 66
<i>Brigitta Blue</i>	99 ± 29	209 ± 18	307 ± 26	416 ± 50	460 ± 29	580 ± 32	894 ± 53	1720 ± 24*	2349 ± 144	2819 ± 91	3031 ± 79
<i>Collins</i>	92 ± 24	204 ± 15	322 ± 31	411 ± 54	445 ± 34	509 ± 28	815 ± 41	1472 ± 25	2028 ± 86	2824 ± 86	3016 ± 83
<i>Chandler</i>	96 ± 21	202 ± 15	344 ± 49	424 ± 62	515 ± 39*	604 ± 49*	904 ± 57	1758 ± 86*	2290 ± 108	2832 ± 92	3048 ± 94
<i>Chanticleer</i>	100 ± 29	200 ± 16	328 ± 41	411 ± 51	487 ± 37	569 ± 46	882 ± 70	1526 ± 49	2086 ± 103	2836 ± 93	3027 ± 76
<i>Denise Blue</i>	89 ± 23	194 ± 21	299 ± 12	357 ± 35	435 ± 42	547 ± 51	897 ± 66	1666 ± 16*	2249 ± 126	2794 ± 63	3038 ± 79
<i>Goldtraube</i>	97 ± 31	202 ± 15	332 ± 46	420 ± 62	491 ± 45	585 ± 47	863 ± 67	1777 ± 60*	2236 ± 102	2829 ± 92	3028 ± 77
<i>Nui</i>	93 ± 25	200 ± 18	309 ± 26	415 ± 43	468 ± 53	581 ± 43	893 ± 64	1537 ± 60	2106 ± 107	3025 ± 78	3144 ± 72
<i>Puru</i>	92 ± 23	224 ± 21	320 ± 22	433 ± 55	480 ± 47	600 ± 37	883 ± 58	1537 ± 41	2009 ± 112	2807 ± 99	3022 ± 81
<i>Putte</i>	83 ± 23	189 ± 23	313 ± 38	402 ± 54	433 ± 37	510 ± 37	750 ± 51	1564 ± 34	2057 ± 121	2815 ± 87	3051 ± 97
<i>Spartan</i>	93 ± 25	205 ± 19	316 ± 23	425 ± 54	442 ± 42	527 ± 35	874 ± 80	1473 ± 41	2113 ± 136	2774 ± 89	3020 ± 83
<i>Sunrise</i>	97 ± 29	206 ± 16	316 ± 22	417 ± 45	461 ± 35	570 ± 38	934 ± 77	1558 ± 59	2202 ± 119	2776 ± 77	3008 ± 79
<i>Toro</i>	96 ± 27	232 ± 26	333 ± 23	434 ± 37	458 ± 40	586 ± 32	911 ± 77	1585 ± 30	2188 ± 124	2796 ± 95	3023 ± 80
HCP_{0,05}	41,0	33,3	55,4	82,3	65,6	66,9	103,7	92,8	187,6	144,5	132,1

в пределах от 83 до 100 °С. В зависимости же от погодных условий диапазон варьирования средних сумм положительных температур был гораздо шире: от 59 °С в 2016 г. до 157 °С в 2012 г. Таким образом, величина данного показателя, при котором фиксировалось набухание почек, различается по годам в 2,7 раза.

Распускание вегетативных и генеративных почек, наблюдавшееся с разбежкой в несколько дней при более раннем раскрытии цветочных почек, отмечалось во второй декаде апреля, через 13–21 день после набухания почек, причем такая последовательность, за небольшими исключениями, сохранялась из года в год. В зависимости от погодных условий разбежка в наступлении вышеуказанных фенофаз в среднем составляла 9–29 дней. При этом сумма положительных температур по годам, так же как и при наступлении фенофазы «набухание почек», варьировалась весьма значительно – от 176 °С в 2014 г. до 249 °С в 2012 г.

Изложенные факты позволяют предположить, что для инициации двух рассмотренных выше фенофаз может быть достаточно тепла, полученного в дневные часы от прямой солнечной радиации (лучистое тепло). Подтверждением данного предположения может служить набухание, а на отдельных растениях голубики – разверзание почек, когда почва находилась в замерзшем состоянии (2016 г.). Все остальные фенофазы у растений голубики наступали после устойчивого перехода среднесуточных температур за отметку +10 °С.

Начало роста побегов ветвления, диагностировавшееся по появлению хорошо оформленного зеленого конуса из листьев длиной более 5 мм, в зависимости от сорта наступает через 6–14 дней после распускания вегетативных почек. Сроки наступления данной фенофазы варьировались от 20 апреля в 2014 г. до 6 мая в 2013 г. при сумме положительных температур от 282 °С в 2016 г. до 377 °С в 2015 г. При этом наиболее интенсивный рост побегов ветвления в длину наблюдался лишь с конца второй декады мая (рис. 3). Это объясняется тем, что в это время листья достигают характерных для сорта размеров и рост побегов обеспечивается заново ассимилированными веществами, а начальный их рост происходит за счет питательных веществ, накопленных в предыдущем году и отложенных в корнях и ветвях [36]. В дальнейшем интенсивность роста побегов постепенно снижается, причем чем короче побег, тем период его усиленного роста меньше: при длине побегов ветвления до 10 см снижение темпов их роста отмечается в первой декаде июня, при длине побегов 20 см и более – в третьей декаде июня. К концу июня – началу июля рост побегов ветвления заканчивается образованием верхушечной почки. У большинства побегов во время окончания активного роста начинается формирование генеративных почек, продолжающееся до окончания вегетационного периода и возобновляющееся при наступлении благоприятных погодных условий в весенний период. Незначительная часть побегов ветвления дает новый апикальный прирост.

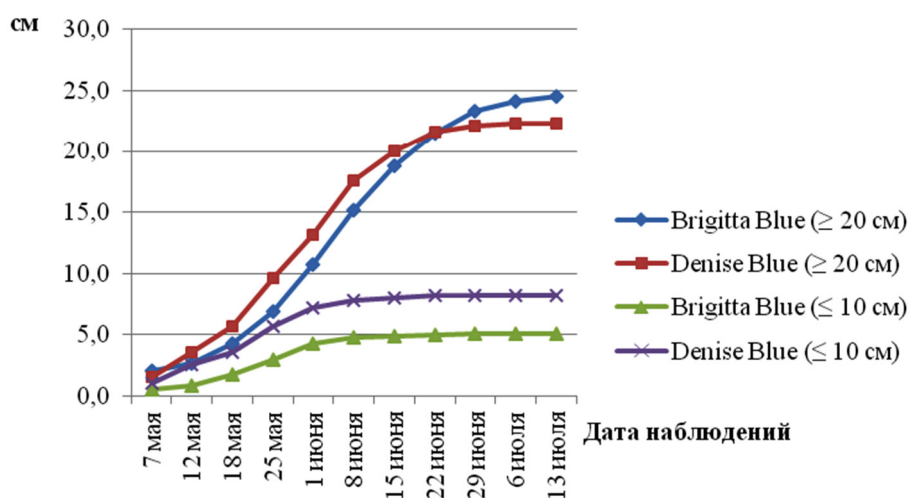


Рис. 3. Динамика роста побегов ветвления голубики высокорослой в 2015 г.

Fig. 3. Dynamics of shoots growth in blueberry branching in 2015

Первые листья, в зависимости от метеоусловий вегетационного периода, появляются через 3–13 дней после начала весеннего роста побегов ветвления в период с 1 по 6 мая, в отдельные годы (2010, 2016 гг.) – несколько раньше (в третьей декаде апреля). Сумма положительных температур при наступлении данной фенофазы в зависимости от метеоусловий вегетационного периода варьируется от 328 °С в 2016 г. до 506 °С в 2014 г. Полное облиствение, когда листья приобретают типичные для сорта размеры, окраску и форму, отмечается примерно к первой декаде июня.

Начало роста побегов формирования из спящих почек, расположенных в базальной части растения, приходится на первую декаду июня и совпадает с замедлением роста у побегов ветвления. Побеговые формирования, так же как и побеги замещения, появляются не синхронно в течение лета и осени. Длительный период роста побегов формирования и замещения, иногда продолжающийся вплоть до осенних заморозков, приводит к тому, что побеги, выросшие осенью, либо их осенний прирост обмерзают вследствие того, что не успевают достаточно одревеснеть [13, 17].

Установлено, что весенние стадии развития голубики (набухание и распускание почек, рост побегов, появление листьев) наступали практически одновременно у всех сортов, вследствие чего между средними сроками начала данных фенофаз, а также между средними суммами положительных температур (за исключением фенофазы «распускание почек»), необходимых для их прохождения, не имелось статистически значимых различий. Это свидетельствует о том, что сроки наступления весенних фенофаз определяются главным образом не сортовыми особенностями изучаемых растений, а термическим режимом вегетационных периодов. На данную зависимость в весеннем развитии растений голубики высокорослой обращают внимание в своих работах Н. Б. Павловский [14], В. Ф. Буткус, З. П. Буткене, Я. Д. Мажейкайте [17]. При этом Ж. А. Рупасова с соавт. [16] отмечают, что наступление весенних фенофаз наблюдается вначале у позднеспелых сортов голубики высокорослой, затем у среднеспелых и лишь потом у раннеспелых. Причем, согласно их данным, разбежка в наступлении весенних фенофаз между поздне- и раннеспелыми таксонами достигает, в зависимости от фенофазы, от 5–6 дней при набухании генеративных почек до 14 дней при распускании листьев. Данная особенность нами не установлена.

Фаза бутонизации начинается в первой, реже во второй (2011, 2013 гг.) декаде мая, практически одновременно с появлением листьев. Разбежка между указанными фенофазами составляет, как правило, от 1 до 11 дней. В отдельные годы с поздней весной (2013, 2015 гг.) стадия бутонизации начинается на несколько дней раньше, чем появляются листья, либо одновременно с их появлением. Наряду с незначительной амплитудой варьирования сроков наступления указанной фенофазы в годы наблюдений имело место и небольшое различие значений сумм положительных температур воздуха (от 407 до 528 °С).

Цветение голубики высокорослой, в зависимости от года, начинается с 9 (2012, 2014 гг.) по 23 мая (2011 г.), в среднем через 5–9 дней после начала бутонизации. Необходимо отметить характерную особенность «накладывания» фазы цветения на фазу бутонизации. Наряду с массовой бутонизацией наблюдается цветение первых распустившихся цветков. Минимальная сумма положительных температур воздуха (484 °С) при наступлении указанной фенофазы зафиксирована в 2013 г., близким значением характеризовался и 2012 г. – 509 °С. Время цветения голубики, в зависимости от погодных условий, в разные годы сдвигается в ту или иную сторону от средних сроков, но очередность зацветания сортов сохраняется достаточно стабильно. Разница между началом цветения отдельных таксонов в среднем составляла до 9 дней. Так, первыми цветут сорта голубики *Collins*, *Bluejay*, *Putte* (11 мая) и *Spartan* (12 мая). Средняя сумма положительных температур для данных сортов варьировалась от 509 до 527 °С. Затем начинают распускаться бутоны сортов *Chanticleer*, *Denise Blue*, *Sunrise* и *Bonifacy* (15 мая), *Nui*, *Toro* и *Brigitta Blue* (16 мая), *Goldtraube* и *Puru* (17 мая), *Chandler* (18 мая) при средней сумме положительных температур от 536 до 604 °С. Последним в стадию цветения вступает сорт *Bonus* (20 мая) при накопленной сумме положительных температур 644 °С. Средняя продолжительность фенофазы цветения в зависимости от таксона изменялась от 16 дней у сортов *Bonifacy*, *Bonus*, *Putte* до 22 дней у сортов *Denise Blue*, *Spartan*, *Sunrise*. Продолжительность цветения голубики определяется не только сортовыми особенностями, но и погодными условиями. Так, пониженные среднесуточные температуры воздуха приводят к удлинению сроков цветения. Например, в 2015 г. начало цветения

голубики пришлось на вторую декаду мая, когда среднесуточная температура за декаду составляла всего 12,0 °С при средней многолетней 13,3 °С, что привело к более продолжительному цветению голубики (25 сут). Аналогичная, только менее выраженная ситуация наблюдалась в 2016 и 2012 гг. (23 и 22 сут) при среднесуточной температуре за эту же декаду 12,4 и 13,0 °С соответственно. И наоборот, в 2011 и 2013 гг. цветение голубики началось 23 и 16 мая со среднесуточной температурой за соответствующие декады 17,0 и 18,7 °С и продолжалось в среднем для сортов голубики всего 12 и 14 сут.

Результаты проведенных исследований показали, что развитие генеративных органов голубики высокорослой происходит одновременно. Так, с середины мая и до середины июня в течение всего периода наблюдений на растении в целом, а в ряде случаев и на отдельном побеге можно наблюдать совместное присутствие бутонов, цветков и уже завязавшихся ягод. На одновременное развитие генеративных органов голубики высокорослой обращают внимание в своих работах И. А. Данилова [25], Н. Б. Павловский [13], аналогичная особенность отмечена и для голубики узколистной [37], а также в целом для семейства вересковых (Ericaceae) [12].

Первые зрелые ягоды у сортов голубики появляются в среднем через 33–49 дней после окончания цветения. Отличительной морфологической особенностью начала созревания плодов голубики является их разворот на плодоножке на 180°, подпестичным диском вниз [13]. Различия между началом созревания ягод у отдельных сортов колеблются в весьма широких пределах. Первыми начинают созревать плоды сортов *Collins* и *Spartan* (6 июля), *Bluejay* (7 июля) и *Chanticleer* (9 июля). Данные сорта относятся к группе рано созревающих. Со второй декады июля созревают плоды сорта *Bluecrop* (10 июля), который считается классическим среднеспелым сортом. Одновременно с данным таксоном приобретают синюю окраску ягоды у сортов *Nui* и *Puru* (10 июля), на день позже – у сортов *Putte* и *Sunrise* (11 июля). Через 3 дня после сорта *Bluecrop* начинается созревание ягод у сорта *Toro* (13 июля), через 6 дней (16 июля) – у сорта *Denise Blue*. Вышеперечисленные сорта, как и сорт *Bluecrop*, относятся к группе среднесозревающих. Через 9–13 дней после начала созревания плодов у среднеспелого сорта *Bluecrop* начинается созревание ягод у позднеспелых сортов голубики высокорослой: *Brigitta Blue* (19 июля), *Bonifacy* (20 июля), *Chandler* (21 июля), *Goldtraube* (22 июля), *Bonus* (23 июля). Сумма накопленных положительных температур воздуха на момент начала созревания плодов составляла в среднем 1472–1526 °С для ранних сортов, 1533–1666 °С для средних и 1720–1760 °С для поздних сортов. Поскольку в разные годы накопление тепла происходит с различной скоростью, то в годы с теплым летним периодом созревание ягод начинается раньше (2014, 2012 гг.), при затяжной холодной весне и прохладном лете (2011, 2013 гг.) – позже.

Как отмечалось ранее, все сорта голубики, согласно срокам наступления фазы «начало созревания ягод», делятся на группы: раннеспелые (ранние), среднеспелые (средние) и позднеспелые (поздние). При этом некоторые, как правило, зарубежные, авторы [23, 24, 26, 38] выделяют также промежуточные группы: очень ранние, среднеранние и среднепоздние. Литературные данные, касающиеся классификации некоторых сортов голубики на указанные выше группы, достаточно противоречивы. Так, по сведениям, полученным Smolarz с соавт. [24] и В. С. Strik, С. Е. Finn, Р. Р. Moore [39], F. Paprstein, J. Ludvikova [40], сорт *Toro* является среднеранним. Г. П. Атрощенко, Г. В. Щербакова, М. Е. Кошман [26] указывают на то, что данный культивар относится к позднеспелой группе голубик. Кроме того, данные авторы [26] считают, что сорт *Spartan* входит в группу среднеспелых сортов, а другие авторы [23, 38–41] относят данный таксон к группе раннеспелых голубик. При этом необходимо отметить, что принадлежность изучаемых сортов голубики высокорослой к определенной группе по срокам созревания плодов в условиях Белорусского Полесья, в общем, соответствует литературным сведениям, полученным при росте данных таксонов на родине, а также в условиях Польши и Чехии. Небольшие несоответствия обусловлены, с одной стороны, применением различных классификаций для ранжирования изучаемых сортов голубики высокорослой на группы по срокам созревания плодов, а с другой – влиянием климатических условий района интродукции. Так, смещение фаз фенологического развития вызывает сложности в отнесении сорта к той или иной группе по скороспелости в зависимости от термообеспеченности сезона. Кроме того, на сроки начала созревания

плодов оказывает влияние урожайность: чем она выше, тем позже начинают созревать ягоды, и наоборот – при низкой урожайности созревание начинается раньше. Несмотря на это, очередность вступления в стадию «начало созревания плодов» у сортов голубики достаточно стабильна.

Для голубики высокорослой свойственна определенная растянутость периода созревания плодов, что является следствием отмеченного выше неодновременного развития генеративных органов. В зависимости от сорта средняя продолжительность фазы созревания ягод находится в пределах от 22 дней у сорта *Bonifacy* до 33 дней у сорта *Bluecrop*. Конец созревания у ранне-спелых сортов наблюдался 3–7 августа, у среднеспелых – 4–14 августа, у позднеспелых – 12–21 августа. Сумма положительных температур в конце созревания ранних сортов достигала 2009–2113 °С, среднеспелых – 2057–2249, позднеспелых – 2219–2349 °С.

В отличие от фенофаз весенне-летнего периода, для осенних фаз развития растений голубики, отмеченных изменением окраски листьев и листопадом, характерны менее выраженные сортовые различия. Так, появление первых полностью окрашенных в темно-бордовый цвет листьев отмечено в период с 16 (2012 г.) по 26 сентября (2015 г.), после понижения температуры воздуха в ночное время ниже 5 °С. Сумма положительных температур при этом составляет от 2665 (2013 г.) до 2985 °С (2014 г.). Окончательная смена окраски листьев, визуальное свидетельство о завершении периода активной вегетации, совпадает с началом листопада, который отмечается, как правило, после первых заморозков и охватывает период с 29 сентября (2011 г.) по 24 октября (2013 г.). При этом сортовые различия в периоде наступления данной фенофазы незначительны и составляют до 6 дней. Продолжительность листопада зависит от погодных условий: во время теплой и дождливой погоды листопад начинается позже и затягивается. С окончанием вегетационного периода побеги приобретают красноватую окраску.

Продолжительность периода вегетации, за начало которого была принята дата распускания почек, а за окончание – начало листопада, в отдельные годы исследований составляла от 178 (2011 г.) до 223 дней (2015 г.). При этом продолжительность вегетационного периода от сортовой специфики почти не зависела. Минимальная сумма положительных температур воздуха, необходимых для прохождения полного вегетационного цикла развития растениям голубики высокорослой, за период исследований составила 2874 °С. В Белорусском Полесье сумма положительных температур воздуха за исследуемые вегетационные периоды в среднем составляла 3017–3306 °С, длина вегетационного периода – 211–277 дней. Таким образом, прохождение полного цикла сезонного развития с формированием полноценного урожая ягод новыми сортами голубики высокорослой, а также низкорослым сортом *Putte* свидетельствует о соответствии их биологических ритмов развития погоднo-климатическим условиям Белорусского Полесья.

Наблюдение за сезонным развитием новых интродуцированных сортов голубики высокорослой в условиях Белорусского Полесья показало, что наступление фенологических фаз в зависимости от года значительно колебалось по календарным срокам и совпадало с показателями ряда районированных сортов данной культуры, полученными ранее в этом же регионе [9–13].

Анализ литературных данных по фенологическому развитию различных сортов голубики на территории соседних стран, таких как Литва, Латвия, Польша, Россия (Москва, Санкт-Петербург, Калининград, Мичуринск) [17, 18, 20–29], показал, что ритмы сезонного развития голубики высокорослой также соответствуют приведенным нами данным с небольшой поправкой на климатические особенности данных регионов. Так, в Польше, где сумма положительных температур за вегетационный период выше, чем в Беларуси, фенологические фазы развития растений голубики наступают несколько раньше. И наоборот, отставание в сроках начала фенофаз у голубики высокорослой в России (Мичуринск, Санкт-Петербург, Москва) можно объяснить более низкой теплообеспеченностью данного региона по сравнению с Белорусским Полесьем.

Заключение. Ритмологическая пластичность интродуцированных в Белорусское Полесье сортов голубики высокорослой, а также низкорослого сорта *Putte* в течение 7-летнего периода фенологических наблюдений проявилась в их способности к изменению феноритмики вследствие различных погодных условий вегетационных периодов, что нашло отражение в варьировании сроков наступления основных фенологических фаз. При этом в ранние фазы развития (вегетативные) межсортовые различия незначительны, а в сроки прохождения фенологических

фаз, связанных с развитием генеративной сферы голубики высокорослой, – намного более выражены. Исследуемые сорта голубики в условиях района интродукции сохраняют присущую им очередность созревания плодов, характерную для их родины.

Климатические условия Белорусского Полесья обеспечивают прохождение исследуемыми сортами голубики высокорослой полного цикла сезонного развития, а также созревание урожая. При этом межсортовые различия в продолжительности вегетационного периода незначительны. Полученные результаты свидетельствуют о перспективности исследуемых сортов голубики для приусадебного и промышленного садоводства в Белорусском Полесье и обуславливают целесообразность проведения дальнейших интродукционных исследований.

Список использованных источников

1. Голубика высокорослая: оценка адаптационного потенциала при интродукции в условиях Беларуси / Ж. А. Рупасова [и др.]; под ред. В. И. Парфенова. – Минск : Белорус. наука, 2007. – 442 с.
2. Государственный реестр сортов : 80 лет сортоиспытанию / сост. : Т. В. Семашко [и др.] ; ред. В. А. Бейня. – Минск : [б. и.], 2017. – 225 с.
3. Лапин, П. И. Определение перспективности растений для интродукции по данным фенологии / П. И. Лапин, С. В. Сиднева // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1968. – Вып. 69. – С. 14–21.
4. Зайцев, Г. Н. Фенология древесных растений / Г. Н. Зайцев. – М. : Наука, 1981. – 120 с.
5. Фенологические наблюдения в ботаническом саду БГУ / А. С. Шуканов [и др.] // Фенологические исследования природы Белоруссии / ред. : И. Д. Юркевич [и др.]. – Минск, 1986. – С. 78–79.
6. Курлович, Т. В. Феноритмика голубики высокорослой в Белорусском Полесье / Т. В. Курлович // Экологические свойства брусничных ягодных растений в природе и культуре : тез. докл. межресп. совещ., Рига, 1989 г. / редкол. : Т. Ф. Пука (отв. ред.) [и др.]. – Рига, 1989. – С. 59–60.
7. Курлович, Т. В. Сортоизучение голубики высокорослой в условиях Белорусского Полесья / Т. В. Курлович // Состояние и перспективы развития редких садовых культур в СССР : сб. науч. тр. / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т садоводства им. И. В. Мичурина ; редкол. : Е. П. Куминов [и др.]. – Мичуринск, 1989. – С. 104–106.
8. Курлович, Т. В. Биологические особенности голубики высокорослой и перспективы ее интродукции в Белоруссии / Т. В. Курлович // Брусничные в СССР: ресурсы, интродукция, селекция : сб. науч. тр. / отв. ред. : А. Б. Горбунов, А. Ф. Черкасов. – Новосибирск, 1990. – С. 268–273.
9. Курлович, Т. В. Фенология голубики (*Vaccinium covilleianum*) в Белорусском Полесье / Т. В. Курлович // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 1999. – № 4. – С. 16–19.
10. Курлович, Т. В. Голубика высокорослая в Беларуси / Т. В. Курлович, В. Н. Босак. – Минск : Беларус. навука, 1998. – 176 с.
11. Пятница, Ф. С. Сортовые особенности феноритмики голубики высокой (*Vaccinium covilleianum* Butkus et Plishka) выращиваемой в Белорусском Полесье / Ф. С. Пятница, Н. Б. Павловский, Т. В. Курлович // Генетические ресурсы культурных растений. Проблемы эволюции и систематики культурных растений : материалы междунар. конф., посвящ. 120-летию со дня рождения Е. Н. Синской, 9–11 дек. 2009 г. / Рос. акад. с.-х. наук [и др.] ; ред. Н. И. Дзюбенко. – СПб., 2009. – С. 366–369.
12. Рупасова, Ж. А. Особенности феноритмики вересковых на площадях выбывших из промышленной эксплуатации торфяных месторождений севера Беларуси / Ж. А. Рупасова, А. П. Яковлев, Г. И. Булавко // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2012. – № 2. – С. 5–9.
13. Павловский, Н. Б. Ритмы сезонного роста и развития сортов голубики высокорослой, интродуцированных в Беларуси / Н. Б. Павловский // Плодоводство : науч. тр. / НАН Беларуси, Ин-т плодоводства ; редкол. : В. А. Самусь (гл. ред.) [и др.]. – Самохваловичи, 2015. – Т. 27. – С. 186–195.
14. Павловский, Н. Б. Влияние биотических и абиотических факторов на фенологическое развитие сортов голубики высокорослой в условиях Беларуси / Н. Б. Павловский // Плодоводство : науч. тр. / НАН Беларуси, Ин-т плодоводства ; редкол. : В. А. Самусь (гл. ред.) [и др.]. – Самохваловичи, 2016. – Т. 28. – С. 250–257.
15. Paulouski, M. V. Phenological development of highbush blueberry various cultivars in Belarus / M. V. Paulouski // East Eur. Sci. J. – 2017. – N 1 (17). – P. 12–22.
16. Возделывание голубики на торфяных выработках Припятского Полесья: (физиолого-биохимические аспекты развития) / Ж. А. Рупасова [и др.]. – Минск : Беларус. навука, 2016. – 242 с.
17. Буткус, В. Ф. Биологическая и биохимическая характеристика голубики высокорослой (1. Фенология и рост побегов) / В. Ф. Буткус, З. П. Буткене, Я. Д. Мажейкайте // Тр. Акад. наук Литов. ССР. Сер. В. – 1985. – № 1 (89). – С. 39–50.
18. Рипа, А. К. Голубика высокая // Клюква крупноплодная, голубика высокая, брусника / А. К. Рипа, В. Ф. Колонийцева, Б. А. Аудрина ; отв. ред. Т. Ф. Пука. – Рига, 1992. – С. 121–150.
19. Шлапак, В. П. Особливості проходження фенологічних фаз інтродукованих сортів чорниці високорослої (*Vaccinium corymbosum* L.) в умовах правобережного лісостепу України / В. П. Шлапак, А. Ф. Балабак, А. А. Пиж'янова // Навук. праці Лісівничої акад. наук України. – 2013. – Вип. 11. – С. 93–96.

20. Smolarz, K. Wzrost i plonowanie 12 odmian borówki wysokiej w środkowej części Polski / K. Smolarz // Zeszyty naukowe Instytutu sadownictwa i kwaciarnictwa w Skierniewicach. – 1997. – Т. 4. – С. 97–109.
21. Chlebowska, D. Ocena wartości gospodarczej nowych odmian borówki wysokiej w centralnej Poland / D. Chlebowska, K. Smolarz // Zeszyty naukowe Instytutu sadownictwa i kwaciarnictwa w Skierniewicach. – 2004. – Т. 12. – С. 163–172.
22. Bieniasz, M. Ocena samopłodności kilkunastu odmian borówki wysokiej / M. Bieniasz // Przyrodnicze uwarunkowania uprawy borówki wysokiej (*Vaccinium corymbosum* L.). – 2013. – Т. 4. – С. 85–93.
23. Smolarz, K. Uprawa borówki i żurawiny / K. Smolarz. – Warszawa : Hortpress, 2003. – 212 s.
24. Przegląd badań nad oceną odmian borówki wysokiej prowadzonych od 1978 roku w Instytucie Sadownictwa i Kwaciarnictwa w Skierniewicach / K. Smolarz [i in.] // Uprawa borówki i żurawiny (z elementami ekologii) : międzynarodowa konf. nauk., Skierniewice, 19–22 June 2006 / Inst. Sadownictwa i Kwaciarnictwa. – Skierniewice, 2006. – С. 21–30.
25. Данилова, И. А. Интродукция североамериканских сортов клюквы крупноплодной и высокорослой голубики в ГСБ НАН СССР / И. А. Данилова // Брусничные в СССР: ресурсы, интродукция, селекция : сб. науч. тр. / отв. ред. А. Б. Горбунов, А. Ф. Черкасов. – Новосибирск, 1990. – С. 175–183.
26. Атрощенко, Г. П. Хозяйственно-биологическая оценка сортов голубики высокорослой в условиях Ленинградской области / Г. П. Атрощенко, Г. В. Щербакова, М. Е. Кошман // Современ. садоводство. – 2016. – № 2 (18). – С. 1–7.
27. Гаврик, А. П. Особенности фенологии голубики высокорослой (*Vaccinium corymbosum* L.) в условиях Калининградской области / А. П. Гаврик, И. И. Брызосовский // Научные достижения – в сельскохозяйственную практику : межвуз. сб. науч. тр. / редкол. : Е. С. Роньжина (отв. ред.) [и др.]. – Калининград, 2012. – С. 115–117.
28. Брыксин, Д. М. Особенности сезонного ритма развития растений голубики высокой в условиях Центрально-Черноземного региона / Д. М. Брыксин // Интенсификация плодородия Беларуси: традиции, достижения, перспективы : материалы междунар. науч. конф., посвящ. 85-летию Ин-та плодородия (пос. Самохваловичи, 1 сент.–1 окт. 2010 г.) / Ин-т плодородия ; редкол. : В. А. Самусь (гл. ред.) [и др.]. – Самохваловичи, 2010. – С. 91–93.
29. Конобеева, А. Б. Брусничные в Центрально-Черноземном регионе / А. Б. Конобеева. – Мичуринск : Изд-во Мичурин. гос. аграр. ун-та, 2007. – 230 с.
30. Юркевич, И. Д. Фенологические исследования древесных и травянистых растений (методическое пособие) / И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, Э. П. Ярошевич. – Минск : Наука и техника, 1980. – 83 с.
31. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под общ. ред. Е. Н. Седова и Т. П. Огольцевой. – Орел : Изд-во Всерос. науч.-исслед. ин-та селекции плодовых культур, 1999. – 606 с.
32. Справочник по климату Беларуси. Температура воздуха за период 1981–2010 гг. [Электронный ресурс]. – Режим доступа : <http://pogoda.by/climat-directory/?page=546>. – Дата доступа : 10.07.2017.
33. Справочник по климату Беларуси. Климатическая норма осадков в Беларуси за период 1981–2010 гг. [Электронный ресурс]. – Режим доступа : <http://pogoda.by/climat-directory/?page=547>. – Дата доступа : 10.07.2017.
34. Лосев, А. П. Практикум по агрометеорологическому обеспечению растениеводства / А. П. Лосев. – СПб. : Гидрометеиздат, 1994. – 244 с.
35. Молчанов, А. А. Методика изучения приростов древесных растений / А. А. Молчанов, В. В. Смирнов. – М. : Наука, 1967. – 95 с.
36. Девятов, А. С. Плодоводство : учеб. пособие / А. С. Девятов. – Минск : Ураджай, 1979. – 192 с.
37. Гордей, Д. В. Сезонное развитие голубики узколистной (*Vaccinium angustifolium* Ait.) при возделывании на выработанном верховом торфяном месторождении в Белорусском Поозерье / Д. В. Гордей, О. В. Морозов, Н. В. Терешкина // Плодоводство : науч. тр. / НАН Беларуси, Ин-т плодородия ; редкол. : В. А. Самусь (гл. ред.) [и др.]. – Самохваловичи, 2014. – Т. 26. – С. 271–280.
38. Kozinski, B. Dobór odmian borowki wysokiej do warunków uprawy i realiów polskiego rynku / B. Kozinski // Konferencja Borowkowa 2013 “Szanse i zagrożenia”. – Kraków, 2013. – С. 12–21.
39. Strik, B. C. Blueberry Cultivars for the Pacific Northwest [Electronic resource] / B. C. Strik, C. E. Finn, P. P. Moore // OSU Extension Catalog. – Mode of access : <https://catalog.extension.oregonstate.edu/pnw656>. – Date of access : 17.04.2017.
40. Paprstein, F. Wstępne wyniki oceny odmian borówki wysokiej w Holowousach / F. Paprstein, J. Ludvikova // Uprawa borówki i żurawiny (z elementami ekologii) : międzynarodowa konf. nauk., Skierniewice, 19–22 June 2006 / Inst. Sadownictwa i Kwaciarnictwa. – Skierniewice, 2006. – С. 138–144.
41. Blueberries // The Mid-Atlantic Berry Guide for Commercial Growers 2013–2014 / Pennsylvania State University. – University Park, 2013. – P. 115–169.

References

1. Rupasova Zh. A., Reshetnikov V. N., Ruban N. N., Ignatenko W. A., Yakovlev A. P., Pyatnitsa F. S. *Blueberries tall: an estimation of adaptive potential at introduction in the conditions of Belarus*. Minsk, Belorusskaya nauka Publ., 2007. 442 p. (in Russian).
2. Beinya V. A. (ed.). *State register of varieties*. Minsk, 2017. 225 p. (in Russian).
3. Lapin P. I., Sidneva S. W. Determination of plant perspective for introduction according to phenology. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada* [Bulletin of the Main Botanical Garden], 1968, iss. 69, pp. 14–21 (in Russian).
4. Zaitsev G. N. *Phenology of woody plants*. Moscow, Nauka Publ., 1981. 120 p. (in Russian).
5. Shukanov A. S., Bibikov Yu. A., Girilovich I. S., Tasminkaia S. I. Phenological observations in the Botanical Garden of the Belarusian State University. *Fenologicheskie issledovaniya prirody Belorussii* [Phenological investigations of the nature of Belarus]. Moscow, 1986, pp. 78–79 (in Russian).

6. Kurlovich T. V. Fenorhythms of blueberry in the Belorussian Polesie. *Ekologicheskie svoistva brusnichnykh yagodnykh rastenii v prirode i kul'ture: tezisy dokladov mezhpoblikskogo soveshchaniya (Riga, 1989 god)* [Ecological properties of bilberry berry plants in nature and culture: abstracts of the interrepublic meeting (Riga, 1989)]. Riga, 1989, pp. 59–60 (in Russian).

7. Kurlovich T. V. Study of blueberry tails in the conditions of Belarus Polesye. *Sostoyanie i perspektivy razvitiya redkikh sadovykh kul'tur v SSSR: sbornik nauchnykh trudov* [State and prospects for the development of rare garden crops in the USSR: a collection of scientific papers]. Michurinsk, 1989, pp. 104–106 (in Russian).

8. Kurlovich T. V. Biological features of blueberry and its prospects for future introduction in Belarus. *Brusnichnye v SSSR: resursy, introduktsiya, selektsiya: sbornik nauchnykh trudov* [Cowberry in the USSR: resources, introduction, selection: a collection of scientific papers]. Novosibirsk, 1990, pp. 268–273 (in Russian).

9. Kurlovich T. V. Blueberry (*Vaccinium coveleanum*) phenology in Belarus Polesye. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 1999, no. 4, pp. 16–19 (in Russian).

10. Kurlovich T. V., Bosak V. N. *Blueberries tall in Belarus*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 1998. 176 p. (in Russian).

11. Pyatnitsa F. S., Pavlovskii M. B., Kurlovich T. V. Varietal features of the phenorhythms of blueberry (*Vaccinium covilleianum* Butkus et Plishka) grown in the Belarussian Polesie. *Geneticheskie resursy kul'turnykh rastenii. Problemy evolyutsii i sistematiki kul'turnykh rastenii: materialy konferentsii, posvyashchennoi 120-letiyu so dnya rozhdeniya E. N. Sinskoii (Sankt-Peterburg, 9–11 dekabrya 2009 goda)* [Genetic resources of cultivated plants. Problems of crop evolution and systematics: materials of the conference dedicated to the 120th anniversary of the birth of E. N. Sinskaya (Saint Petersburg, December 9–11, 2009)]. Saint Petersburg, 2009, pp. 366–369 (in Russian).

12. Rupasova Zh. A., Yakovlev A. P., Bulavko G. I. Peculiarities of heather's phenorhythms in the areas of peat deposits of the north of Belarus that left the industrial exploitation. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2016, no. 2, pp. 5–9 (in Russian).

13. Pavlovskii M. B. Rhythms of seasonal growth and development of blueberry varieties of tall, introduced in Belarus. *Plodovodstvo: nauchnye trudy* [Fruit growing: scientific works]. Samokhvalovich, 2015, vol. 27, pp. 186–195 (in Russian).

14. Pavlovskii M. B. Influence of biotic and abiotic factors is not a phenological development of blueberry varieties of tall trees in Belarus. *Plodovodstvo: nauchnye trudy* [Fruit growing: scientific works]. Samokhvalovich, 2016, vol. 28, pp. 250–257 (in Russian).

15. Paulouskii M. B. Phenological development of highbush blueberry various cultivars in Belarus. *East European Scientific Journal*, 2017, vol. 1 (17), pp. 12–22.

16. Rupasova Zh. A., Yakovlev A. P., Reshetnikov V. N., Lishtvan I. I., Vasilevskaya T. I., Krinitskaya N. B. *Cultivation of blueberries on peat excavations of Prip'yat Polissya: (physiological and biochemical aspects of development)*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2016. 242 p. (in Russian).

17. Butkus V. F., Butkene Z. P., Mazheikaite Ya. D. Biological and biochemical characteristics of tall blueberries (1. Phenology and shoot growth). *Trudy Akademii nauk Litovskoi SSR. Seriya B* [Proceedings of the Academy of Sciences of the Lithuanian SSR. Ser. B], 1985, no. 1 (89), pp. 39–50 (in Russian).

18. Ripa A. K. Blueberries high. *Cranberry large-berry, blueberry tall, cowberry*. Riga, 1992, pp. 121–150 (in Russian).

19. Shlapak V. P., Balabak A. F., Pizh'yanova A. A. Peculiarities of the passage of phenological phases of introduced varieties of blueberries (*Vaccinium corymbosum* L.) in the conditions of right-bank Ukrainian steppe livestock. *Naukovi pratsi Lisivnichoi akademii nauk Ukraini* [Scientific works of Forestry academy of sciences of Ukraine], 2013, iss. 11, pp. 93–96 (in Ukrainian).

20. Smolarz K. Wzrost i plonowanie 12 odmian borówki wysokiej w środkowej części Polski. *Zeszyty Naukowe Instytutu Sadownictwa i Kwiaciarnictwa w Skierniewicach*, 1997, vol. 4, pp. 97–109 (in Polish).

21. Chlebowska D., Smolarz K. Ocena wartości gospodarczej nowych odmian borówki wysokiej w centralnej Poland. *Zeszyty Naukowe Instytutu Sadownictwa i Kwiaciarnictwa w Skierniewicach*, 2004, vol. 12, pp. 163–172 (in Polish).

22. Bieniasz M. Ocena samopłodności kilkunastu odmian borówki wysokiej. *Przyrodnicze uwarunkowania uprawy borówki wysokiej (Vaccinium corymbosum L.)*, 2013, vol. 4, pp. 85–93 (in Polish).

23. Smolarz K. Uprawa borówki i żurawiny. Warszawa, Hortpress, 2003. 212 p. (in Polish).

24. Smolarz K., Glebowska D., Krezewińska D., Koziński B. Przegląd badań nad oceną odmian borówki wysokiej prowadzonych od 1978 roku w Instytucie Sadownictwa i Kwiaciarnictwa w Skierniewicach. *Uprawa borówki i żurawiny (z elementami ekologii): międzynarodowa konferencja naukowa (Skierniewice, 19–22 June 2006) = Blueberry and cranberry growing (with ecological aspects): international scientific conference (Skierniewice, 19–22 June 2006)*. Skierniewice, 2006, pp. 21–30 (in Polish).

25. Danilova I. A. The introduction of North American varieties of large-berry and high-bilberry cranberries into the NAS of the USSR. *Brusnichnye v SSSR: resursy, introduktsiya, selektsiya: sbornik nauchnykh trudov* [Cowberry in the USSR: resources, introduction, selection: a collection of scientific papers]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1990, pp. 175–183 (in Russian).

26. Atroshchenko G. P., Shcherbakova G. V., Koshman M. E. The economic and biological assessment of blueberry varieties of tall trees in the conditions of the Leningrad region. *Sovremennoe sadovodstvo = Contemporary horticulture*, 2016, no. 2 (18), pp. 1–7 (in Russian).

27. Gavrik A. P., Bryzozovskii I. I. Peculiarities of the phenology of the blueberry of the tall (*Vaccinium corymbosum* L.) in the conditions of the Kaliningrad region. *Nauchnye dostizheniya – v sel'skokhozyaistvennuyu praktiku: mezhvuzovskii sbornik nauchnykh trudov* [Scientific achievements – in agricultural practice: interuniversity collection of scientific papers]. Kaliningrad, 2012, pp. 115–117 (in Russian).

28. Bryksin D. M. Peculiarities of the seasonal rhythm of development of blueberry plants high in conditions in the Central Black Earth region. *Intensifikatsiya plodovodstva Belarusi: traditsii, dostizheniya, perspektivy: materialy mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 85-letiyu Instituta plodovodstva (pos. Samokhvalovich, 1 sentyabrya–1 oktyabrya 2010 goda)* [Intensification of fruit growing in Belarus: traditions, achievements, prospects: materials of the international scientific conference devoted to the 85th anniversary of the Institute of Horticulture (Samokhvalovich, September 1–October 1, 2010)]. Samokhvalovich, 2010, pp. 91–93 (in Russian).
29. Konobeeva A. B. *Cowberry's in the Central Black Earth region*. Michurinsk, Publishing House of the Michurinsk State Agrarian University, 2007. 230 p. (in Russian).
30. Yurkevich I. D., Golod D. S., Yaroshevich E. P. *Phenological investigations of woody and herbaceous plants (methodical manual)*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1980. 83 p. (in Russian).
31. Sedov E. N., Ogoľtseva T. P. (ed.). *Program and methods cultivar fruit, berry and nut crops*. Orel, Publishing house of the All Russian Scientific Research Institute of Fruit Crop Selection, 1999. 606 p. (in Russian).
32. *Reference book on the climate of Belarus. Air temperature for the period 1981–2010*. Available at: <http://pogoda.by/climat-directory/?page=546> (accessed 10.07.2017) (in Russian).
33. *Reference book on the climate of Belarus. The climatic norm of precipitation in Belarus for the period 1981–2010*. Available at: <http://pogoda.by/climat-directory/?page=547> (accessed 10.07.2017) (in Russian).
34. Losev A. P. *Workshop on agrometeorological support of crop production*. Saint Petersburg, Gidrometeoizdat, 1994. 244 p. (in Russian).
35. Molchanov A. A., Smirnov V. V. *Method for studying growths in woody plants*. Moscow, Nauka Publ., 1967. 95 p. (in Russian).
36. Devyatov A. S. *Fruit growing*. Minsk, Uradzhai Publ., 1979. 192 p. (in Russian).
37. Gordei D. V., Morozov O. V., Tereshkina N. V. Seasonal development of blue-leaved blueberry (*Vaccinium angustifolium* Ait.) during cultivation on the developed upper peat deposit in the Belarusian Poozerie. *Plodovodstvo: nauchnye trudy* [Fruit growing: scientific works]. Samokhvalovich, 2014, vol. 26, pp. 271–280 (in Russian).
38. Kozinski B. Dobór odmian borowki wysokiej do warunków uprawy i realiów polskiego rynku. *Konferencja Borowkowa 2013 "Szanse i zagrożenia"*. Kraków, 2013, pp. 12–21 (in Polish).
39. Strik B. C., Finn C. E., Moore P. P. Blueberry Cultivars for the Pacific Northwest. *OSU Extension Catalog*. Available at: <https://catalog.extension.oregonstate.edu/pnw656> (accessed 17.04.2017).
40. Paprstein F., Ludvikova F. Wstępne wyniki oceny odmian borówki wysokiej w Holowousach. *Uprawa borówki i żurawiny (z elementami ekologii): międzynarodowa konferencja naukowa (Skierniewice, 19–22 June 2006) = Blueberry and cranberry growing (with ecological aspects): international scientific conference (Skierniewice, 19–22 June 2006)*. Skierniewice, 2006, pp. 138–144 (in Polish).
41. Blueberries. *The Mid-Atlantic Berry Guide for Commercial Growers 2013–2014*. University Park, Pennsylvania State University, 2013, pp. 115–169.

Информация об авторе

Дрозд Ольга Владимировна – науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: Drozd_OlgaW@rambler.ru

Information about the author

Olga W. Drozd – Researcher. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surганov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: Drozd_OlgaW@rambler.ru

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 634.737:581.522.4:631.55

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-486-499>

Поступила в редакцию 27.03.2018

Received 27.03.2018

Н. Б. Павловский

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ПЛОДОНОШЕНИЕ СОРТОВ ГОЛУБИКИ ВЫСОКОРОСЛОЙ (*VACCINIUM CORYMBOSUM* L.) В БЕЛАРУСИ

Аннотация. На основании результатов многолетних стационарных исследований показаны особенности вступления в стадию генеративного развития, промышленного плодоношения, урожайности, изменчивости плодоношения 20 сортов голубики высокорослой и 3 сортов голубики полувисокорослой, интродуцированных в Беларусь.

Установлено, что вступление в генеративную фазу развития растений голубики происходит в 4-летнем возрасте, в стадию промышленного плодоношения – в 6-летнем. Сорта существенно разнятся по урожайности: более высокой продуктивностью характеризуются культивары Bluecrop, Bluetta, Denise Blue, Duke, Earliblue, Elizabeth, Jersey, Northblue, Northcountry, Northland, Patriot, Weymouth. В различные годы плодоношения урожайность сортов голубики сильно изменяется. Более регулярное плодоношение у сортов Blueray, Northland и Jersey. Изменчивость плодоношения растений голубики в пункте интродукции вызвана в основном гибелью цветковых почек в зимний период и/или засухой в период их закладки.

Ключевые слова: голубика высокорослая, *Vaccinium corymbosum*, интродукция, плодоношение, урожайность, изменчивость плодоношения, масса плода, Беларусь

Для цитирования: Павловский, Н. Б. Плодоношение сортов голубики высокорослой (*Vaccinium corymbosum* L.) в Беларуси / Н. Б. Павловский // Вес. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биял. навук. – 2018. – Т. 63, № 4. – С. 486–499. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-486-499>

N. B. Pavlovskiy

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

FRUITING OF VARIETIES OF HIGHBUSH BLUEBERRY (*VACCINIUM CORYMBOSUM* L.) IN BELARUS

Abstract. The features of entering into the stage of generative development, industrial fruiting, productivity, the variability of fruiting of 20 cultivars of blueberry and a large variety of blueberry, introduced in Belarus have been shown on the base of results during many years of researches. All the investigated blueberry cultivars in conditions of Belarus fulfill their target functions – they form fruits. It indicates successful implementation of their adaptive potential at the introduction point. The introduction into the generative phase of the development of blueberry plants occurs at the age of 4, in the stage of industrial fruiting – in the 6-year-old. In different years of fruiting, the yield of blueberry cultivars varies greatly. While the cultivars Bluecrop, Bluetta, Denise Blue, Duke, Earliblue, Elizabeth, Jersey, Northblue, Northcountry, Northland, Patriot, Weymouth are characterized by a higher berry productivity than other ones, Blueray, Northland and Jersey are characterized by more regular fruit bearing. The variability of fruiting of blueberry plants mainly is caused by the death of flowering buds in winter and/or by the drought during the period of their forming. The weight of the blueberry fetus is very variable, depending on the varietal characteristics and the year. A close size of berries correlation dependence has been established concerning to the moisture content in the period of their growth, and to its temperature regime especially.

Keywords: highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum*, introduction, fruiting, yield, variability in fruiting, mass of berries, Belarus

For citation: Pavlovskiy N. B. Fruiting of varieties of highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) in Belarus. *Vesti Natsyonal'noi akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 4, pp. 486–499 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-486-499>

Введение. В последнее время в Беларуси наблюдается стабильный рост промышленных насаждений голубики высокорослой (*Vaccinium corymbosum* L.), площадь которых к концу 2017 г. достигла 1000 га. Способствуют этому благоприятные для данной культуры экологические условия республики, а также высокий уровень цен на ягодную продукцию голубики, обеспечивающий окупаемость ее производства. Учитывая значительные затраты на культивирование

голубики, а также долговечность насаждений данной культуры, одним из основных компонентов, определяющих высокую продуктивность и, следовательно, прибыльность от выращивания голубики является подбор соответствующих сортов. В настоящее время в странах с разными природными условиями (Австралия, Испания, Новая Зеландия, Польша, Румыния, США, Финляндия, ФРГ, Япония и др.) селекционировано около 400 сортов голубики. При этом часто культивар, высокоурожайный в одном регионе мира, оказывается низкопродуктивным в другом [1]. Не все сорта голубики одинаково пригодны для возделывания в условиях Беларуси, поэтому для выявления наиболее перспективных из них для интродукционных исследований привлекается максимальное число таксонов.

Основным критерием оценки успешности интродукции ягодных растений принято считать плодоношение как итог всей их жизнедеятельности. Анализ литературных источников позволяет классифицировать данные об урожайности голубики высокорослой на информацию об урожайности голубики в целом как культуры [2–6] и данные о продуктивности помологических сортов [1, 7–14].

На родине культуры голубики, в США, средняя урожайность в штате Орегон составляет 4,5 т/га [2]. Аналогичный показатель продуктивности для штата Мичиган приводит M. Longstroth [3]. В штате Нью-Джерси, по сведениям J. L. Frecon [4], данный показатель варьируется в пределах 4,5–6,5 т/га. По данным В. С. Strik [5], урожайность насаждений голубики высокорослой в северо-восточных, южных и юго-западных штатах США составляет 7,0–10,0 т/га, в центрально-западных – 10,0–11,0, в западных – 22,0 т/га. Этот же автор указывает, что в Канаде средняя урожайность голубики высокорослой находится в пределах от 12,0 в областях Онтарио и Квебек до 19,0–22,0 т/га в Британской Колумбии.

На сильное варьирование урожайности голубики высокорослой, в зависимости от биотических и абиотических факторов, указывают американские исследователи J. F. Hancock и A. D. Draper [15]. Авторы сообщают, что средняя урожайность голубики высокорослой составляет 1,5–1,8 кг/раст., но в ухоженных насаждениях, где созданы оптимальные экологические условия, продуктивность может достигать 8,0–9,6 кг/раст., что при переводе на единицу площади составляет 4,5–5,5 и 25,0–30,0 т/га соответственно. По сведениям R. C. Funt с соавт. [7], в условиях штата Огайо урожайность голубики варьировалась, в зависимости от сортовой специфики, от 0,8 кг/раст. у сорта Patriot до 4,9 кг/раст. у сорта Bluegay.

В условиях Чили обычной урожайностью для голубики считается 10,0–14,0 т/га [6].

В Финляндии, по сведениям A. Lehmushovi [16], урожайность голубики высокорослой составляет 2–5 л/раст. (1,3–3,2 кг/раст.), или 5,0–15,0 т/га.

В Норвегии продуктивность сортов голубики высокорослой, в зависимости от сортовой специфики, находилась в пределах от 0,2 кг/раст. у сорта Bluerose до 2,0 кг/раст. у сорта Reka [8].

В условиях Латвии, по сведениям A. К. Рипа с соавт. [17], этот показатель составлял от 0,2 кг/раст. у сорта Herbert до 1,6 кг/раст. у сорта Coville. По сведениям D. Šterne с соавт. [18], в этой республике продуктивность данной ягодной культуры, в зависимости от сезона, варьировалась от 0,2–0,8 кг/раст. у сорта Bluegay до 2,6–6,0 кг/раст. у сорта Patriot.

В Литве, по данным E. Stackeviciene [9], урожайность голубики находилась в пределах от 1,0 кг/раст. у Northblue до 2,5 кг/раст. у сорта Patriot. По сведениям В. Ф. Буткуса и З. П. Буткене [10], наиболее урожайным являлся сорт Bluecrop с показателем 2,9 кг/раст.

По данным K. Smolarz с соавт. [14], в центральной Польше этот показатель составлял, в зависимости от сортовой принадлежности, от 1,8 кг/раст. у Earliblue до 3,2 кг/раст. у Weymouth. В. Kozinski [1] приводит близкие показатели урожайности для других сортов голубики в этом же регионе Польши.

В России, в Главном ботаническом саду (Москва), по данным И. А. Даниловой [11], продуктивность голубики, в зависимости от года исследований и сорта, изменялась от 0,6 (Weymouth) до 4,3 кг/раст. (Herbert). В условиях Республики Марий Эл, в зависимости от сортовой специфики, урожайность находилась в пределах от 0,1 кг/раст. (Bluecrop) до 0,7 кг/раст. (Patriot). В Центральной Черноземной зоне России (Мичуринск), по данным Д. М. Брыксина [12], продуктивность сортов голубики варьировалась от 0,2 кг/раст. у сорта Herbert до 1,2 кг/раст. у Bluecrop.

Самым урожайным в этом регионе России, по данным А. А. Суслина и А. С. Пчелинцева [13], являлся сорт Bluecrop (2,1 кг/раст.), а наиболее продуктивным, по сведениям А. Б. Конобеевой [19], – сорт Bluegray (0,5 т/га).

В условиях Беларуси продуктивность 7 сортов данной культуры оценивали в Ганцевичском районе Т. В. Курлович и В. Н. Босак [20]. По данным этих авторов, максимальная средняя урожайность отмечена у сорта Coville (3,2 кг/раст.), минимальная – у Bluecrop (0,5 кг/раст.). В более поздних исследованиях Т. В. Курлович [21] урожайность сорта Bluecrop, в зависимости от сезона, составляла 0,7–4,4 кг/раст., а сорта Coville – 0,9–2,2 кг/раст. По сведениям автора, наиболее урожайным являлся сорт Northcountry (4,8–8,0 кг/раст.), а самым низкопродуктивным – Bluerose (0,1–1,1 кг/раст.).

А. В. Ермоленко с соав. [22] исследовали урожайность 6 сортов голубики в Горецком районе республики. По сведениям этих авторов, сортовые различия по урожайности были незначительными и составили у 6-летних растений от 1,0 кг/раст. (Earliblue) до 1,5 кг/раст. (Northland), у 7-летних – от 1,5 кг/раст. (Patriot) до 1,8 кг/раст. (Northland).

Таким образом, литературные данные свидетельствуют о том, что показатель урожайности голубики высокорослой сильно варьируется и, как правило, увеличивается с продвижением по регионам с севера на юг. При этом для каждого географического района характерны свои наиболее продуктивные сорта. Следовательно, для определения высокоурожайных культиваров голубики исследования следует проводить в конкретных экологических условиях.

Цель настоящих исследований – оценка урожайности сортов голубики высокорослой в условиях Беларуси и выявление наиболее высокопродуктивных из них.

Объекты и методы исследования. Сбор экспериментальных данных выполнялся в течение 2001–2016 гг. в коллекционных насаждениях лаборатории интродукции и технологии ягодных растений Центрального ботанического сада НАН Беларуси, расположенной в Ганцевичском районе Брестской области (N 52°44', E 26°22'). Объектом исследований являлись растения 20 сортов голубики высокорослой: Bluecrop, Bluegray, Bluerose, Bluetta, Carolinablue, Coville, Croatan, Darrow, Denise Blue, Duke, Earliblue, Elizabeth, Hardyblue, Herbert, Jersey, Nelson, Patriot, Reka, Rubel, Weymouth и 3 сорта голубики полувисокорослой: Northblue, Northcountry и Northland. В качестве стандарта принят широко распространенный и районированный в Беларуси среднеспелый сорт Bluecrop.

Насаждения голубики созданы 2-летними корнесобственными саженцами в 1999 г. Схема посадки растений – 2,0×1,5 м. Почва на участке минеральная, подстилаемая рыхлым, разнородным песком ($pH_{(H_2O)}$ 4,5). Приствольная полоса насаждений замульчирована древесными опилками слоем 10 см и шириной 1 м. Междурядья содержались в естественном задернении. Ежегодно проводилась санитарная обрезка растений, при которой удаляли отмершие, поврежденные и неудачно расположенные побеги.

Учет урожайности проводили ежегодно весовым способом [23]. Сбор плодов осуществляли за 2–5 приемов по мере их созревания, отдельно с каждого из 10 учетных растений. Среднюю массу одной ягоды определяли путем взвешивания в 3-кратной повторности 100 плодов при каждом сборе урожая. Среднюю многолетнюю урожайность сортов голубики и индексы периодичности плодоношения определяли с момента вступления растений в стадию промышленного плодоношения. Коэффициент периодичности плодоношения (J) вычисляли по формуле L. Singh [24]: $J = (Y_2 - Y_1) / (Y_1 + Y_2) \cdot 100$, где Y_1 , Y_2 – урожайность в смежные годы.

Статистическую обработку данных выполняли с применением пакета анализа данных программы Microsoft Excel на 95-процентном уровне значимости.

Результаты и их обсуждение. Вступление в стадию плодоношения. На 3-й год после посадки саженцев, т. е. в 4-летнем возрасте, начали плодоносить 22 из 23 исследуемых сортов голубики. Лишь сорт Herbert вступил в генеративную стадию развития на год позже. В среднем в первый год урожайность ягод находилась в пределах от 0,1 до 0,3 кг/раст., у сортов Jersey и Rubel величина данного показателя была выше – 0,4 кг/раст., а у сорта Patriot она составила 0,6 кг/раст. (табл. 1). При этом следует отметить, что в последующие два сезона показатели урожайности у сорта Patriot были ниже. Кроме этого сорта, урожайность снизилась или осталась на таком же

Таблица 1. Динамика урожайности голубики высокорослой разных сортов в условиях центральной агроклиматической области Беларуси (Ганцевичи), кг/раст.
Table 1. Dynamics of productivity of highbush blueberry different cultivars in the conditions of the central agrocimatic region of Belarus (Gantsevichi), kg/plant

Сорт	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Bluecrop (st)	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,0	2,3 ± 0,2	1,4 ± 0,3	1,9 ± 0,3	3,5 ± 0,2	1,5 ± 0,2	2,3 ± 0,3	2,4 ± 0,2	0,7 ± 0,1	3,9 ± 0,2	4,3 ± 0,4	1,6 ± 0,5	3,1 ± 0,6	1,4 ± 0,2
Blueyay	0,1 ± 0,1	1,0 ± 0,2*	0,7 ± 0,2*	0,8 ± 0,2*	1,6 ± 0,4	2,0 ± 0,2*	1,8 ± 0,3	3,7 ± 0,7*	1,6 ± 0,3*	1,3 ± 0,2*	2,3 ± 0,2*	1,7 ± 0,2*	1,8 ± 0,3	2,2 ± 0,2	1,3 ± 0,1
Bluerose	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,0	0,3 ± 0,1*	0,2 ± 0,1*	0,4 ± 0,2*	0,6 ± 0,1*	0,6 ± 0,1*	0,8 ± 0,1*	0,6 ± 0,1*	0,1 ± 0,1*	1,1 ± 0,2*	0,2 ± 0,1*	0,3 ± 0,1*	0,7 ± 0,2*	0,5 ± 0,1
Bluetta	0,2 ± 0,1	1,0 ± 0,2*	0,6 ± 0,2*	1,5 ± 0,2	1,9 ± 0,6	2,1 ± 0,2*	1,8 ± 0,2	2,8 ± 0,2	2,1 ± 0,2	2,9 ± 0,3*	3,8 ± 0,4	5,6 ± 0,6*	0,7 ± 0,2*	4,3 ± 0,4*	2,1 ± 0,9
Carolinablue	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1*	0,2 ± 0,1*	0,3 ± 0,1*	0,6 ± 0,1*	0,2 ± 0,1*	0,4 ± 0,1*	0,5 ± 0,1*	0,5 ± 0,1	0,3 ± 0,1*	0,2 ± 0,1*	0,6 ± 0,3*	0,7 ± 0,1*	0,9 ± 0,1
Coville	0,2 ± 0,1	0,4 ± 0,1*	1,5 ± 0,4*	0,8 ± 0,2*	2,4 ± 0,2	3,5 ± 0,3	3,1 ± 0,2*	2,5 ± 0,2	2,5 ± 0,2*	0,9 ± 0,1	2,2 ± 0,1*	2,4 ± 0,3*	1,1 ± 0,4	1,7 ± 0,3*	1,4 ± 0,3
Croatian	0,2 ± 0,0	0,6 ± 0,1*	0,4 ± 0,1*	0,1 ± 0,0*	1,1 ± 0,4	1,4 ± 0,3*	2,6 ± 0,1*	1,9 ± 0,1	1,0 ± 0,1*	0,1 ± 0,1*	1,4 ± 0,1*	4,0 ± 0,2	0,4 ± 0,1*	3,5 ± 0,9	3,1 ± 0,2*
Darrow	0,2 ± 0,1	0,4 ± 0,1*	1,0 ± 0,2*	0,5 ± 0,1*	1,0 ± 0,1	1,2 ± 0,1*	2,0 ± 0,6*	2,1 ± 0,2	1,1 ± 0,1*	1,3 ± 0,1*	1,6 ± 0,1*	2,2 ± 0,2*	0,9 ± 0,3*	1,3 ± 0,3*	1,7 ± 0,2
Denise Blue	0,3 ± 0,1	0,8 ± 0,2*	2,0 ± 0,3	1,5 ± 0,2	3,0 ± 0,4*	4,0 ± 0,5*	2,2 ± 0,2*	4,0 ± 0,3*	3,0 ± 0,3*	2,0 ± 0,3*	7,9 ± 0,4*	4,4 ± 0,3	3,1 ± 0,3*	3,9 ± 0,5	2,1 ± 0,1
Duke	0,2 ± 0,0	0,6 ± 0,1*	0,8 ± 0,3*	0,9 ± 0,3*	1,6 ± 0,4	0,9 ± 0,3*	1,3 ± 0,1	2,1 ± 0,1	2,1 ± 0,1	1,1 ± 0,1	5,7 ± 0,2*	6,0 ± 0,5*	2,1 ± 0,6	3,7 ± 0,7	1,7 ± 0,3
Earliblue	0,2 ± 0,1	2,0 ± 0,2*	2,1 ± 0,2	1,3 ± 0,3	1,4 ± 0,2	2,7 ± 0,1*	1,2 ± 0,2	3,6 ± 0,3*	1,5 ± 0,3*	1,1 ± 0,2	2,8 ± 0,2*	2,3 ± 0,2*	1,5 ± 0,2	3,3 ± 0,4	2,0 ± 0,2
Elizabeth	0,2 ± 0,0	1,5 ± 0,2*	1,0 ± 0,2*	0,9 ± 0,3*	3,5 ± 0,2*	5,0 ± 0,5*	3,8 ± 0,4*	3,5 ± 0,2*	2,0 ± 0,4	2,2 ± 0,2*	0,8 ± 0,1*	3,6 ± 0,3	0,7 ± 0,2*	2,9 ± 0,6	1,6 ± 0,2
Hardyblue	0,2 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,6 ± 0,1*	1,0 ± 0,1	1,9 ± 0,4	2,7 ± 0,2*	2,7 ± 0,1*	3,0 ± 0,2*	1,1 ± 0,1*	0,3 ± 0,1	1,9 ± 0,1*	3,1 ± 0,2*	1,6 ± 0,3	2,2 ± 0,4	1,3 ± 0,2
Herbert	—	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,1*	0,5 ± 0,1*	2,3 ± 0,3	1,3 ± 0,1*	3,2 ± 0,1*	3,7 ± 0,1*	0,9 ± 0,1*	0,1 ± 0,0*	2,3 ± 0,2*	2,1 ± 0,1*	1,4 ± 0,2	1,6 ± 0,2*	1,0 ± 0,1
Jersey	0,4 ± 0,1*	0,7 ± 0,1*	1,3 ± 0,3*	1,5 ± 0,4	2,7 ± 0,9	2,8 ± 0,4*	3,8 ± 0,2*	3,6 ± 0,3*	4,9 ± 0,2*	2,4 ± 0,2*	4,4 ± 0,3*	3,9 ± 0,2	1,3 ± 0,1	1,6 ± 0,1*	2,3 ± 0,3
Northblue	0,3 ± 0,2	0,7 ± 0,1*	1,2 ± 0,3*	1,7 ± 0,5	3,6 ± 0,6*	0,5 ± 0,1*	0,8 ± 0,2*	6,9 ± 0,4*	0,6 ± 0,1*	7,8 ± 0,4*	2,6 ± 0,2*	4,5 ± 0,2	0,5 ± 0,2*	7,6 ± 0,8*	4,3 ± 1,3*
Northcountry	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,1*	0,6 ± 0,1*	0,9 ± 0,3*	2,4 ± 0,4	1,7 ± 0,2*	1,1 ± 0,1	5,1 ± 0,4*	1,4 ± 0,2*	7,9 ± 0,4*	4,8 ± 0,3*	7,6 ± 0,3*	0,5 ± 0,2*	5,5 ± 0,6*	3,1 ± 0,6*
Northland	0,3 ± 0,1	1,0 ± 0,2*	3,5 ± 0,6*	2,3 ± 0,3*	2,7 ± 0,9	3,0 ± 0,5	3,0 ± 0,2*	4,5 ± 0,4*	2,5 ± 0,4	2,2 ± 0,5*	1,5 ± 0,2*	2,1 ± 0,9*	1,8 ± 0,1	2,3 ± 0,3	2,5 ± 0,4*
Nelson	0,1 ± 0,0	0,5 ± 0,1*	1,0 ± 0,2*	0,2 ± 0,1*	0,3 ± 0,1*	0,9 ± 0,1*	1,1 ± 0,1	1,2 ± 0,2*	0,9 ± 0,1*	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1*	2,9 ± 0,9*	0,2 ± 0,0*	3,1 ± 0,4	1,4 ± 0,3
Patriot	0,6 ± 0,1*	0,2 ± 0,0	0,4 ± 0,1*	0,9 ± 0,2*	3,5 ± 0,7*	0,6 ± 0,1*	4,5 ± 0,2*	4,9 ± 0,2*	3,8 ± 0,1*	3,0 ± 0,5*	6,4 ± 0,3*	4,8 ± 0,4	0,7 ± 0,4*	7,0 ± 0,5*	3,3 ± 0,7*
Reka	0,3 ± 0,1	1,3 ± 0,2*	3,7 ± 0,2*	0,9 ± 0,1*	3,5 ± 0,2*	3,8 ± 0,3	2,8 ± 0,3*	6,4 ± 0,4*	2,8 ± 0,3	3,1 ± 0,2*	6,0 ± 0,5*	3,6 ± 0,3	1,7 ± 0,2	0,9 ± 0,1*	3,8 ± 0,3*
Rubel	0,4 ± 0,1*	1,0 ± 0,2*	2,0 ± 0,2	3,4 ± 0,3*	4,7 ± 0,4*	8,0 ± 0,6*	4,3 ± 0,2*	8,1 ± 0,4*	4,3 ± 0,3*	4,4 ± 0,6*	7,8 ± 0,4*	2,3 ± 0,2*	3,0 ± 0,4*	4,3 ± 0,5*	3,0 ± 0,4*
Weymouth	0,3 ± 0,1	1,2 ± 0,2*	3,8 ± 0,3*	6,1 ± 0,4*	3,3 ± 0,2*	2,6 ± 0,2*	8,0 ± 0,5*	6,8 ± 0,4*	4,5 ± 0,3*	3,6 ± 0,2*	5,4 ± 0,2*	3,0 ± 0,5*	2,0 ± 0,2	14,0 ± 1,0*	3,0 ± 0,5*
Средняя	0,3 ± 0,1	0,7 ± 0,3	1,4 ± 0,7	1,4 ± 0,9	2,2 ± 0,8	2,4 ± 1,2	2,5 ± 1,2	3,6 ± 1,4	2,1 ± 0,9	2,1 ± 1,5	3,4 ± 1,6	3,4 ± 1,2	1,3 ± 0,6	3,5 ± 2,0	2,1 ± 0,7
НСР	0,16	0,23	0,46	0,47	0,85	0,55	0,49	0,56	0,41	0,42	0,41	0,74	0,53	1,00	0,98

Примечание. Здесь и в табл. 2, 6* – статистически значимые различия.

уровне у 5-летних растений сортов Bluecrop, Bluerose и Carolinablue (2003 г.). У остальных сортов голубики урожайность увеличилась в 1,5–10,0 раза, составив от 0,3 (Hardyblue) до 2,0 (Earliblue) кг/раст. В 6-летнем возрасте средняя урожайность сортов Bluecrop, Denise Blue, Earliblue, Northland, Reka, Rubel и Weymouth составила $\geq 2,0$ кг/раст., у других сортов данный показатель был значительно ниже. По сравнению с предыдущим сезоном урожайность 7-летних растений у 40 % сортов голубики незначительно снизилась, у 35 % увеличилась, а у 25 % осталась на том же уровне. В следующем сезоне (2006 г.) урожайность существенно возросла почти у всех сортов, кроме Weymouth, продуктивность которого снизилась с 6,1 до 3,3 кг/раст. Несмотря на это, величина урожайности 8-летних растений сорта Weymouth была на 52 % выше, чем средняя урожайность голубики за сезон, и уступала лишь 5 сортам: Elizabeth, Northblue, Patriot, Reka, Rubel. В последующие 3 года показатели урожайности голубики в целом повышались.

Таким образом, подавляющее число сортов голубики вступили в стадию плодоношения в 4-летнем возрасте. Началом вступления голубики высокорослой в стадию промышленного плодоношения можно считать 6-летний возраст растений, так как именно в этом возрасте они начали продуцировать около 2 кг ягод, что, по нашему мнению, является вполне адекватным показателем для данной культуры.

Урожайность. Сорта голубики сильно разнятся по продуктивности (табл. 2). Самый высокий показатель средней урожайности (5,1 кг/раст.) у североамериканского сорта Weymouth. На 10 % меньше урожайность (4,6 кг/раст.) у сорта Rubel, отобранного в США из естественных популяций голубики щитковой (*V. corymbosum*). По-видимому, высокая ягодная продуктивность данного сорта позволяла широко использовать его в селекции в качестве донора этого важного хозяйственно-биологического признака. Достаточно высокие показатели урожайности характерны для сортов Denise Blue, Northblue, Northcountry, Patriot и Reka – 3,3–3,4 кг/раст. Кроме выше-

Т а б л и ц а 2. Показатели многолетней урожайности и массы одного плода голубики высокорослой разных сортов в условиях центральной агроклиматической области Беларуси (Ганцевичи)

T a b l e 2. Indicators of long-term yield and weight of one fruit of highbush blueberries cultivars in conditions of the central agroclimatic region of Belarus (Gantsevichi)

Сорт	Суммарная урожайность, кг/раст.	Средняя урожайность, кг/раст.			Средняя масса одного плода, г	
		$\bar{x} \pm m_x$	$V, \%$	отклонение, %	$\bar{x} \pm m_x$	$V, \%$
Bluecrop (st)	30,7	2,3 ± 0,7	46	–	2,1 ± 0,2	17
Blueray	23,8	1,7 ± 0,5	42	–26	2,0 ± 0,3	23
Bluerose	6,6	0,5 ± 0,2*	58	–78	1,8 ± 0,2*	13
Bluetta	33,3	2,5 ± 1,0	57	+9	1,5 ± 0,2*	16
Carolinablue	6,0	0,4 ± 0,2*	52	–83	1,7 ± 0,2*	15
Coville	26,5	2,0 ± 0,6	42	–13	2,0 ± 0,1	9
Croatan	21,8	1,6 ± 0,9	81	–30	1,3 ± 0,2*	20
Darrow	18,5	1,4 ± 0,4	37	–39	2,0 ± 0,2	11
Denise Blue	44,2	3,3 ± 1,1	50	+43	2,1 ± 0,3	22
Duke	30,9	2,3 ± 1,2	75	0	1,9 ± 0,2	16
Earliblue	29,0	2,1 ± 0,6	40	–9	1,7 ± 0,2*	15
Elizabeth	33,3	2,4 ± 0,9	57	+4	1,9 ± 0,2	13
Hardyblue	23,9	1,8 ± 0,6	51	–22	1,3 ± 0,1*	15
Herbert	21,2	1,6 ± 0,7	67	–30	2,0 ± 0,3	20
Jersey	37,6	2,8 ± 0,8	43	+22	1,3 ± 0,2*	21
Northblue	43,5	3,3 ± 1,9	84	+43	2,0 ± 0,2	14
Northcountry	43,4	3,3 ± 1,8	80	+43	0,8 ± 0,1*	17
Northland	35,2	2,6 ± 0,5	29	+13	1,3 ± 0,2*	18
Nelson	15,0	1,1 ± 0,6*	83	–52	1,9 ± 0,2*	17
Patriot	44,6	3,4 ± 1,5	65	+48	2,3 ± 0,2*	13
Reka	44,6	3,3 ± 1,1	49	+43	1,8 ± 0,1*	16
Rubel	60,9	4,6 ± 1,4*	45	+100	0,9 ± 0,1*	15
Weymouth	67,5	5,1 ± 2,2*	63	+122	1,5 ± 0,3*	29
НСР			1,21			0,20

названных культиваров, показатель средней урожайности составил > 2 кг/раст. для сортов Bluecrop, Bluetta, Duke, Earliblue, Elizabeth, Jersey и Northland, для остальных исследуемых таксонов – $\leq 2,0$ кг/раст. Следует отметить, что низкие показатели урожайности отмечены для сортов австралийской селекции Bluerose и Carolinablue – 0,5 и 0,4 кг/раст. соответственно.

В условиях Норвегии сорт Bluerose также был самым низкопродуктивным, его урожайность составляла 0,2 кг/раст., что в 2,5 раза ниже, чем в условиях Беларуси. В 2,9 раза меньше оказалась урожайность самого распространенного в мире сорта голубики Bluecrop (0,8 кг/раст.). Наиболее урожайным в данном регионе является сорт Reka (2,0 кг/раст.) [8].

В Латвии средняя урожайность сорта Bluecrop составляла 1,8 кг/раст. [18], что значительно ниже полученных нами данных. Ягодная продуктивность сортов Patriot (4,2 кг/раст.) и Northland (3,5 кг/раст.) несколько выше, чем в условиях Беларуси, в то же время урожайность сортов Jersey, Blueray и Northblue существенно ниже – 0,9; 1,2 и 1,6 кг/раст. соответственно.

В центральной части Польши при оценке урожайности 21 сорта голубики максимальная урожайность (3,2 кг/раст.), так же как и в наших исследованиях, отмечена у сорта Weymouth [14], однако продуктивность данного сорта на 1,9 кг меньше, чем в Беларуси. В Польше более низкая урожайность у сортов Earliblue (1,8 кг/раст.) и Jersey (1,9 кг/раст.), а более продуктивны сорта Bluecrop, Coville, Darrow и Herbert – 2,7; 2,4; 2,0 и 2,2 кг/раст. соответственно.

В условиях Чехии при оценке урожайности 28 сортов голубики высокорослой F. Paprstein и J. Ludvikova [26] установили, что наиболее урожайным является сорт Bluecrop (6,9 кг/раст.). Эти данные в 3 раза превышали полученные нами показатели. Продуктивность наименее урожайного для Чехии сорта Earliblue составила 1,7 кг/раст., что в 1,3 раза меньше, чем в условиях Беларуси.

Сравнение данных об урожайности североамериканских сортов голубики в условиях Беларуси и США (табл. 3) показало, что в штате Огайо ягодная продуктивность сортов Bluecrop, Blueray, Bluetta, Coville, Darrow и Herbert значительно выше, чем в пункте интродукции. Урожайность сортов Jersey и Northland сопоставима, а сорт Patriot в Беларуси более урожайный, чем в штате Огайо [7].

Таблица 3. Сравнительная оценка урожайности сортов голубики высокорослой в условиях Беларуси и США [7]

Table 3. Comparative assessment of yields of highbush blueberry cultivars in Belarus and USA [7]

Сорт	Средняя урожайность, кг/раст.			
	Беларусь		США	
	1–4-й год	5–8-й год	1–4-й год	5–8-й год
Bluecrop	1,0	2,3	1,1	4,1
Blueray	0,7	2,3	2,0	4,9
Bluetta	0,8	2,2	1,9	3,8
Coville	0,7	2,9	0,9	4,0
Darrow	0,5	1,6	1,9	4,4
Herbert	0,9	2,6	2,7	4,2
Jersey	1,0	3,2	1,1	3,3
Northland	1,8	3,3	1,4	3,9
Patriot	0,5	3,4	0,9	0,9

Известно, что урожайность культивируемых растений определяется их генотипическими особенностями и условиями возделывания. В данных исследованиях на фоне общности агроэкологических условий для всех сортов основным фактором, определяющим урожайность каждого из них, являлась индивидуальная способность культивара использовать природный потенциал среды обитания для формирования урожая. Это позволило разделить сорта на следующие группы [23]:

высокоурожайные (урожайность превышает продуктивность стандартного сорта (Bluecrop) на 35 %) – сорта Denise Blue, Northblue, Northcountry, Patriot, Reka, Rubel, Weymouth;

урожайные (урожайность превышает продуктивность стандартного сорта на 15–34 %) – сорт Jersey;

среднеурожайные (урожайность на уровне урожайности стандартного сорта или превышает ее не более чем на 15 %) – сорта Bluetta, Duke, Elizabeth, Northland;

малоурожайные (урожайность на 5–25 % ниже урожайности стандартного сорта) – сорта Coville, Earliblue, Hardyblue;

низкоурожайные (урожайность более чем 25 % ниже урожайности стандартного сорта) – сорта Blueray, Bluerose, Carolinablue, Croatan, Darrow, Herbert, Nelson.

Изменчивость плодоношения. Анализ динамики урожайности голубики показывает, что всем сортам голубики свойственна периодичность плодоношения (см. табл. 1). Однако характер проявления изменчивости плодоношения у исследуемых таксонов разный. Наиболее сильно выраженная периодичность плодоношения у сорта Northblue, колебания его средней урожайности составили от 0,5 кг/раст. в 2007 и 2011 гг. до 7,8 кг/раст. в 2013 г., о чем свидетельствуют самые высокие показатели вариации (84 %) (см. табл. 2) и среднего многолетнего индекса периодичности плодоношения (55,9 %) (табл. 4). Сильная вариабельность плодоношения характерна также для сортов Croatan, Northcountry и Nelson – 0,1–4,0; 0,5–7,9 и 0,2–3,1 кг/раст. соответственно. Самый регулярный характер плодоношения у среднеурожайного сорта Northland (пределы варьирования урожайности – от 1,5 кг/раст. в 2012 г. до 4,5 кг/раст. в 2009 г.), на что указывает наиболее низкий средний многолетний индекс периодичности плодоношения (12,4 %). Также относительно стабильно плодоносили сорта Blueray, Carolinablue, Coville, Darrow, Jersey и Rubel.

Т а б л и ц а 4. Индексы периодичности плодоношения сортов голубики высокорослой, %

Table 4. Indices of the fruiting periodicity of highbush blueberry cultivars, %

Сорт	2004/ 2005	2005/ 2006	2006/ 2007	2007/ 2008	2008/ 2009	2009/ 2010	2010/ 2011	2011/ 2012	2012/ 2013	2013/ 2014	2014/ 2015	2015/ 2016	Средний много- летний индекс
Bluecrop (st)	-24,3	15,2	30,0	-40,0	21,0	2,1	-54,8	69,6	4,9	-45,8	31,9	-37,8	31,4
Blueray	6,7	33,3	11,1	-5,3	34,5	-39,6	-10,3	-27,8	-15,0	2,9	10,0	-26,0	18,5
Bluerose	-20,0	33,3	20,0	0,0	14,3	-14,3	-71,0	83,3	-69,2	20,0	40,0	-16,6	33,5
Bluetta	42,9	11,8	5,0	-7,7	21,7	-14,3	16,0	13,4	19,1	-77,8	72,0	-34,4	28,0
Carolinablue	0,0	20,0	33,3	-50,0	33,3	11,1	0,0	-25,0	-20,0	50,0	7,7	-12,5	21,9
Coville	-30,4	50,0	18,6	-6,1	-10,7	0,0	-47,1	42,9	4,3	-37,1	21,4	-9,7	23,2
Croatan	-60,0	83,3	12,0	30,0	-15,6	-31,0	-81,8	86,7	48,1	-81,8	79,5	-6,1	51,3
Darrow	-33,3	33,3	9,1	25,0	2,4	-31,2	8,3	10,3	15,8	-41,9	18,2	13,3	20,2
Denise Blue	-14,3	33,3	14,3	-29,0	29,0	-14,3	-20,0	59,6	-28,4	-17,3	11,4	-30,0	25,1
Duke	5,9	28,0	-28,0	18,2	23,5	0,0	-31,2	67,6	2,6	-48,1	27,6	-37,0	26,5
Earliblue	-23,5	3,7	31,7	-38,5	50,0	-41,2	-15,4	43,6	-9,8	-21,0	37,5	-24,5	28,4
Elizabeth	-5,3	59,1	17,6	-13,6	-4,1	-27,3	4,8	-46,7	63,6	-65,9	61,1	-28,9	33,2
Hardyblue	25,0	31,0	17,4	0,0	8,3	-46,8	-57,1	72,7	-24,0	-31,9	15,8	-25,7	29,6
Herbert	11,1	64,3	-27,8	42,2	7,2	-60,9	-80,0	91,7	-4,5	-20,0	6,7	-23,0	36,6
Jersey	7,1	28,6	1,8	15,1	-2,7	15,3	-34,2	29,4	-6,0	-50,0	10,3	17,9	18,2
Northblue	17,2	35,8	-75,6	23,1	79,2	-84,0	85,7	-50,0	26,8	-80,0	86,4	-27,7	55,9
Northcountry	20,0	45,4	-17,0	-21,4	64,5	-56,9	69,9	-24,4	22,6	-87,7	83,3	-27,9	45,1
Northland	-21,1	8,0	5,3	0,0	20,0	-28,6	-6,4	-18,9	-16,7	-7,7	12,1	4,2	12,4
Nelson	-66,7	20,0	50,0	10,0	4,3	-14,3	-28,6	16,7	61,1	-87,1	87,9	-37,8	40,4
Patriot	38,5	59,1	-70,7	76,5	4,2	-12,6	-11,8	36,2	-14,3	-74,5	81,8	-35,9	43,0
Reka	-60,9	59,1	4,1	-15,2	39,1	-39,1	6,0	31,9	-25,0	-35,8	-30,8	61,7	34,0
Rubel	25,9	16,0	25,9	-30,1	30,6	-30,6	1,1	27,9	-54,5	13,2	17,8	-17,8	24,3
Weymouth	23,2	-29,8	-11,8	50,1	-8,1	-20,4	-11,1	20,0	-28,6	-20,0	75,0	-64,7	30,2

В зависимости от величины индекса периодичности исследуемые сорта голубики были разделены на следующие группы [24]:

регулярно плодоносящие (до 20 %) – сорта Blueray, Northland, Jersey;

относительно регулярно плодоносящие (21–40 %) – сорта Bluecrop, Bluerose, Bluetta, Coville, Carolinablue, Darrow, Denise Blue, Duke, Earliblue, Elizabeth, Hardyblue, Herbert, Reka, Rubel, Weymouth;

со средней периодичностью плодоношения (41–60 %) – сорта Croatan, Northblue, Northcountry, Nelson, Patriot.

Полевые наблюдения, а также сравнительный анализ продуктивности голубики и метеорологических условий в период исследований показали, что предпосылками для снижения урожайности и, соответственно, нерегулярного плодоношения следует считать погодные условия, а именно возвратные морозы и засушливые периоды. Из данных, представленных в табл. 5, видно, что сезонам с более низкой урожайностью предшествовали зимы, во время которых подмерзала генеративная сфера голубики, и/или засушливые периоды во второй половине лета.

Т а б л и ц а 5. Зависимость средней урожайности голубики высокорослой от числа вымерзших почек и суммы осадков в июле и августе
 Table 5. Average yield of highbush blueberries dependence on the number of dead buds and the amount of precipitation in July and August

Показатель	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	Коэффициент корреляции
Средняя урожайность, кг/раст.	0,3	0,7	1,4	1,4	2,2	2,4	2,5	3,6	2,1	2,1	3,4	3,4	1,3	3,5	2,1	
Среднее число вымерзших почек, %	0	36	0	58	19	14	0	0	12	20	7	0	0	0	0	-0,52
Сумма осадков в июле и августе, мм	133	258	156	136	269	285	193	137	168	198	216	84	118	67	171	0,36
% осадков от климатической нормы	87	191	102	89	176	186	126	90	110	129	141	55	77	44	112	0,36

Гибель 58 % цветковых почек от возвратного мороза зимой 2004–2005 гг. привела к тому, что средняя урожайность голубики, вместо того чтобы существенно увеличиться, осталась на уровне прошлого сезона, так как растения голубики к этому времени сформировали хорошо развитую крону и вступили в стадию промышленного плодоношения. При этом урожайность высокопродуктивных сортов, таких как Bluecrop, Denise Blue, Earliblue, Northland и Reka, в 2005 г. снизилась в 1,3–4,1 раза по сравнению с прошедшим годом. Анализ корреляционной связи продуктивности голубики и числа погибших цветковых почек выявил наличие достаточно тесной отрицательной зависимости ($r = -0,52$), свидетельствующей о том, что чем сильнее подмерзает генеративная сфера голубики, тем ниже урожайность. Это обусловлено тем, что цветковые почки голубики высокорослой обладают относительно коротким периодом органического покоя (1,5 мес.), который заканчивается к концу декабря. Наблюдаемые в Беларуси ежегодные оттепели, особенно во второй половине зимы, способствовали снижению морозостойкости генеративной сферы голубики, а резкие возвратные морозы повреждали пробудившиеся цветковые почки. Это приводило к снижению урожайности голубики, а у некоторых сортов – к отсутствию плодоношения, так как гибель генеративных почек достигала 100 % [27]. В такой низкоурожайный год у растений голубики наблюдался сильный вегетативный рост с формированием большого числа хорошо облиственных побегов и последующей закладкой на них генеративных почек. В следующем сезоне растения испытывали высокую нагрузку урожаем и, кроме роста и развития плодов, должны были обеспечить питательными веществами рост вегетативных органов, закладку цветковых почек урожая будущего года, а также отложение запасов питательных веществ на зиму. Таким образом, в годы с обильным урожаем зреющие плоды истощали растение и тем самым тормозили процесс формирования цветковых почек и даже блокировали его. Ингибирующее действие плодов проявляется в изменении морфогенеза апекса побегов под влиянием регуляторов роста, синтезирующихся в семенах и обладающих гиббереллиновой активностью [28]. Нехватка питательных веществ в это время приводила к слабому вегетативному росту, т. е. к формированию небольшого числа слабо облиственных коротких побегов. В свою очередь слабый ассимиляционный аппарат обуславливал скудное обеспечение пластическими веществами растущих плодов и корневой системы и, как следствие, слабое их развитие. Закладка цветковых почек идет только после накопления корнями и другими органами растения необходимого уровня ассимилянтов [29]. В итоге в следующем сезоне формируется низкая урожайность и, соответственно, происходит интенсивный вегетативный рост. Таким образом, возникает циклическое плодоношение с чередованием высокоурожайных и низкоурожайных лет.

Второй предпосылкой снижения продуктивности голубики и, соответственно, возникновения периодичности ее плодоношения является часто наблюдаемая в Беларуси засуха во второй половине лета – начале осени. Оценка корреляционной зависимости между урожайностью и количеством осадков в июле и августе предшествовавшего плодоношению года выявила положительную связь ($r = 0,36$), указывающую на то, что чем меньше выпадает осадков во время закладки генеративных почек, тем ниже урожайность голубики в будущем сезоне. Особенно хорошо заметно отрицательное влияние засухи на будущий урожай в годы, когда цветковые почки не повреждались возвратными морозами (2014, 2016 гг.). Недостаток почвенной влаги способствовал снижению интенсивности фотосинтеза и всех обменных процессов растения, в том числе в почках [28]. Засуха во второй половине лета приводила к слабой закладке цветковых почек и, соответственно, к низкой урожайности в следующем сезоне. Такая критическая ситуация в некоторые вегетационные периоды (2002/2003, 2005/2006, 2009/2010 гг.) усугублялась одновременным совмещением засухи и чрезмерного числа формирующихся плодов.

Масса плода является важным оценочным критерием качества ягодной продукции. Сопоставление средних многолетних значений этого показателя указывает на то, что наиболее крупные плоды (2,3 г) продуцирует сорт Patriot (см. табл. 2). Достаточно крупные ягоды характерны для сортов Bluecrop, Denise Blue (2,1 г) и Blueray, Coville, Darrow, Herbert, Northblue (2,0 г). Мелкие ягоды формируют сорта Northcountry (0,8 г) и Rubel (0,9 г). Средняя масса одной ягоды остальных исследуемых таксонов – 1,3–1,9 г.

Анализ динамики массы плода по годам исследований показывает, что ее значения сильно варьируются (табл. 6). При этом в наибольшей степени масса ягоды изменялась у высокоурожайного сорта Weymouth (от 0,9 г в 2014 г. до 2,1 г в 2007 г., т. е. в 2,3 раза), о чем также свидетельствует самый высокий коэффициент вариации (29 %) для данного сорта. Наиболее одномерными плодами в период исследований характеризовался сорт Coville: пределы варьирования – от 1,6 г (2003 г.) до 2,5 г (2005 г.), коэффициент вариации – 9 %.

В период исследований также значительно различались погодные условия (табл. 7) и урожайность голубики, что оказывало влияние на размер формирующихся плодов. С целью определения ключевого фактора, оказывающего наибольшее влияние на массу плода голубики, нами рассчитаны коэффициенты парной корреляции (табл. 8). В результате установлена тесная положительная зависимость массы плода от среднесуточной температуры воздуха ($r = 0,83–0,97$) и суммы температур в период его роста и созревания (июнь) для 21 сорта ($r = 0,86–0,99$), слабая – для 2 культиваров голубики ($r = 0,31–0,32$). Определена плотная положительная корреляционная зависимость величины плода от суммы осадков ($r = 0,97–0,99$) для 7 сортов голубики (Blueray, Denise Blue, Earliblue, Elizabeth, Herbert, Reka, Rubel). При этом следует отметить, что не установлено зависимости массы плода от гидротермического коэффициента увлажнения Селянинова (ГТК), отражающего увлажненность сезона с учетом его температурного режима, в том числе и для 7 вышеперечисленных сортов голубики.

В то же время не установлено сопряженной зависимости между урожайностью и размером ягод. По-видимому, это обусловлено тем, что сама урожайность, как и величина плода, определяется одними и теми же факторами, среди которых обеспеченность теплом, питательными веществами, влагой и др.

Сравнительный анализ массы плода интродуцированных в Беларуси сортов голубики с такой в условиях их родины и соседних с Беларусью стран не выявил существенных отклонений [30]. В то же время прослеживалась зависимость уменьшения массы плода с продвижением по регионам с юга на север, что подтверждает установленную нами зависимость массы плода голубики от термообеспеченности периода его роста.

Рост и развитие разных сортов голубики осуществлялись в идентичных экологических условиях, и основным фактором, определяющим формирование плодов, являлась индивидуальная особенность сорта. Это позволило расположить сорта голубики в порядке снижения массы плода в следующей последовательности: Patriot > Bluecrop = Denise Blue > Blueray = Coville = Darrow = Herbert = Northblue > Duke = Elizabeth = Nelson > Bluerose = Reka > Carolinablue = Earliblue > Bluetta = Weymouth > Croatan = Hardyblue = Jersey = Northland > Rubel > Northcountry. Классификация сортов голубики на группы по массе плода выполнена нами ранее [30].

Таблица 6. Динамика массы плода голубики высокорослой разных сортов в условиях центральной агроклиматической области Беларуси (Ганцевичи), г
 Table 6. Dynamics of the fruit weight of highbush blueberry different cultivars under the conditions of the central agrolimatic region of Belarus (Gantsevichi), g

Сорт	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Bluecrop (st)	2,5 ± 0,1	2,3 ± 0,1	2,0 ± 0,1	2,1 ± 0,1	1,8 ± 0,1	1,8 ± 0,0	2,2 ± 0,0	1,9 ± 0,0	2,0 ± 0,1	2,5 ± 0,1	1,9 ± 0,1	2,6 ± 0,0	1,8 ± 0,1	1,5 ± 0,1	2,4 ± 0,1
Blueyay	2,4 ± 0,1	2,0 ± 0,2*	1,6 ± 0,1*	2,2 ± 0,5	2,1 ± 0,2*	2,3 ± 0,3*	2,4 ± 0,3*	2,6 ± 0,3*	1,7 ± 0,2*	2,4 ± 0,2	1,7 ± 0,1*	2,0 ± 0,1*	1,3 ± 0,0*	1,7 ± 0,1	1,4 ± 0,0*
Bluerose	2,1 ± 0,1*	2,0 ± 0,1*	1,9 ± 0,1	1,7 ± 0,0*	1,8 ± 0,1	1,9 ± 0,1	2,0 ± 0,0	1,8 ± 0,0	1,8 ± 0,0*	1,7 ± 0,1*	1,7 ± 0,0*	1,5 ± 0,1*	1,2 ± 0,3*	1,9 ± 0,1*	1,9 ± 0,2*
Bluetta	1,6 ± 0,2*	1,3 ± 0,1	1,2 ± 0,1*	1,2 ± 0,1*	1,3 ± 0,1*	1,6 ± 0,1	1,8 ± 0,1*	1,3 ± 0,2*	1,4 ± 0,1*	1,5 ± 0,2*	1,7 ± 0,0*	1,8 ± 0,2*	1,5 ± 0,2*	1,1 ± 0,1*	1,7 ± 0,0*
Carolinablue	2,0 ± 0,1*	1,7 ± 0,1*	1,7 ± 0,1*	1,6 ± 0,0*	1,6 ± 0,1*	2,1 ± 0,0*	1,7 ± 0,0*	2,0 ± 0,0	1,7 ± 0,0*	1,7 ± 0,0*	1,2 ± 0,1*	1,4 ± 0,0*	1,8 ± 0,2	1,7 ± 0,0	1,6 ± 0,1*
Coville	1,8 ± 0,1*	1,6 ± 0,1*	1,9 ± 0,1	2,5 ± 0,1*	2,2 ± 0,1*	2,3 ± 0,0*	1,9 ± 0,1*	2,3 ± 0,1*	2,0 ± 0,0	2,1 ± 0,1*	1,9 ± 0,0	2,1 ± 0,1*	1,8 ± 0,2	1,8 ± 0,1*	2,0 ± 0,1*
Croatian	1,5 ± 0,2*	1,3 ± 0,1*	1,4 ± 0,0*	1,3 ± 0,0*	1,6 ± 0,0	1,1 ± 0,1*	1,3 ± 0,1*	1,7 ± 0,1	1,5 ± 0,0*	1,0 ± 0,0*	0,9 ± 0,0*	1,2 ± 0,0*	1,6 ± 0,1	1,1 ± 0,1*	1,2 ± 0,1*
Darrow	2,4 ± 0,1	2,1 ± 0,1*	1,8 ± 0,1	1,6 ± 0,0*	2,2 ± 0,0*	1,8 ± 0,1	2,1 ± 0,0	2,3 ± 0,0*	2,0 ± 1,0	2,2 ± 0,0*	1,8 ± 0,1	1,9 ± 0,1*	1,6 ± 0,1	2,2 ± 0,2*	2,0 ± 0,1*
Denise Blue	2,5 ± 0,2	2,0 ± 0,1*	1,9 ± 0,1	2,3 ± 0,1	1,9 ± 0,1*	2,1 ± 0,1*	2,0 ± 0,0	1,9 ± 0,1	2,1 ± 0,1	1,2 ± 0,1*	1,8 ± 0,1	3,0 ± 0,1*	1,8 ± 0,1	2,2 ± 0,3*	2,3 ± 0,3
Duke	1,7 ± 0,2*	1,6 ± 0,2*	1,7 ± 0,1*	2,1 ± 0,2	1,9 ± 0,1*	2,1 ± 0,1*	2,2 ± 0,1	2,2 ± 0,1*	2,1 ± 0,1	2,0 ± 0,0*	1,4 ± 0,1*	1,9 ± 0,0*	1,7 ± 0,1	1,5 ± 0,1	2,2 ± 0,1
Earliblue	2,1 ± 0,1*	1,8 ± 0,1*	1,5 ± 0,1*	1,5 ± 0,1*	1,6 ± 0,1	2,0 ± 0,1*	1,8 ± 0,1*	1,9 ± 0,1	1,4 ± 0,1*	1,5 ± 0,0*	1,5 ± 0,0*	2,2 ± 0,0*	1,8 ± 0,1	1,6 ± 0,1	1,5 ± 0,2*
Elizabeth	1,8 ± 0,0*	2,0 ± 0,1*	2,1 ± 0,2	2,5 ± 0,0*	2,2 ± 0,0*	1,7 ± 0,0	2,0 ± 0,1	2,1 ± 0,1	2,0 ± 0,1	1,4 ± 0,1*	1,9 ± 0,1	1,8 ± 0,0*	1,9 ± 0,1	1,9 ± 0,1*	1,4 ± 0,1*
Hardyblue	1,4 ± 0,1*	1,4 ± 0,1*	1,1 ± 0,0*	1,5 ± 0,0*	1,3 ± 0,0*	1,3 ± 0,1*	1,4 ± 0,1*	1,5 ± 0,1*	1,3 ± 0,0*	1,2 ± 0,0*	0,9 ± 0,1*	1,4 ± 0,0*	1,3 ± 0,0*	1,0 ± 0,1*	1,1 ± 0,0*
Herbert	–	2,2 ± 0,2	1,4 ± 0,1*	1,9 ± 0,1	2,2 ± 0,0*	2,4 ± 0,1*	2,3 ± 0,1	2,1 ± 0,3	1,8 ± 0,1*	2,7 ± 0,1*	1,7 ± 0,2	2,5 ± 0,1	1,7 ± 0,1	1,4 ± 0,1	2,2 ± 0,0
Jersey	1,5 ± 0,0*	1,4 ± 0,2*	1,2 ± 0,1*	1,6 ± 0,0*	1,5 ± 0,0*	1,5 ± 0,0*	1,2 ± 0,6*	1,4 ± 0,0*	1,4 ± 0,1*	1,3 ± 0,0*	1,0 ± 0,1	1,2 ± 0,0*	1,0 ± 0,1*	0,6 ± 0,0*	1,0 ± 0,1*
Northblue	2,3 ± 0,3	2,0 ± 0,1*	2,0 ± 0,1	1,9 ± 0,2	1,7 ± 0,1	1,9 ± 0,1	1,7 ± 0,1*	2,2 ± 0,0*	2,0 ± 0,0	1,8 ± 0,0*	2,0 ± 0,0	2,5 ± 0,1	2,0 ± 0,1	1,6 ± 0,1	1,7 ± 0,1*
Northcountry	0,8 ± 0,0*	0,8 ± 0,1*	0,7 ± 0,1*	0,6 ± 0,0*	0,8 ± 0,0*	0,7 ± 0,0*	0,8 ± 0,1*	0,5 ± 0,0*	0,9 ± 0,0*	0,8 ± 0,0	0,8 ± 0,0	1,0 ± 0,0*	0,8 ± 0,1*	0,7 ± 0,0*	0,8 ± 0,0*
Northland	1,5 ± 0,2*	1,2 ± 0,1*	1,0 ± 0,1*	0,9 ± 0,1*	1,4 ± 0,1*	1,2 ± 0,1*	1,5 ± 0,1*	1,4 ± 0,1*	1,7 ± 0,1*	1,3 ± 0,1*	1,3 ± 0,0	1,6 ± 0,2*	0,9 ± 0,1*	1,1 ± 0,1*	1,3 ± 0,1*
Nelson	2,0 ± 0,1*	1,9 ± 0,1*	1,7 ± 0,1*	1,6 ± 0,1*	2,1 ± 0,1*	2,0 ± 0,1*	1,7 ± 0,0*	2,2 ± 0,1	1,8 ± 0,0*	2,4 ± 0,0	1,5 ± 0,1	2,2 ± 0,1*	1,5 ± 0,1*	1,7 ± 0,1	1,6 ± 0,1*
Patriot	2,2 ± 0,2	2,0 ± 0,3*	2,1 ± 0,1	1,8 ± 0,1*	2,1 ± 0,1*	2,5 ± 0,1*	2,2 ± 0,1	2,5 ± 0,1*	2,1 ± 0,0	3,0 ± 0,1*	2,1 ± 0,1	2,8 ± 0,0*	2,4 ± 0,1*	2,2 ± 0,1*	2,7 ± 0,1*
Reka	2,1 ± 0,1*	1,8 ± 0,1*	1,7 ± 0,1*	1,9 ± 0,1	1,8 ± 0,1	1,8 ± 0,1	1,7 ± 0,1*	1,9 ± 0,1	1,7 ± 0,1*	1,8 ± 0,1*	1,7 ± 0,1	1,6 ± 0,1*	1,8 ± 0,0	1,6 ± 0,1	2,1 ± 0,2*
Rubel	1,0 ± 0,1*	0,9 ± 0,1*	0,7 ± 0,0*	0,8 ± 0,1*	1,1 ± 0,0*	0,9 ± 0,1*	1,0 ± 0,0*	0,6 ± 0,1*	0,8 ± 0,0*	0,9 ± 0,0*	0,9 ± 0,0	0,9 ± 0,0*	0,8 ± 0,0*	0,7 ± 0,0*	1,0 ± 0,0*
Weymouth	1,6 ± 0,2*	1,2 ± 0,0*	1,1 ± 0,1*	1,2 ± 0,1*	1,1 ± 0,1*	2,1 ± 0,1*	1,8 ± 0,1*	1,8 ± 0,2	1,2 ± 0,1*	1,7 ± 0,2*	1,1 ± 0,2	1,9 ± 0,1*	0,9 ± 0,0*	1,3 ± 0,2	2,0 ± 0,1*
НСР	0,26	0,22	0,17	0,26	0,17	0,21	0,17	0,22	0,15	0,17	0,14	0,14	0,29	0,23	0,23

Т а б л и ц а 7. Климатические показатели июня в 2002–2016 гг. в г. Ганцевичи

T a b l e 7. June climatic indicators in 2002–2016 in Gantsevichi

Показатель	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Среднесуточная температура воздуха, °С	17,1	15,8	15,1	15,8	16,6	18,7	16,6	16,5	18,4	18,8	16,2	18,5	16,7	17,0	18,4
Сумма осадков, мм	91	527	106	31	59	56	39	154	63	118	117	121	86	47	27
Сумма температур, °С	512	475	454	474	497	552	498	494	588	564	482	557	489	510	552
ГТК Селянинова	1,8	1,1	2,3	0,7	1,2	1,0	0,8	3,1	1,1	2,1	2,4	2,2	1,8	0,9	0,5

Т а б л и ц а 8. Корреляционная зависимость размера ягод голубики высокорослой от урожайности и погодных факторов в период роста плодов

T a b l e 8. The size of highbush blueberry berries yields correlation dependence on the weather factors during the period of fruit growth

Сорт	Урожайность	Среднесуточная температура воздуха	Сумма температур	Сумма осадков	ГТК Селянинова
Bluecrop (st)	-0,39	0,31	0,31	0,15	0,08
Blueray	0,17	0,96	0,99	0,99	-0,16
Bluerose	-0,02	0,97	0,99	-0,01	-0,16
Bluetta	0,40	0,97	0,99	-0,01	-0,16
Carolinablue	0,50	0,97	0,99	0,00	-0,15
Coville	0,31	0,97	0,99	-0,01	-0,16
Croatan	0,33	0,97	0,99	0,00	-0,16
Darrow	0,31	0,97	0,99	-0,01	-0,16
Denise Blue	0,28	0,83	0,86	0,99	-0,17
Duke	0,18	0,97	0,99	-0,01	-0,16
Earliblue	-0,06	0,97	0,99	0,99	-0,16
Elizabeth	0,37	0,97	0,99	0,97	-0,16
Hardyblue	-0,09	0,84	0,87	0,08	-0,07
Herbert	-0,11	0,97	0,99	0,99	-0,16
Jersey	0,46	0,97	0,99	0,00	-0,16
Northblue	0,24	0,97	0,99	-0,01	-0,16
Northcountry	0,47	0,97	0,99	0,01	-0,15
Northland	0,01	0,96	0,99	-0,02	-0,17
Nelson	0,31	0,97	0,99	0,02	-0,14
Patriot	0,49	0,97	0,99	0,00	-0,15
Reka	0,09	0,97	0,99	0,99	-0,16
Rubel	0,45	0,31	0,32	0,98	-0,14
Weymouth	-0,16	0,97	0,99	0,01	-0,14

Заключение. Все исследуемые сорта голубики в условиях Беларуси выполняют свои целевые функции – формируют плоды, что свидетельствует об успешной реализации их адаптационного потенциала в пункте интродукции. Вступление в генеративную фазу развития растений голубики происходит в 4-летнем возрасте, в стадию промышленного плодоношения – в 6-летнем. При этом сорта существенно разнятся по урожайности: более высокой ягодной продуктивностью характеризуются культивары Bluecrop, Bluetta, Denise Blue, Duke, Earliblue, Elizabeth, Jersey, Northblue, Northcountry, Northland, Patriot, Weymouth. Значительных отклонений по урожайности у сортов голубики, интродуцированных в Беларуси, по сравнению с таковыми в условиях их родины, а также соседних стран не установлено.

В различные годы плодоношения урожайность сортов голубики сильно изменяется. Более регулярное плодоношение у сортов Blueray, Northland и Jersey. Изменчивость плодоношения растений голубики вызвана в основном гибелью цветковых почек в зимний период и/или засухой в период их закладки. Для обеспечения регулярного плодоношения голубики агротехнические мероприятия (орошение, подкормки удобрениями, обрезка) должны быть направлены на поддержание ежегодной ростовой активности растений, особенно в сезоны с высокой нагрузкой плодами.

Масса плода голубики высокорослой существенно варьируется в зависимости от сортовой специфики и года плодоношения. Установлена тесная корреляционная зависимость размера ягод от влагообеспеченности в период их роста и особенно от температурного режима.

Благодарности. Автор выражает благодарность кандидату биологических наук Т. В. Курлович и кандидату биологических наук Ф. С. Пятнице за помощь в сборе экспериментальных данных.

Acknowledgements. The author is grateful to Ph. D. (Biol.) T. V. Kurlovich and Ph. D. (Biol.) F. S. Pyatnitsa for help in the experimental data collecting.

Список использованных источников

1. Koziński, B. Wzrost i plonowanie kilku nowych odmian borówki wysokiej w latach pełnego owocowania / B. Kozinski // Uprawa borówki i żurawiny (z elementami ekologii) : międzynarodowa konf. nauk., Skierniewice, 19–22 June 2006 / Inst. Sadownictwa i Kwiaciarnictwa. – Skierniewice, 2006. – S. 31–37.
2. Yang, W. Q. Blueberries in the Northwest, USA / W. Q. Yang // Blueberries for growers, gardeners, promoters / ed. N. F. Childers, P. M. Lyrene. – Florida, Gainesville, 2006. – P. 206–208.
3. Longstroth, M. Blueberries in Michigan, USA / M. Longstroth // Blueberries for growers, gardeners, promoters / ed. N. F. Childers, P. M. Lyrene. – Florida, Gainesville, 2006. – P. 198–205.
4. Frecon, J. L. Blueberry marketing in North America / J. L. Frecon // Blueberries for growers, gardeners, promoters / ed. N. F. Childers, P. M. Lyrene. – Florida, Gainesville, 2006. – P. 152–158.
5. Strik, B. C. Blueberry production trend in North America – past & future / B. C. Strik // Blueberries for growers, gardeners, promoters / ed. N. F. Childers, P. M. Lyrene. – Florida, Gainesville, 2006. – P. 1–4.
6. Banados, P. Blueberries in Chile / P. Banados, B. Strik // Blueberries for growers, gardeners, promoters / ed. N. F. Childers, P. M. Lyrene. – Florida, Gainesville, 2006. – P. 260–262.
7. Funt, R. C. Highbush blueberry cultivar evaluation. Fruit cultural practices and cultivar trails at Overlook Farm / R. C. Funt, M. C. Schmittgen, J. C. Golden // Ohio State University Horticulture Series. – 1991. – N 612. – P. 13–16.
8. Heiberg, N. First results from cultivar trails with highbush blueberry in Norway / N. Heiberg, E. Stubhaug // Acta Horticulturae. – 2006. – Vol. 715. – P. 307–312. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2006.715.45>
9. Statkevičienė, E. Highbush blueberry cultivars promising in Lithuania / E. Statkevičienė // Metsanduslikud uurimused = Forestry studies. – 1998. – Vol. 30. – P. 180–186.
10. Буткус, В. Ф. Биологическая и биохимическая характеристика голубики высокорослой / В. Ф. Буткус, З. П. Буткене // Тр. Акад. наук Литов. ССР. Сер. С: Биол. науки. – 1987. – Т. 2 (98). – С. 28–36.
11. Данилова, И. А. Интродукция североамериканских сортов клюквы крупноплодной и высокорослой голубики в ГБС АН СССР / И. А. Данилова // Брусничные в СССР: ресурсы, интродукция, селекция : сб. науч. тр. / отв. ред. : А. Б. Горбунов, А. Ф. Черкасов. – Новосибирск, 1990. – С. 175–183.
12. Брыксин, Д. М. Характеристика сортов голубики высокой при возделывании в ЦЧЗ / Д. М. Брыксин // Инновационная деятельность – основа повышения эффективности и модернизации садоводства и ягодоводства в современных условиях : материалы междунар. дистанц. науч.-практ. конф., Мичуринск, 1–15 сент. 2013 г. / редкол. : Ю. В. Трунов (гл. ред.) [и др.]. – Мичуринск ; Воронеж, 2014. – С. 29–31.
13. Суслин, А. А. Голубика высокорослая в ЦЧЗ РФ / А. А. Суслин, А. С. Пчелинцев // Вестн. Мичурин. гос. аграр. ун-та. – 2011. – № 2, ч. 1. – С. 70–73.
14. Przegląd badań nad oceną odmian borówki wysokiej prowadzonych od 1978 roku w Instytucie sadownictwa i kwiaciarnictwa w Skierniewicach / K. Smolarz [i in.] // Uprawa borówki i żurawiny (z elementami ekologii) : międzynarodowa konf. nauk., Skierniewice, 19–22 June 2006 / Inst. Sadownictwa i Kwiaciarnictwa. – Skierniewice, 2006. – S. 21–30.
15. Hancock, J. F. Blueberry culture in North America / J. F. Hancock, A. D. Draper // HortScience. – 1989. – Vol. 24, N 4. – P. 551–556.
16. Lehmushovi, A. Highbush blueberries in Finland / A. Lehmushovi // Metsanduslikud uurimused = Forestry studies. – 1998. – Vol. 30. – P. 102–107.
17. Рипа, А. К. Голубика высокая // Клюква крупноплодная, голубика высокая, брусника / А. К. Рипа, В. Ф. Коломийцева, Б. А. Аудриня ; отв. ред. Т. Ф. Пука. – Рига, 1992. – С. 121–150.
18. Influence of temperature on the productivity of highbush blueberry cultivars / D. Šterne [et al.] // Sodininkystė ir Daržininkystė. – 2011. – Vol. 30, N 2. – P. 77–84.
19. Конобеева, А. Б. Брусничные в Центрально-Черноземном регионе / А. Б. Конобеева. – Мичуринск : Изд-во Мичурин. гос. аграр. ун-та, 2007. – 230 с.
20. Курлович, Т. В. Голубика высокорослая в Беларуси / Т. В. Курлович, В. Н. Босак. – Минск : Беларус. навука, 1998. – 176 с.
21. Курлович, Т. В. Габитус и урожайность зрелых растений сортовой голубики в репродуктивной фазе онтогенеза / Т. В. Курлович // Опыт и перспективы возделывания голубики на территории Беларуси и сопредельных стран : материалы междунар. науч.-практ. конф., Минск, 17–18 июля 2014 г. / Центр. бот. сад НАН Беларуси ; редкол. : В. В. Титок (отв. ред.) [и др.]. – Минск, 2014. – С. 49–56.
22. Ермоленко, А. В. Сортовые особенности сроков созревания и урожайности ягод голубики высокорослой (*Vaccinium corymbosum* L.) в условиях восточной части Беларуси / А. В. Ермоленко, А. Д. Сивцова, Н. В. Костина // Вестн. Белорус. гос. сельскохоз. акад. – 2017. – № 2. – С. 25–29.

23. Програма і методика сортоизучення плодовых, ягодных і орехоплодных культур / под общ. ред. Е. Н. Седова, Т. П. Огальцовой. – Орел : Всерос. науч.-исслед. ин-т селекции плодовых культур, 1999. – 606 с.
24. Ананич, И. Г. Проблема периодичности плодоношения и ее количественное выражение / И. Г. Ананич, А. С. Бруйло, Р. Р. Байтасов // Сельское хозяйство – проблемы и перспективы : сб. науч. тр. / Гродн. гос. аграр. ун-т ; отв. ред. В. К. Пестис. – Гродно, 2003. – Т. 1, ч. 1. – С. 55–58.
25. Мухаметова, С. В. Параметры плодоношения и содержание флавоноидов и аскорбиновой кислоты в плодах голубики (*Vaccinium*) / С. В. Мухаметова, Е. А. Скочилова, Д. В. Протасов // Химия раст. сырья. – 2017. – № 3. – С. 113–121.
26. Paprstein, F. Wstępne wyniki oceny odmian borówki wysokiej w Holowousach / F. Paprstein, J. Ludvikova // Uprawa borówki i żurawiny (z elementami ekologii) : międzynarodowa konf. nauk., Skierniewice, 19–22 June 2006 / Inst. Sadownictwa i Kwaciarnictwa. – Skierniewice, 2006. – S. 138–144.
27. Pavlovski, N. Influence of winter temperatures on the yielding ability of highbush blueberries (*Vaccinium corymbosum* L.) cultivars in Belarus / N. Pavlovski // Int. J. of Fruit Sci. – 2010. – Vol. 10, N 2. – P. 157–165. <https://doi.org/10.1080/1538362.2010.492333>
28. Плодоводство / В. А. Потапов [и др.] ; под ред. В. А. Потапова, Ф. Н. Пильщикова. – М. : Колос, 2000. – 432 с.
29. Плодоводство / В. А. Колесников [и др.] ; под ред. В. А. Колесникова. – М. : Колос, 1979. – 415 с.
30. Павловский, Н. Б. Сравнительная морфологическая характеристика плодов голубики высокорослой (*Vaccinium corymbosum*) интродуцированных в Беларуси сортов / Н. Б. Павловский // Вес. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2016. – № 2. – С. 108–114.

References

- Koziński B. Growth and yielding of several new high blueberry varieties in the years of full fruiting. *Uprawa borówki i żurawiny (z elementami ekologii): międzynarodowa konferencja naukowa (Skierniewice, 19–22 June 2006) = Blueberry and cranberry growing (with ecological aspects): international scientific conference (Skierniewice, 19–22 June 2006)*. Skierniewice, 2006, pp. 31–37 (in Polish).
- Yang W. Q. Blueberries in the Northwest, USA. *Blueberries for growers, gardeners, promoters*. Florida, Gainesville, 2006, pp. 206–208.
- Longstroth M. Blueberries in Michigan, USA. *Blueberries for growers, gardeners, promoters*. Florida, Gainesville, 2006, pp. 198–205.
- Frecon J. L. Blueberry Marketing in North America. *Blueberries for growers, gardeners, promoters*. Florida, Gainesville, 2006, pp. 152–158.
- Strik B. C. Blueberry Production Trend in North America – Past & Future. *Blueberries for growers, gardeners, promoters*. Florida, Gainesville, 2006, pp. 1–4.
- Banados P. Blueberries in Chile. *Blueberries for growers, gardeners, promoters*. Florida, Gainesville, 2006, pp. 260–262.
- Funt R. C., Schmittgen M. C., Golden J. C. Highbush blueberry cultivar evaluation. Fruit cultural practices and cultivar trails at Overlook Farm. *Ohio State University Horticulture Series*, 1991, no. 612, pp. 13–16.
- Heiberg N., Stubhaug E. First results from cultivar trails with highbush blueberry in Norway. *Acta Horticulturae*, 2006, vol. 715, pp. 307–312. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2006.715.45>
- Statkevičienė E. Highbush blueberry cultivars promising in Lithuania. *Metsanduslikud uurimused = Forestry studies*, 1998, vol. 30, pp. 180–186.
- Butkus V. F., Butkene Z. P. Biological and biochemical characteristics of highbush blueberry. *Trudy Akademii nauk Litovskoi SSR. Seriya S, Biologičeskie nauki* [Proceedings of the Academy of Sciences of the Lithuanian SSR. Series C: Biological Sciences], 1987, vol. 2 (98), pp. 28–36 (in Russian).
- Danilova I. A. Introduction of North American varieties of large-billed and high-bilberry cranberries in the SBS of the USSR. *Brusnichnye v SSSR: resursy, introduktsiya, selektsiya: sbornik nauchnykh trudov* [Cowberry in the USSR: resources, introduction, selection: a collection of scientific papers]. Novosibirsk, 1990, pp. 175–183 (in Russian).
- Bryksin D. M. Characteristics of blueberry varieties high when cultivated in TSCH. *Innovatsionnaya deyatel'nost' – osnova povysheniya effektivnosti i modernizatsii sadovodstva i yagodovodstva v sovremennykh usloviyakh: materialy mezhdunarodnoi distantsionnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (Michurinsk, 1–15 sentyabrya 2013 goda)* [Innovative activity is the basis for increasing the effectiveness and modernization of horticulture and grapes in modern conditions: the materials of an international remote scientific and practical conference (Michurinsk, September 1–15, 2013)]. Michurinsk, Voronezh, 2014, pp. 29–31 (in Russian).
- Suslin A. A., Pchelintsev A. S. Blueberry tall in the Russian Federation. *Vestnik Michurinskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of the Michurinsk State Agrarian University], 2011, no. 2, pt. 1, pp. 70–73 (in Russian).
- Smolarz K., Chlebowska D., Krzewińska D., Koziński B. A review of research on the assessment of highbush blueberry cultivars conducted since 1978 at the Institute of fruitgrowing and floriculture in Skierniewice. *Uprawa borówki i żurawiny (z elementami ekologii): międzynarodowa konferencja naukowa (Skierniewice, 19–22 June 2006) = Blueberry and cranberry growing (with ecological aspects): international scientific conference (Skierniewice, 19–22 June 2006)*. Skierniewice, 2006, pp. 21–30 (in Polish).
- Hancock J. F., Draper A. D. Blueberry culture in North America. *HortScience*, 1989, vol. 24, no. 4, pp. 551–556.
- Lehmushovi A. Highbush blueberries in Finland. *Forestry studies = Metsanduslikud uurimused*, vol. 30, 1998, pp. 102–107.

17. Ripa A. K., Kolomiitseva V. F., Audrinya B. A. *Cranberry large-berry, blueberry tall, cranberries*. Riga, Zinatne Publ., 1992. 216 p. (in Russian).
18. Šterne D., Liepniece M., Sausserde R., Āboliņš M. Influence of temperature on the productivity of highbush blueberry cultivars. *Sodininkystē ir Daržininkystē* [Gardening and Growing], 2011, vol. 30, no. 2, pp. 77–84.
19. Konobeeva A. B. *Cowberry's in the Central Black Earth region*. Michurinsk, Michurinsky State Agrarian University Publishing House, 2007. 230 p. (in Russian).
20. Kurlovich T. V., Bosak V. N. *Blueberries tall in Belarus*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 1998. 176 p. (in Russian).
21. Kurlovich T. V. Habit and yield mature plants varietal blueberries in the reproductive phase of ontogenesis. *Opyt i perspektivy vozdelevaniya golubiki na territorii Belarusi i sopredel'nykh stran: materialy mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (17–18 iyulya 2014 goda, Minsk)* [Experience and prospects for the cultivation of blueberries on the territory of Belarus and neighboring countries: materials of the international scientific and practical conference (July 17–18, 2014, Minsk)]. Minsk, 2014, pp. 49–56 (in Russian).
22. Ermolenko A. V., Sivtsova A. D., Kostina N. V. Varietal features of the maturation and yield of blueberry berries of a tall (*Vaccinium corymbosum* L.) in the eastern part of Belarus. *Vestnik Belorusskoi gosudarstvennoi sel'skokhozyaystvennoi akademii = Bulletin of the Belarusian State Agricultural Academy*, 2017, no. 2, pp. 25–29 (in Russian).
23. Sedov E. N., Ogal'tsova T. P. (eds). *Program and methods cultivar fruit, berry and nut crops*. Orel, Publishing house of the All-Russian Scientific Research Institute of Fruit Crop Selection, 1999. 606 p. (in Russian).
24. Ananich I. G., Bruilo A. S., Baitasov R. R. The problem of fruiting periodicity and its quantitative expression. *Sel'skoe khozyaistvo – problemy i perspektivy: sbornik nauchnykh trudov* [Agriculture – problems and prospects: a collection of scientific papers]. Grodno, 2003, vol. 1, pt. 1, pp. 55–58 (in Russian).
25. Mukhametova S. V., Skochilova Ye. A., Protasov D. V. Fruiting parameters and content of flavonoids and ascorbic acid in blueberry fruits (*Vaccinium*). *Khimiya rastitel'nogo syr'ya* [Chemistry of plant raw materials], 2017, no. 3, pp. 113–121 (in Russian).
26. Paprstein F., Ludvikova J. Preliminary results of the assessment of blueberry varieties in Holovously. *Uprawa borówki i żurawiny (z elementami ekologii): międzynarodowa konferencja naukowa (Skierniewice, 19–22 June 2006) = Blueberry and cranberry growing (with ecological aspects): international scientific conference (Skierniewice, 19–22 June 2006)*. Skierniewice, 2006, pp. 138–144 (in Polish).
27. Pavlovski N. Influence of winter temperatures on the yielding ability of highbush blueberries (*Vaccinium corymbosum* L.) cultivars in Belarus. *International Journal of Fruit Science*, 2010, vol. 10, no. 2, pp. 157–165. <https://doi.org/10.1080/15538362.2010.492333>
28. Potapov V. A., Faustov V. V., Pil'shchikov F. N., Ul'yanishchev A. S., Samoshchenkov E. G., Krysanov Yu. V., Gladyshev N. P., Pil'shchikova N. V., Trunov Yu. V. *Fruit growing*. Moscow, Kolos Publ., 2000. 432 p. (in Russian).
29. Kolesnikov V. A., Faustov V. V., Agafonov N. V., Nikitochkina T. D., Pil'shchikov F. N. *Fruit growing*. Moscow, Kolos Publ., 1979. 415 p. (in Russian).
30. Pavlovskiy N. B. Comparative morphologic characteristics fruits blueberry varieties (*Vaccinium corymbosum*) introduced in Belarus. *Vestsi Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2016, no. 2, pp. 108–114 (in Russian).

Інфармацыя аб аўторэ

Павловскі́й Никола́й Бо́леславо́вич – канд. біол. навук, заведуючы лабораторыяй. Цэнтральны ботанічны сад НАН Беларусі (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Мінск, Рэспубліка Беларусь). E-mail: pavlovskiy@tut.by

Information about the author

Nikolay B. Pavlovskiy – Ph. D. (Biol.), Head of the Laboratory. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganova Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: pavlovskiy@tut.by

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 577.32:57.015.5
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-500-512>

Поступила в редакцию 31.01.2018
Received 31.01.2018

А. Г. Вейко¹, Т. В. Ильич¹, Е. А. Лапшина¹, В. У. Буко², И. Б. Заводник¹

¹Гродненский государственный университет им. Янки Купалы, Гродно, Республика Беларусь

²Институт биохимии биологически активных соединений НАН Беларуси, Гродно, Республика Беларусь

КВАНТОВО-ХИМИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭЛЕКТРОННОЙ СТРУКТУРЫ КВЕРЦЕТИНА И ИНГИБИРОВАНИЕ КВЕРЦЕТИНОМ И КОМПЛЕКСОМ КВЕРЦЕТИН–ГИДРОКСИПРОПИЛ-β-ЦИКЛОДЕКСТРИН ПЕРЕКИСНОГО ОКИСЛЕНИЯ ЛИПИДОВ В МИТОХОНДРИЯХ И ЭРИТРОЦИТАХ КРЫС

Аннотация. Кверцетин (3,3',4',5,7-пентагидроксифлавоон) – один из наиболее распространенных и изученных флавоноидов, который обладает доказанной антиоксидантной активностью и демонстрирует выраженный терапевтический потенциал при целом ряде патологических состояний.

Изучена электронная структура молекулы кверцетина и его семихинон-радикала, оценена антиоксидантная активность кверцетина и его комплекса включения с гидроксипропил-β-циклодекстрином. Генерирование карт распределения электронной плотности в молекуле кверцетина и семихинон-радикала кверцетина показало, что активные электронные орбитали (НОМО и LUMO) кверцетина и его семихинон-радикала делокализованы по всем фенольным кольцам, что в случае радикала обеспечивает его определенную стабилизацию. Установлено также, что кверцетин эффективно предотвращает перекисное окисление липидов мембран эритроцитов и митохондрий, индуцируемое *tert*-бутилгидропероксидом: $IC_{50} = 31 \pm 4$ мкМ для митохондрий и $IC_{50} = 25 \pm 3$ мкМ для эритроцитов. Эффективность ингибирования кверцетином окисления восстановленного глутатиона эритроцитов и митохондрий значительно ниже, что отражает липофильность полифенола. Кроме того, показано, что кверцетин предотвращает лизис эритроцитов гипохлорной кислотой: $IC_{50} = 3 \pm 0,5$ мкМ. Комплекс кверцетин–гидроксипропил-β-циклодекстрин оказался более эффективным в качестве ингибитора процессов перекисного окисления мембранных липидов и окисления глутатиона.

Ключевые слова: кверцетин, кверцетин-гидроксипропил-β-циклодекстрин, эритроциты и митохондрии крыс, гемолиз, квантово-химическое моделирование

Для цитирования: Квантово-химическое моделирование электронной структуры кверцетина и ингибирование кверцетином и комплексом кверцетин–гидроксипропил-β-циклодекстрин перекисного окисления липидов в митохондриях и эритроцитах крыс / А. Г. Вейко [и др.] // Вес. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 4. – С. 500–512. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-500-512>

A. G. Veiko¹, T. V. Ilyich¹, E. A. Lapshina¹, V. U. Buko², I. B. Zavadnik¹

¹Yanka Kupala Grodno State University, Grodno, Republic of Belarus

²Institute of Biochemistry of Biologically Active Compounds of the National Academy of Sciences of Belarus, Grodno, Republic of Belarus

QUANTUM-CHEMICAL MODELING OF THE ELECTRONIC STRUCTURE OF QUERCETIN AND INHIBITION BY QUERCETIN AND QUERCETIN–HYDROXYPROPYL-β-CYCLODEXTRIN COMPLEX OF LIPID PEROXIDATION IN MITOCHONDRIA AND RED BLOOD CELLS OF RATS

Abstract. Quercetin (3,3',4',5,7-pentahydroxyflavon), one of the most common and studied flavonoids, possesses the antioxidant activity and demonstrates the pronounced therapeutic potential under a number of pathological conditions.

The purpose of this work is to estimate the electronic structure of the quercetin and its semi-quinone radical molecules and to compare the antioxidant activities of quercetin and its inclusion complex with hydroxypropyl-β-cyclodextrin. Generation of maps of the electron density distribution in quercetin and quercetin semi-quinone radical molecules showed that the active electron orbitals (HOMO and LUMO) are delocalized over all phenolic rings providing the radical stabilization. We have showed that quercetin prevents the *tert*-butyl hydroperoxide-induced lipid peroxidation of erythrocytes ($IC_{50} = 25 \pm 3$ μM) and mitochondrial membranes ($IC_{50} = 31 \pm 4$ μM). The efficiency of quercetin inhibition the reduced glutathione oxidation in erythrocytes and mitochondria is much lower reflecting the lipophilicity of polyphenol. Quercetin also prevented the hypochlorite-induced lysis of red blood cells ($IC_{50} = 3 \pm 0.5$ μM). Our data revealed that the quercetin-hydroxypropyl-β-cyclodextrin complex is more effective inhibitor of the membrane lipids peroxidation and glutathione oxidation processes.

Keywords: quercetin, quercetin-hydroxypropyl-β-cyclodextrin, erythrocytes and mitochondria of rats, hemolysis, quantum-chemical modeling

For citation: Veiko A. G., Ilyich T. V., Lapshina E. A., Buko V. U., Zavodnik I. B. Quantum-chemical modeling of the electronic structure of quercetin and inhibition by quercetin and quercetin–hydroxypropyl- β -cyclodextrin complex of lipid peroxidation in mitochondria and red blood cells of rats. *Vesti Natsyonal'nai akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 4, pp. 500–512 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-4-500-512>

Введение. Одним из наиболее важных механизмов клеточного поражения, реализуемых при различных заболеваниях, является дисбаланс окислительно-восстановительного статуса клеток. Этот дисбаланс развивается в двух направлениях: 1) формирование активных форм кислорода, что приводит к активации процессов перекисного окисления мембранных фосфолипидов и окислительного повреждения молекул белков и нуклеиновых кислот; 2) нарушение функционирования системы антиоксидантной защиты клетки и в первую очередь системы метаболизма глутатиона. Эти изменения были зарегистрированы в различных экспериментальных моделях патологических состояний и в клинике [1].

Структура полифенолов, вторичных метаболитов растений, не синтезируемых в организме животных, представлена одним или более бензольными кольцами, к которым присоединены по меньшей мере две гидроксильные группы. Полифенолы обладают широким спектром биологической и фармакологической активности и в первую очередь антиоксидантной активностью, позволяющей регулировать редок-баланс клетки. Характерно, что благодаря структурному разнообразию полифенолы демонстрируют защитный эффект при многочисленных заболеваниях (онкологических, нейродегенеративных и сердечно-сосудистых), патофизиологические механизмы которых имеют существенные отличия [2]. Предполагают, что антиоксидантные свойства этих соединений обеспечивают благоприятное протекание важнейших физиологических процессов, определяют эффекты этих компонентов диеты при сердечно-сосудистых заболеваниях, старении, воспалительных процессах [3]. Интерес к этим вторичным метаболитам растений обусловлен не только возможным положительным терапевтическим действием полифенолов, наблюдаемым при потреблении растительных продуктов, но и перспективой получения синтетических производных этих соединений, обладающих лекарственным потенциалом.

К флавоноидам, относящимся к широкому классу полифенолов, принадлежат природные соединения, представляющие собой различные производные бензо- γ -пирона (хромона). В настоящее время их насчитывается более 8 000 [4]. Доказано, что флавоноиды или их метаболиты проявляют биологическую активность не только как классические антиоксиданты (доноры электрона или атома водорода, прямой радикал-связывающий механизм), но и как регуляторы многочисленных клеточных сигнальных каскадов, модулируя активность рецепторов, протеин- и липидкиназ, факторов транскрипции [5]. Антиоксидантная активность полифенолов обусловлена также их модулирующим эффектом на ферменты системы антиоксидантной защиты и ферменты, генерирующие свободные радикалы, а также способностью хелатировать ионы металлов и ингибировать металл-зависимое образование свободных радикалов [6]. Следует отметить, что прямое антиоксидантное действие полифенолов (радикал-скэвенджерная активность) в экспериментах *in vitro* требует их высоких концентраций (10–100 мкМ), которые значительно превышают содержание полифенолов в плазме крови при употреблении их в пищу [7, 8]. Опосредованное регулирование ферментных систем и сигнальных каскадов полифенолами в клетке осуществляется при концентрации 0,5–5 мкМ.

Кверцетин (3,3',4',5,7-пентагидроксифлавонон) – один из наиболее распространенных и изученных флавоноидов. Он обладает доказанной антиоксидантной активностью, противовоспалительными, антимуtagenными, иммуномодулирующими свойствами [9] и демонстрирует выраженный терапевтический потенциал при сердечно-сосудистых заболеваниях, диабете и его осложнениях [10], воспалительных состояниях [11, 12], аллергии, онкологических заболеваниях [13]. Недавно показан значительный гепатопротекторный эффект кверцетина при остром токсическом поражении печени: кверцетин предотвращает индуцируемую гепатотоксинами активацию каспазы-3, апоптоз клеток печени, истощение восстановленного глутатиона (GSH), перекисное окисление липидов (ПОЛ) и белков клеток печени [14]. В литературе, в том числе и отечественной, в ряде обзоров приведены механизмы окислительно-восстановительных превращений флавоноидов,

определена их связь со структурой молекулы, оценено их физиологическое и терапевтическое значение в растительных и животных организмах [4, 15]. Среди продуктов окислительной трансформации кверцетина *in vitro* в присутствии гемопротеинов и феррицианида хроматографически идентифицированы продукты полимеризации – олигомеры (ди-, тримеры) кверцетина, бензойные кислоты [15]. Подобные продукты окисления кверцетина обнаружены *in vivo* в листьях *Allium cepa* L. [16].

Следует, однако, отметить, что до настоящего времени отсутствует детальная информация о метаболизме кверцетина в клетках, механизмах его химических превращений как *in vitro*, так и *in vivo*, образующихся промежуточных продуктах, взаимодействиях с клеточными сигнальными каскадами, что ограничивает фармакологическое применение кверцетина [4, 15]. Выяснение механизмов окислительно-восстановительных реакций, обеспечивающих антиоксидантную активность кверцетина (и других полифенолов), представляет значительный теоретический и практический интерес.

Цель настоящей работы – изучение электронной структуры молекулы кверцетина и оценка эффективности ингибирования кверцетином и комплексом кверцетин–гидроксипропил- β -циклодекстринов окислительных процессов в митохондриях и эритроцитах крыс при моделировании окислительного стресса *in vitro* путем воздействия *tert*-бутилгидропероксида и гипохлорной кислоты.

Материалы и методы исследования. Реактивы. В работе использовали кверцетин, *tert*-бутилгидропероксид (*t*BHP), 5,5'-дитиобис (2-нитробензойную кислоту) – реактив Элмана, 2-тиобарбитуровую кислоту (ТБК), гипохлорную кислоту (НОСl), трихлоруксусную кислоту (ТХУ), этанол (Sigma-Aldrich GmbH, Германия), гидроксипропил- β -циклодекстрин (HP- β -CD) (Cyclo-LabLtd, Венгрия), остальные реактивы соответствовали квалификации х.ч. («Реахим», Россия).

Методы. Митохондрии из печени крыс выделяли методом дифференциального центрифугирования [17]. Митохондриальный осадок суспендировали в среде выделения: 150 мМ KCl, 20 мМ $\text{K}_2\text{H}_2\text{PO}_4$, 0,5 мМ ЭДТА, pH 7,4, концентрация белка (определяли по методу Лоури с соавт. [18]) – 35–40 мг/мл. Для получения эритроцитов гепаринизированную кровь крыс центрифугировали при 3000 об/мин для отделения плазмы. Эритроциты трижды промывали изотоническим раствором (145 мМ NaCl, 1,9 мМ NaH_2PO_4 , 8,1 мМ Na_2HPO_4 , pH 7,4, PBS).

Митохондрии (12 мг белка/мл в среде выделения) или эритроциты (10 %-ный гематокрит в PBS) экспонировали *t*BHP (700 мкМ) в течение 30 мин при 27 °С в отсутствие или в присутствии кверцетина или комплекса кверцетин–HP- β -CD. Количество продуктов ПОЛ, ТБК-реактивных соединений (ТБКРС), в митохондриях печени и эритроцитах крыс определяли после воздействия *t*BHP по методу Stoks and Dorgandy [19], используя коэффициент экстинкции 156 $\text{mM}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$ (532 нм), концентрацию GSH в митохондриях и эритроцитах – спектрофотометрически по методу Ellman [20], используя коэффициент экстинкции 13,6 $\text{mM}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$ (412 нм).

Комплекс включения кверцетин–HP- β -CD (1:1) получали по методу, предложенному Savić с соавт. [21], при совместном перемешивании кверцетина (1 мг) и HP- β -CD (5 мг) в 1 мл этанола в темноте в течение 10 ч при 20 °С. Использовали свежеприготовленные растворы кверцетина, HP- β -CD и комплекса включения.

Лизис эритроцитов индуцировали НОСl (175 мкМ). Эритроциты (0,05 %-ный гематокрит в PBS) выдерживали с НОСl в течение 30 мин при 20 °С в отсутствие или в присутствии кверцетина или комплекса кверцетин–HP- β -CD. О скорости гемолиза судили по изменению величины светорассеяния суспензии, измеряемой как оптическая плотность суспензии при 670 нм.

Теоретические расчеты. Возможные механизмы свободнорадикальных реакций кверцетина оценивали теоретически с помощью структур молекул кверцетина и семихинон-радикала кверцетина и их электронных свойств. Для этого был использован полуэмпирический метод молекулярных орбиталей и проведены расчеты *ab initio*.

Преоптимизацию структуры молекулы проводили, используя метод молекулярной механики MM+ [22], полную оптимизацию – с помощью модели Остина (Austin model 1, AM1) (полуэмпирический метод с использованием неограниченного формализма Хартри–Фока (unrestricted Hartree-Fock, UHF, formalism) (метод самосогласованного поля). Электронную структуру систем рассчитывали с помощью неэмпирического метода *ab initio*, используя пакет программ HyperChem 8.0 и базис 6-31G.

Результаты. Протекторный эффект кверцетина и комплекса кверцетин–HP-β-CD в суспензии митохондрий и эритроцитов. Известный агент *t*BHP, аналог гидроперекисей липидов, индуцировал ПОЛ мембран и окисление GSH в эритроцитах и митохондриях печени крыс. В нашем эксперименте кверцетин в концентрации 5–100 мкМ дозозависимо ингибировал ПОЛ мембран эритроцитов и митохондрий печени крыс (рис. 1, 2). Определенное нами значение IC_{50} , соответствующее концентрации кверцетина, вызывающей 50 %-ное ингибирование процесса ПОЛ, для мембран эритроцитов составляло 25 ± 3 мкМ, для митохондриальных мембран – 31 ± 4 мкМ (рис. 1, 2). Эффективность кверцетина в предотвращении окисления GSH была ниже по сравнению с эффективностью ингибирования окисления мембранных компонентов, что отражает

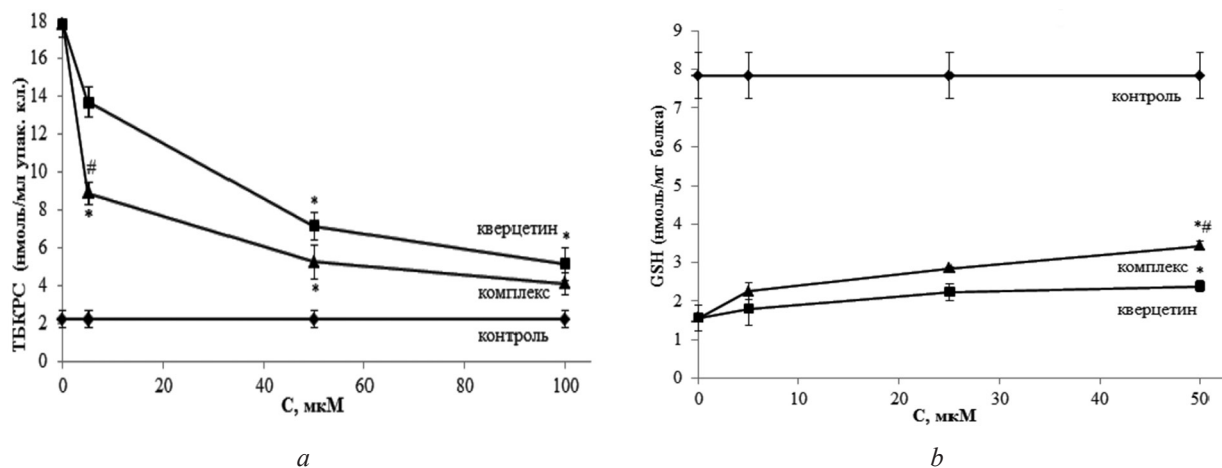


Рис. 1. Перекисное окисление липидов (a) и окисление восстановленного глутатиона (b) эритроцитов крыс в отсутствие и в присутствии кверцетина и комплекса кверцетин–HP-β-CD. Эритроциты (10 %-ный гематокрит в PBS) экспонировали *t*BHP (700 мкМ) в течение 30 мин при 27 °С, рН 7,4. Достоверность различий ($p < 0,05$) при сравнении с образцами, инкубируемыми с *t*BHP: * – в отсутствие антиоксидантов; # – в присутствии кверцетина

Fig. 1. Lipid peroxidation (a) and reduced glutathione oxidation (b) in rat erythrocytes in the absence and presence of quercetin and quercetin–HP-β-CD complex. Erythrocytes (10 % hematocrit in PBS) were exposed to *t*BHP (700 μM) at 27 °C during 30 min, pH 7.4. * – $p < 0.05$ compared to samples incubated with *t*BHP in the absence of antioxidants; # – $p < 0.05$ compared to samples incubated with *t*BHP in the presence of quercetin

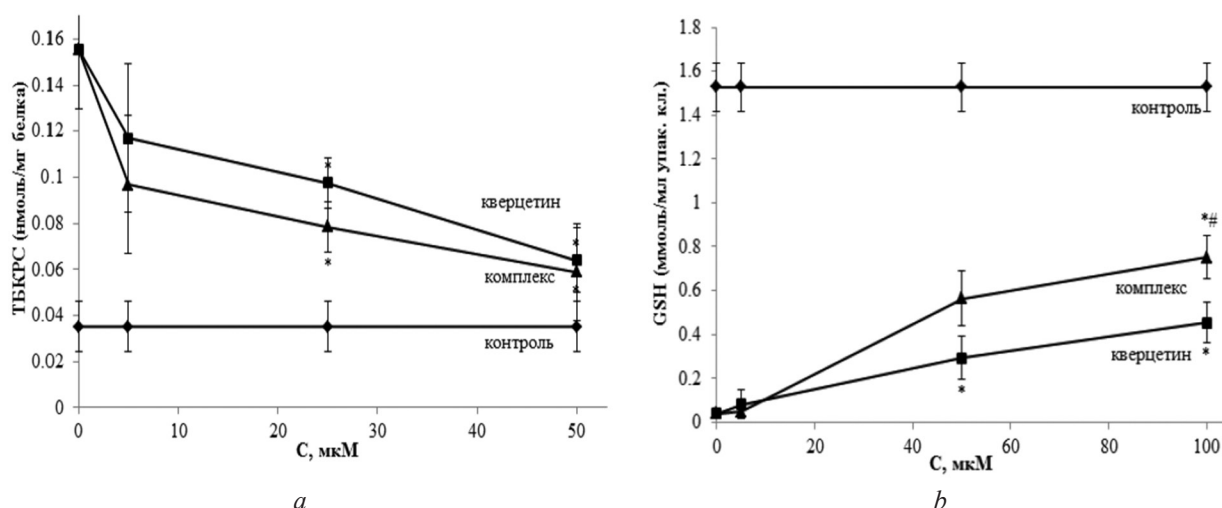


Рис. 2. Перекисное окисление липидов (a) и окисление восстановленного глутатиона (b) в митохондриях печени крыс в отсутствие или в присутствии кверцетина и комплекса кверцетин–HP-β-CD. Митохондрии (12 мг белка/мл в среде выделения) экспонировали *t*BHP (700 мкМ) в течение 30 мин при 27 °С, рН 7,4. Достоверность различий ($p < 0,05$) при сравнении с образцами, инкубируемыми с *t*BHP: * – в отсутствие антиоксидантов; # – в присутствии кверцетина

Fig. 2. Lipid peroxidation (a) and reduced glutathione oxidation (b) in rat liver mitochondria in the absence and presence of quercetin and quercetin–HP-β-CD complex. Mitochondria (12 mg/ml protein in isolation medium) were exposed to *t*BHP (700 μM) at 27 °C, during 30 min, pH 7.4. * – $p < 0.05$ compared to samples incubated with *t*BHP in the absence of antioxidants; # – $p < 0.05$ compared to samples incubated with *t*BHP in the presence of quercetin

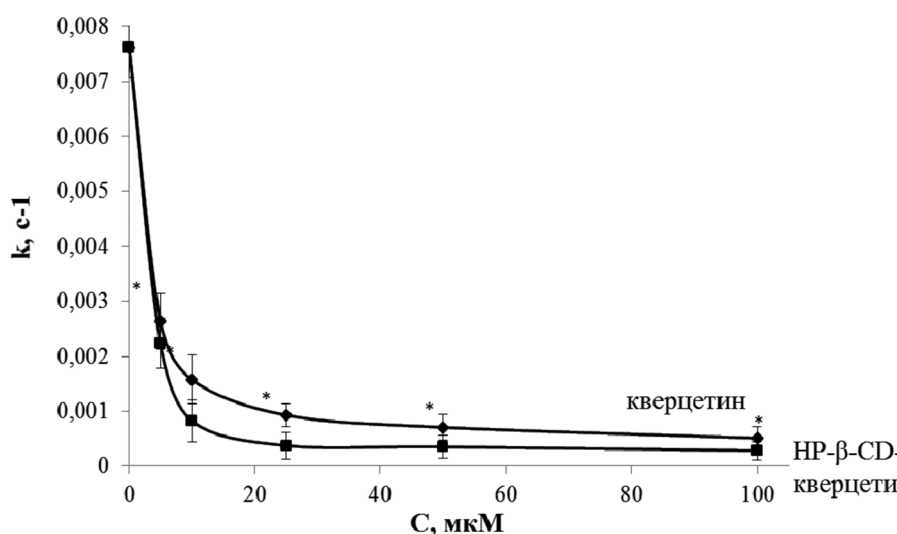


Рис. 3. Скорость лизиса эритроцитов крыс (k , s^{-1}) гипохлорной кислотой (175 μ М) в отсутствие или в присутствии кверцетина и комплекса кверцетин–HP- β -CD. В суспензию эритроцитов (гематокрит 0,05 % в PBS) вносили гипохлорную кислоту; * – $p < 0,05$ при сравнении с эритроцитами, экспонированными гипохлорной кислотой

Fig. 3. Rate of rat erythrocyte lysis (k , s^{-1}) by hypochlorous acid (175 μ M) in the absence and presence of quercetin and quercetin–HP- β -CD complex. Hypochlorous acid was added to erythrocyte suspension (hematocrit 0.05 % in PBS). * – $p < 0.05$ compared to erythrocytes exposed to hypochlorous acid; # – $p < 0.05$ compared to erythrocytes exposed to hypochlorous acid in the presence of quercetin

липофильность флавоноида. Включение кверцетина в супрамолекулярный комплекс с HP- β -CD существенно повышает его антиоксидантную активность. Для мембран эритроцитов значение IC_{50} ингибирования комплексом кверцетин–HP- β -CD процесса образования ТБКРС составило $IC_{50} = 5 \pm 1$ μ М, для митохондриальных мембран – 5 ± 1 μ М (рис. 1, 2).

Ранее нами были выявлены закономерности лизиса эритроцитов HOCl – основным медиатором воспаления и одним из наиболее сильных биологических окислителей, продуцируемых активированными полиморфоядерными нейтрофилами [23, 24]. На рис. 3 представлена зависимость константы скорости гемолита (k) от концентрации кверцетина и его комплекса. Константу скорости лизиса определяли из уравнения $N = N_0 e^{-kt}$, где N_0 – число целых клеток в начальный момент времени, N – число целых клеток в момент времени t . Кверцетин, как и его комплекс с циклодекстрином, дозозависимо предотвращал лизис эритроцитов в присутствии HOCl. Оцененное нами значение эффективной концентрации ингибирования кверцетином и комплексом кверцетин–HP- β -CD лизиса эритроцитов составило $3 \pm 0,5$ μ М. Вероятно, кверцетин, взаимодействуя с HOCl, уменьшает эффективную концентрацию последней в суспензии эритроцитов.

Структура и электронные свойства молекулы кверцетина и семихинон-радикала кверцетина. Антиоксидантные эффекты флавоноидов объясняются их способностью с высокой скоростью инактивировать свободные радикалы. Механизм(ы) одно- или двухэлектронных окислительно-восстановительных реакций кверцетина определяются структурой его молекулы, природой образующихся свободных радикалов, условиями среды (pH, температура), а скорость образования промежуточного феноксильного радикала – энтальпией диссоциации фенольной OH-группы флавоноида [4, 15].

Полученные нами оптимизированные структуры (метод AM1), карты распределения электронной плотности и рассчитанные избыточные заряды атомов в молекуле кверцетина (метод *ab initio*) и семихинон-радикала кверцетина (рассматривалась структура радикала, образованного в положении 4' кольца В) представлены на рис. 4, 5. С помощью полуэмпирической теории молекулярных орбиталей рассчитаны также некоторые молекулярные параметры кверцетина и продукты его окисления [22]. Молекула кверцетина (как и радикальных и стабильных продуктов окисления) практически планарна, AM1 оптимизация геометрии молекулы демонстрирует, что торсионный угол между кольцами АС и В равен 180° . О-атомы гидроксильных групп

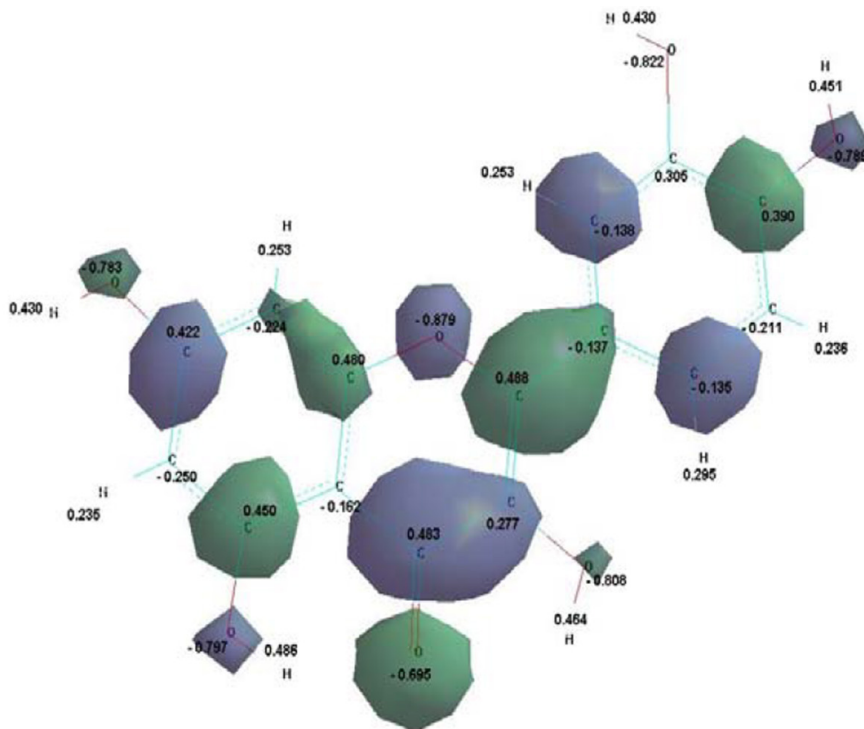


Рис. 4. Оптимизированная структура, избыточные заряды атомов и распределение электронной плотности
низшей незаполненной молекулярной орбитали (LUMO) молекулы кверцетина
(рассчитаны методом *ab initio* с применением базиса 6-31G)

Fig. 4. The optimized structure, calculated excess charge on the atoms and distribution of electron density
of lowest unoccupied molecular orbital (LUMO) in the quercetin molecule (calculated by *ab initio* method using 6-31G basis)

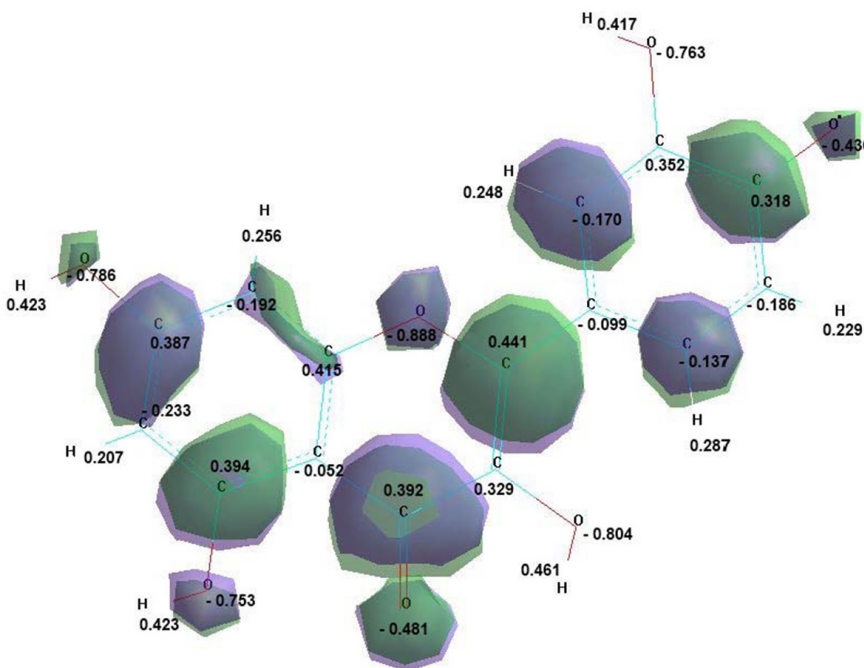


Рис. 5. Оптимизированная структура, избыточные заряды атомов и распределение электронной плотности
низшей незаполненной молекулярной орбитали (LUMO) молекулы семикинон-радикала 4'-О-кверцетина
(рассчитаны методом *ab initio* с применением базиса 6-31G)

Fig. 5. The optimized structure, calculated excess charge on the atoms and distribution of electron density
of lowest unoccupied molecular orbital (LUMO) in the molecule of semiquinone-radical of 4'-O-quercetin
(calculated by *ab initio* method using 6-31G basis)

в положении 4' кольца В и в положении 7 кольца А обладают наименьшими отрицательными зарядами. Дипольный момент кверцетина (μ), рассчитанный нами методом *ab initio*, равен 4,34 Дебая, что свидетельствует о достаточно высокой полярности молекулы. Продукты окисления кверцетина еще более полярны, в первую очередь семихинон-радикалы (9,34 Дебая), что отражает усиление их взаимодействия с молекулами окружения. Ранее Егкос с соавт. [22] получили значения μ кверцетина и семихинон-радикала (локализованного в положении С4' кольца В): 3,013 и 4,963 Дебая соответственно. Радикал, образующийся при удалении протона ОН-группы в положении 4' кольца В обладает наибольшим дипольным моментом по сравнению с другими радикальными продуктами [22]. Как известно, дипольные моменты определяют электростатические взаимодействия и ориентацию молекулы в реакции взаимодействия [25].

Рассчитанные значения энергии НОМО (высшей заполненной молекулярной орбитали) и энергии LUMO (низшей незаполненной молекулярной орбитали) равны $-8,1739$ и $1,1609$ эВ соответственно для кверцетина и $-9,1463$ и $2,4205$ эВ для семихинон-радикала (приведены значения, полученные нами для α -электронов). Сравнивая значения энергий НОМО и LUMO, можно сделать заключение, что семихинон-радикал является как более сильным электрофилом, так и более сильным нуклеофилом по сравнению с кверцетином. Разница энергий ΔE (НОМО-LUMO) молекулы кверцетина, характеризующая энергию возбуждения, равна $-9,337$ эВ (представлены значения α электронов), что меньше соответствующих значений продуктов его окисления. Генерирование карт распределения электронных плотностей демонстрирует, что НОМО и LUMO (рис. 4, 5) как для кверцетина, так и для семихинон-радикала делокализованы по всем фенольным кольцам молекул, что обеспечивает определенную стабильность радикала. Подобным образом ранее было показано распределение LUMO по всей молекуле хинон метида – продукта окисления кверцетина [26].

Обсуждение результатов. Предполагается, что антиоксидантная активность кверцетина связана с переносом атомов водорода или электрона (или водорода и электрона), в который вовлечены гидроксильные группы кольца В. Наиболее предпочтительным представляется перенос Н-атома флавоноида, эффективность которого определяется энтальпией диссоциации ОН-связи [27]. Антиоксидантные свойства кверцетина определяют гидроксильные группы кольца В (катехол) и 2,3-ненасыщенная связь в кольце С в сопряжении с 4-оксоструктурой, а также функциональные группы, способные связывать ионы переходных металлов [3]. Реакционность молекулы зависит от положения и числа гидроксильных групп в кольце В и внутримолекулярных водородных связей.

В то же время ферментативное/химическое одноэлектронное окисление флавоноидов сопровождается генерацией семихинон-радикала (феноксильного радикала), который, взаимодействуя с GSH, генерирует токсичный тиольный радикал глутатиона [28, 29], что объясняет прооксидантные эффекты флавоноидов. Дальнейшее окисление катехолов до соответствующих хинонов и их изомеров хинон-метилов, представляющих электрофильные алкилирующие агенты [30], также объясняет прооксидантные токсические эффекты флавоноидов [29]. Хинон-метиды (продукты окисления кверцетина и других дигидроксифлавоноидов), являясь сильными окислителями, эффективно взаимодействуют с тиольными группами белков и глутатиона [30], образуя, например, 6- и 8-GSH-кверцетин, и способны арилировать молекулы ДНК [28, 29]. Прооксидантная активность флавоноидов коррелирует с высоким окислительным потенциалом соответствующих феноксильных радикалов [31]. Таким образом, продукты окисления кверцетина способны повреждать компоненты клетки (парадокс кверцетина). Предполагается существование в клетке разветвленной сети антиоксидантов, обеспечивающей возможность регенерировать флавоноиды (и другие антиоксиданты) из образующихся токсичных продуктов (в том числе из продуктов окисления флавоноидов) и, таким образом, избегать повреждения клеточных компонентов [29].

Стабильность образовавшегося в ходе окислительных превращений семихинон-радикала кверцетина определяет его способность участвовать в дальнейших превращениях и, соответственно, его антиоксидантную активность (за счет переноса второго атома водорода) [32, 33].

В нашем эксперименте кверцетин эффективно взаимодействовал со свободными радикалами (алкоксильным, пероксильным, образующимися при трансформации *t*BHP) и окислителями не-радикальной природы, HOCl, предотвращая тем самым окислительное повреждение митохон-

дрий и эритроцитов *in vitro*, ингибируя процессы ПОЛ (образование ТБКРС), лизис эритроцитов и, в меньшей степени, окисление GSH. Ранее было показано, что кверцетин (5–10 мкМ) практически полностью ингибировал окисление липопротеинов низкой плотности (ЛПНП), индуцируемое миелопероксидазой, существенно предотвращал стимулированное НАДФН ПОЛ микросомальных мембран печени крыс, восстанавливал окислительно-восстановительный дисбаланс в клетках HUVES, вызванный окси-ЛПНП, что свидетельствовало об антиатерогенном и противовоспалительном действии растительных полифенолов [34]. При этом растительные полифенолы (кверцетин, вербаскозид, резвератрол) препятствовали развитию сосудистых воспалений и осложнений не только как прямые антиоксиданты, но и как регуляторы клеточных сигнальных каскадов и экспрессии генов, ассоциированных с редокс-балансом и воспалением [35]. Как показано в работе [36], эффективность флавоноидов в реакции ингибирования ПОЛ определяют два основных фармакофора: 1) катехольная группа кольца В; 2) ОН-группа в положении 3 в сочетании с электрон-донорными группами в положениях 5 и 7 кольца АС.

Медиатор воспаления НОС1 индуцирует сложные изменения морфологии эритроцитов и стабильности эритроцитарной мембраны, предшествующие лизису эритроцитов [23]. Кверцетин и его комплекс включения, взаимодействуя с окислительным агентом, ингибируют лизис эритроцитов.

Включение нами кверцетина в супрамолекулярный комплекс кверцетин–HP-β-CD обеспечило более высокий антиоксидантный потенциал флавоноида. Циклодекстрины представляют семейство природных циклических олигосахаридов, образованных несколькими глюкопиранозными группами, формирующими кольцо. Они широко используются для конструирования носителей с целью направленной доставки лекарственных средств [37]. Недавно оценены стехиометрия (1:1) и кажущаяся константа ассоциации HP-β-CD (и ряда других циклодекстринов) и рутина, $K_s = 390,6 \text{ M}^{-1}$. Взаимодействие «гость–хозяин» связано с вытеснением молекул воды из внутренней полости HP-β-CD более гидрофобной молекулой рутина и формированием водородных связей и Ван-дер-Ваальсовых взаимодействий. Изменение величины свободной энергии в процессе комплексообразования невелико, $\Delta G_{25} = 14,90 \text{ кДж/моль}$ [38]. Кольцо А молекулы рутина, вероятнее всего, включается во внутреннюю полость HP-β-CD при формировании супрамолекулярного комплекса. Формирование комплекса повышает стабильность флавоноида и его антиоксидантную, радикал-скэвенджерную активность [38]. В то же время показано, что для ряда флавоноидов (нарингенина, нарингина, гесперидина, дигидромирицетина) образование комплекса связано с включением кольца В во внутреннюю полость HP-β-CD [39]. Предполагается, что возрастание антиоксидантной активности рутина при комплексообразовании с циклодекстринами связано с усилением водород-донорных свойств гидроксильных групп рутина за счет формирования водородных связей с циклодекстринами [38]. Выявленное Олейник с соавт. [40] незначительное (на 20 %) возрастание скорости пероксидазного окисления кверцетина в присутствии β-CD авторы объясняют неспецифическим взаимодействием β-CD с продуктами окисления флавоноидов.

Учитывая сложную структуру молекулы флавоноида, можно предположить вклад различных фармакофоров (химических группировок) в реализацию их биологических эффектов и сложные корреляции между активностью и структурой молекулы. Механизмы реакций кверцетина определяются стабильностью образующегося промежуточного феноксильного радикала [32, 33]. Полученные нами результаты квантово-химических расчетов свидетельствуют об уменьшении общей энергии, энергии химических связей, атомной и электронной энергии, теплоты образования продуктов окисления кверцетина (данные не представлены) и о снижении стабильности молекулы кверцетина в процессе окисления.

Кверцетин, вступая в реакцию с H_2O_2 в присутствии пероксидаз, снижает концентрацию пероксида водорода и препятствует повреждению клеток [41], а кроме того, он эффективно взаимодействует с 2,2-дифенил-1-пикрилгидрозил-радикалом (DPPH) и супероксиданион-радикалом [42].

Заключение. Как известно, дисфункция митохондрий в результате окислительного воздействия является основным этапом развития ряда патологических состояний. В настоящее время широко исследуются взаимодействия различных классов флавоноидов с митохондриями, в первую

очередь с компонентами электрон-транспортной цепи [43]. Недавно показано, что кверцетин (5–20 мкМ) способен предотвращать ингибирование комплекса I электрон-транспортной цепи митохондрий, выступая в качестве переносчика электронов (миметика кофермента Q), восстанавливающего поток электронов в электрон-транспортной цепи. Предполагают, что наличие 2,3-двойной связи в сопряжении с 4-оксо-группой кольца С молекулы кверцетина, определяющее его антиоксидантную активность в митохондриях, и наличие о-ди-ОН структуры в кольце В, обуславливающее способность кверцетина связывать супероксиданион-радикал [42] и определять его взаимодействие с митохондриальной мембраной, приводит к ингибированию дыхательной цепи и/или нарушению сопряжения. Интерес представляет обнаруженный нами протекторный эффект кверцетина при окислительном повреждении митохондрий. Ингибирование лизиса эритроцитов НОСI можно рассматривать как указание на возможный механизм противовоспалительного действия флавоноидов. Планарность молекулы кверцетина и семихинон-радикала должна обеспечивать сопряжение электронов. Активные электронные орбитали (НОМО и LUMO) кверцетина и семихинон-радикала делокализованы по всем фенольным кольцам молекул, что в случае семихинон-радикала обеспечивает стабилизацию его молекулы. Антиоксидантный потенциал кверцетина связан, вероятно, с высоким значением дипольного момента молекулы, который еще более возрастает при одноэлектронном окислении до семихинон-радикала.

Список использованных источников

1. Polyphenols and glutathione synthesis regulation / J. Moskaug [et al.] // *Am. J. Clin. Nutr.* – 2005. – Vol. 81, N 1. – P. 277S–283S. <https://doi.org/10.1093/ajcn/81.1.277s>
2. Sandoval-Acuña, C. Polyhenols and mitochondria: An update on their increasingly emerging ROS-scavenging independent actions / C. Sandoval-Acuña, J. Ferreira, H. Speisky // *Arch. Biochem. Biophys.* – 2014. – Vol. 559. – P. 75–90. <https://doi.org/10.1016/j.abb.2014.05.017>
3. Rice-Evans, C. A. Structure-antioxidant activity relationships of flavonoids and phenolic acids / C. A. Rice-Evans, N. J. Miller, G. Paganga // *Free Radic. Biol. Med.* – 1996. – Vol. 20, N 7. – P. 933–956. [https://doi.org/10.1016/0891-5849\(95\)02227-9](https://doi.org/10.1016/0891-5849(95)02227-9)
4. Червяковский, Е. М. Физиологическое и терапевтическое значение окислительных процессов, протекающих с участием флавоноидов в растительных и животных организмах / Е. М. Червяковский, В. П. Курченко, В. А. Костюк // *Тр. БГУ. Физиологические, биохимические и молекулярные основы функционирования биосистем.* – 2009. – Т. 4, ч. 1. – С. 9–26.
5. Williams, R. J. Flavonoids: antioxidants or signalling molecules / R. J. Williams, J. P. E. Spencer, C. A. Rice-Evans // *Free Radical Biol. Med.* – 2004. – Vol. 36, N 7. – P. 838–849. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2004.01.001>
6. Rao, A. V. Role of oxidative stress and antioxidants in neurodegenerative diseases / A. V. Rao, B. Balachandran // *Nutr. Neurosci.* – 2002. – Vol. 5, N 5. – P. 291–309. <https://doi.org/10.1080/1028415021000033767>
7. Флавоноиды: биохимия, биофизика, медицина / Ю. С. Тараховский [и др.] ; под ред. Е. И. Маевского. – Пущино : Synchronbook, 2013. – 310 с.
8. Halliwell, B. The gastrointestinal tract: a major site of antioxidant action? / B. Halliwell, K. Zhao, M. Whiteman // *Free Rad. Res.* – 2000. – Vol. 33. – P. 819–830.
9. Quercetin protects against heat stroke-induced myocardial injury in male rats: antioxidative and antiinflammatory mechanisms / X. Lin [et al.] // *Chem.-Biol. Interact.* – 2017. – Vol. 16, N 265. – P. 47–54. <https://doi.org/10.1016/j.cbi.2017.01.006>
10. Beneficial effects of quercetin on obesity and diabetes / L. Aguirre [et al.] // *Open Nutraceuticals J.* – 2011. – Vol. 4. – P. 189–198. <https://doi.org/10.2174/1876396001104010189>
11. Anti-inflammatory, anti-proliferative and anti-atherosclerotic effects of quercetin in human *in vitro* and *in vivo* models / R. Kleemann [et al.] // *Atherosclerosis.* – 2011. – Vol. 218, N 1. – P. 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.atherosclerosis.2011.04.023>
12. Topical anti-inflammatory potential of quercetin in lipid-based nanosystems: in vivo and in vitro evaluation / C. Caddeo [et al.] // *Pharm. Res.* – 2013. – Vol. 31, N 4. – P. 959–968. <https://doi.org/10.1007/s11095-013-1215-0>
13. Anti-allergic effect of the flavonoid myricitrin from *Myrica rubra* leaf extracts in vitro and in vivo / S. Shimosaki [et al.] // *Nat. Prod. Res.* – 2011. – Vol. 25, N 4. – P. 374–380. <https://doi.org/10.1080/14786411003774320>
14. Quercetin prevents pyrrolizidine alkaloid clivorine-induced liver injury in mice by elevating body defense capacity / L. Ji [et al.] // *PLoS ONE.* – 2014. – Vol. 9, N 6. – P. e98970. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098970>
15. Хроматографический анализ и идентификация основных продуктов окисления кверцетина / Е. М. Червяковский [и др.] // *Тр. БГУ. Физиологические, биохимические и молекулярные основы функционирования биосистем.* – 2009. – Т. 1, ч. 1. – С. 159–170.
16. Oligomeric oxidation products of the flavonoid quercetin / E. M. Chervyakovsky [et al.] // *Chem. Nat. Compounds.* – 2008. – Vol. 44, N 4. – P. 427–431. <https://doi.org/10.1007/s10600-008-9092-1>
17. Johnson, D. Isolation of liver or kidney mitochondria / D. Johnson, H. A. Lardy // *Meth. Enzymol.* – 1967. – Vol. 10. – P. 94–96. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(67\)10018-9](https://doi.org/10.1016/0076-6879(67)10018-9)

18. Protein measurement with the Folin phenol reagent / O. H. Lowry [et al.] // *J. Biol. Chem.* – 1951. – Vol. 193, N 1. – P. 265–275.
19. Stocks, J. The autoxidation of human red cell lipids induced by hydrogen peroxide / J. Stocks, T. L. Dormandy // *Br. J. Haematol.* – 1971. – Vol. 20, N 1. – P. 95–111. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2141.1971.tb00790.x>
20. Ellman, G. L. Tissue sulfhydryl groups / G. L. Ellman // *Arch. Biochem. Biophys.* – 1959. – Vol. 82, N 1. – P. 70–77. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(59\)90090-6](https://doi.org/10.1016/0003-9861(59)90090-6)
21. Investigation of properties and structural characterization of the quercetin inclusion complex with (2-hydroxypropyl)- β -cyclodextrin / I. M. Savić [et al.] // *J. Incl. Phenom. Macrocycl. Chem.* – 2015. – Vol. 82, N 3–4. – P. 383–394. <https://doi.org/10.1007/s10847-015-0500-4>
22. Erkoç, Ş. Theoretical investigation of quercetin and its radical isomers / Ş. Erkoç, F. Erkoç, N. Keskin // *J. Mol. Struct. (THEOCHEM)*. – 2003. – Vol. 631, N 1–3. – P. 141–146. [https://doi.org/10.1016/s0166-1280\(03\)00237-9](https://doi.org/10.1016/s0166-1280(03)00237-9)
23. Hypochlorous acid damages erythrocyte membrane proteins and alters lipid bilayer structure and fluidity / I. B. Zavodnik [et al.] // *Free Radic. Biol. Med.* – 2001. – Vol. 30, N 4. – P. 363–369. [https://doi.org/10.1016/s0891-5849\(00\)00479-2](https://doi.org/10.1016/s0891-5849(00)00479-2)
24. Hypochlorous acid-induced membrane pore formation in red blood cells / L. B. Zavodnik [et al.] // *Bioelectrochemistry*. – 2002. – Vol. 58, N 2. – P. 157–161. [https://doi.org/10.1016/s1567-5394\(02\)00151-2](https://doi.org/10.1016/s1567-5394(02)00151-2)
25. A quantitative structure-activity relationship (QSAR) study of the antioxidant activity of flavonoids / B. F. Rasulev [et al.] // *QSAR and Combinatorial Sci.* – 2005. – Vol. 24, N 9. – P. 1056–1065. <https://doi.org/10.1002/qsar.200430013>
26. An essential difference between the flavonoids monoHER and quercetin in their interplay with the endogenous antioxidant network / H. Jacobs [et al.] // *PLoS ONE*. – 2010. – Vol. 5, N 11. – P. e13880. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013880>
27. A theoretical study on cellular antioxidant activity of selected flavonoids / Y. Rong [et al.] // *Spectrochim. Acta. A Mol. Biomol. Spectrosc.* – 2012. – Vol. 93. – P. 235–239. <https://doi.org/10.1016/j.saa.2012.03.008>
28. Peroxidase-catalyzed formation of quercetin quinone methide-glutathione adducts / H. M. Awad [et al.] // *Arch. Biochem. Biophys.* – 2000. – Vol. 378, N 2. – P. 224–233. <https://doi.org/10.1006/abbi.2000.1832>
29. The pro-oxidant chemistry of the natural antioxidants vitamin C, vitamin E, carotenoids and flavonoids / I. M. Rietjens [et al.] // *Environment. Toxic. Pharmacol.* – 2002. – Vol. 11, N 3–4. – P. 321–333. [https://doi.org/10.1016/s1382-6689\(02\)00003-0](https://doi.org/10.1016/s1382-6689(02)00003-0)
30. Kühnau, J. The flavonoids. A class of semi-essential food components: their role in human nutrition / J. Kühnau // *World Rev. Nutr. Diet.* – 1976. – Vol. 24. – P. 117–191. <https://doi.org/10.1159/000399407>
31. Peroxidative metabolism of apigenin and naringenin versus luteolin and quercetin: glutathione oxidation and conjugation / G. Galati [et al.] // *Free Radic. Biol. Med.* – 2001. – Vol. 30, N 4. – P. 370–382. [https://doi.org/10.1016/s0891-5849\(00\)00481-0](https://doi.org/10.1016/s0891-5849(00)00481-0)
32. Mulder, P. Why quantum-thermochemical calculations must be used with caution to indicate a promising lead antioxidant / P. Mulder, H.-G. Korth, K. U. Ingold // *Helv. Chim. Acta.* – 2005. – Vol. 88, N 2. – P. 370–374. <https://doi.org/10.1002/hlca.200590021>
33. Hydrogen atom abstraction kinetics from intramolecularly hydrogen bonded ubiquinol-0 and other (poly)methoxy phenols / M. I. de Heer [et al.] // *J. Am. Chem. Soc.* – 2000. – Vol. 122, N 10. – P. 2355–2360. <https://doi.org/10.1021/ja9937674>
34. Функцыянальныя парушэнні ў эндотэліяльных клетках пры ўздзействіі акісленных ЛПНП і іх корэкцыя расліннымі поліфеноламі / А. І. Потаповіч [і др.] // *Вестн. БГУ. Сер. 2, Біялогія*. – 2010. – № 3. – С. 43–47.
35. Antioxidant and signal modulation properties of plant polyphenols in controlling vascular inflammation / V. A. Kosyuk [et al.] // *Eur. J. Pharmacol.* – 2011. – Vol. 658, N 2–3. – P. 248–256. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2011.02.022>
36. Protection of flavonoids against lipid peroxidation: the structure activity relationship revisited / C. G. M. Heijnen [et al.] // *Free Rad. Res.* – 2002. – Vol. 36, N 5. – P. 575–581. <https://doi.org/10.1080/10715760290025951>
37. The supramolecular complex of sertraline with cyclodextrins: physicochemical and pharmacological properties / V. Buko [et al.] // *Nano- and microscale drug delivery systems: design and fabrication* / ed. A. M. Grumezescu. – Amsterdam, 2017. – P. 343–356.
38. An investigation into the supramolecular structure, solubility, stability and antioxidant activity of rutin/cyclodextrin inclusion complex / T. A. Nguyen [et al.] // *Food Chemistry*. – 2013. – Vol. 136, N 1. – P. 186–192. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.07.104>
39. Empirical, thermodynamic and quantum-chemical investigations of inclusion complexation between flavanones and (2-hydroxypropyl)-cyclodextrins / B. Liu [et al.] // *Food Chemistry*. – 2012. – Vol. 134, N 2. – P. 926–932. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.02.207>
40. Кінетыка пероксидазнага акіслення кверцетина ў прысутствіі β -цыклодекстрына / Л. І. Олейнік [і др.] // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 2, Хімія*. – 2011. – Т. 52, № 3. – P. 199–203.
41. Protective effect of quercetin in gentamicin-induced oxidative stress *in vitro* and *in vivo* in blood cells. Effect on gentamicin antimicrobial activity / P. S. Bustos [et al.] // *Environ. Toxicol. Pharmacol.* – 2016. – Vol. 48. – P. 253–264. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2016.11.004>
42. Antioxidant activity of flavonoids in isolated mitochondria / D. J. Dorta [et al.] // *Phytother. Res.* – 2008. – Vol. 22, N 9. – P. 1213–1218. <https://doi.org/10.1002/ptr.2441>
43. Green tea epigallocatechin gallate binds to and inhibits respiratory complexes in swelling but not normal rat hepatic mitochondria / Z. Weng [et al.] // *Biochem. Biophys. Res. Communications*. – 2014. – Vol. 443, N 3. – P. 1097–1104. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2013.12.110>

References

1. Moskaug J., Carlsen H., Myhrstad M. C., Blomhoff R. Polyphenols and glutathione synthesis regulation. *American Journal of Clinical Nutrition*, 2005, vol. 81, no. 1, pp. 277S–283S. <https://doi.org/10.1093/ajcn/81.1.277s>
2. Sandoval-Acuña C., Ferreira J., Speisky H. Polyphenols and mitochondria: An update on their increasingly emerging ROS-scavenging independent actions. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2014, vol. 559, pp. 75–90. <https://doi.org/10.1016/j.abb.2014.05.017>
3. Rice-Evans C. A., Miller N. J., Paganga G. Structure-antioxidant activity relationships of flavonoids and phenolic acids. *Free Radical Biology and Medicine*, 1996, vol. 20, no. 7, pp. 933–956. [https://doi.org/10.1016/0891-5849\(95\)02227-9](https://doi.org/10.1016/0891-5849(95)02227-9)
4. Chervyakovskii E. M., Kurchenko V. P., Kostyuk V. A. Physiological and therapeutic significance of the oxidative processes with the participation of flavonoids in plants and animals. *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Fiziologicheskie, biokhimicheskie i molekulyarnye osnovy funkcionirovaniya biosistem* [Proceedings of the Belarusian State University. Physiological, biochemical and molecular bases of functioning of biosystems], 2009, vol. 4, pt. 1, pp. 9–26 (in Russian).
5. Williams R. J., Spencer J. P. E., Rice-Evans C. A. Flavonoids: antioxidants or signalling molecules. *Free Radical Biology and Medicine*, 2004, vol. 36, no. 7, pp. 838–849. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2004.01.001>
6. Rao A. V., Balachandran B. Role of oxidative stress and antioxidants in neurodegenerative diseases. *Nutritional Neuroscience*, 2002, vol. 5, no. 5, pp. 291–309. <https://doi.org/10.1080/1028415021000033767>
7. Tarahovskii Yu. S., Kim Yu. A., Abdrasilov B. S., Muzafarov E. N. *Flavonoids: biochemistry, biophysics, medicine*. Pushchino, Synchronbook Publ., 2013. 310 p. (in Russian).
8. Halliwell B., Zhao K., Whiteman M. The gastrointestinal tract: a major site of antioxidant action? *Free Radical Research*, 2000, vol. 33, pp. 819–830.
9. Lin X., Lin Ch.-H., Zhao T., Zuo D., Ye Z., Liu L., Lin M.-T. Quercetin protects against heat stroke-induced myocardial injury in male rats: antioxidative and antiinflammatory mechanisms. *Chemico-Biological Interactions*, 2017, vol. 16, no. 265, pp. 47–54. <https://doi.org/10.1016/j.cbi.2017.01.006>
10. Aguirre L., Arias N., Macarulla M. T., Gracia A., Portillo M. P. Beneficial effects of quercetin on obesity and diabetes. *Open Nutraceuticals Journal*, 2011, vol. 4, pp. 189–198. <https://doi.org/10.2174/1876396001104010189>
11. Kleemann R., Verschuren L., Morrison M., Zedelaar S., van Erk M. J., Wielinga P. Y., Kooistra T. Anti-inflammatory, anti-proliferative and anti-atherosclerotic effects of quercetin in human *in vitro* and *in vivo* models. *Atherosclerosis*, 2011, vol. 218, no. 1, pp. 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.atherosclerosis.2011.04.023>
12. Caddeo C., Díez-Sales O., Pons R., Fernández-Busquets X., Fadda A. M., Manconi M. Topical anti-inflammatory potential of quercetin in lipid-based nanosystems: *in vivo* and *in vitro* evaluation. *Pharmaceutical Research*, 2013, vol. 31, no. 4, pp. 959–968. <https://doi.org/10.1007/s11095-013-1215-0>
13. Shimosaki S., Tsurunaga Y., Itamura H., Nakamura M. Anti-allergic effect of the flavonoid myricitrin from *Myrica rubra* leaf extracts *in vitro* and *in vivo*. *Natural Product Research*, 2011, vol. 25, no. 4, pp. 374–380. <https://doi.org/10.1080/14786411003774320>
14. Ji L., Ma Y., Wang Z., Cai Z., Pang C., Wang Z. Quercetin prevents pyrrolizidine alkaloid clivorine-induced liver injury in mice by elevating body defense capacity. *PLoS ONE*, 2014, vol. 9, no. 6, pp. e98970. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098970>
15. Chervyakovskii E. M., Vlasova T. M., Gilep A. A., Kurchenko V. P., Usanov S. A. Chromatographic analysis and identification of main oxidation products of quercetin. *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Fiziologicheskie, biokhimicheskie i molekulyarnye osnovy funkcionirovaniya biosistem* [Proceedings of the Belarusian State University. Physiological, biochemical and molecular bases of functioning of biosystems], 2009, vol. 1, pt. 1, pp. 159–170 (in Russian).
16. Chervyakovsky E. M., Bolibrukh D. A., Kurovskii D. L., Gilep A. A., Vlasova T. M., Kurchenko V. P., Usanov S. A. Oligomeric oxidation products of the flavonoid quercetin. *Chemistry of Natural Compounds*, vol. 44, no. 4, 2008, pp. 427–431. <https://doi.org/10.1007/s10600-008-9092-1>
17. Johnson D., Lardy H. A. Isolation of liver or kidney mitochondria. *Methods in Enzymology*, 1967, vol. 10, pp. 94–96. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(67\)10018-9](https://doi.org/10.1016/0076-6879(67)10018-9)
18. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 1951, vol. 193, no. 1, pp. 265–275.
19. Stocks J., Dormandy T. L. The autoxidation of human red cell lipids induced by hydrogen peroxide. *British Journal of Haematology*, 1971, vol. 20, no. 1, pp. 95–111. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2141.1971.tb00790.x>
20. Ellman G. L. Tissue sulfhydryl groups. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1959, vol. 82, no. 1, pp. 70–77. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(59\)90090-6](https://doi.org/10.1016/0003-9861(59)90090-6)
21. Savic I. M., Nikolic V. D., Savic-Gajic I., Nikolic L. B., Radovanovic B. C., Mladenovic J. D. Investigation of properties and structural characterization of the quercetin inclusion complex with (2-hydroxypropyl)- β -cyclodextrin. *Journal of Inclusion Phenomena and Macroscopic Chemistry*, 2015, vol. 82, no. 3–4, pp. 383–394. <https://doi.org/10.1007/s10847-015-0500-4>
22. Erkoç Ş., Erkoç F., Keskin N. Theoretical investigation of quercetin and its radical isomers. *Journal of Molecular Structure: THEOCHEM*, 2003, vol. 631, no. 1–3, pp. 141–146. [https://doi.org/10.1016/s0166-1280\(03\)00237-9](https://doi.org/10.1016/s0166-1280(03)00237-9)
23. Zavodnik I. B., Lapshina E. A., Zavodnik L. B., Bartosz G., Soszynski M., Bryszewska M. Hypochlorous acid damages erythrocyte membrane proteins and alters lipid bilayer structure and fluidity. *Free Radical Biology and Medicine*, 2001, vol. 30, no. 4, pp. 363–369. [https://doi.org/10.1016/s0891-5849\(00\)00479-2](https://doi.org/10.1016/s0891-5849(00)00479-2)

24. Zavodnik L. B., Zavodnik I. B., Lapshyna E. A., Buko V. U., Bryszewska M. J. Hypochlorous acid-induced membrane pore formation in red blood cells. *Bioelectrochemistry*, 2002, vol. 58, no. 2, pp. 157–161. [https://doi.org/10.1016/s1567-5394\(02\)00151-2](https://doi.org/10.1016/s1567-5394(02)00151-2)
25. Rasulev B. F., Abdullaev N. D., Syrov V. N., Leszczynski J. A quantitative structure-activity relationship (QSAR) study of the antioxidant activity of flavonoids. *QSAR and Combinatorial Science*, 2005, vol. 24, no. 9, pp. 1056–1065. <https://doi.org/10.1002/qsar.200430013>
26. Jacobs H., Moalin M., Bast A., van der Vijgh W. J., Haenen G. R. An essential difference between the flavonoids monoHER and quercetin in their interplay with the endogenous antioxidant network. *PLoS ONE*, 2010, vol. 5, no. 11, p. e13880. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013880>
27. Rong Y., Wang Z., Wu J., Zhao B. A theoretical study on cellular antioxidant activity of selected flavonoids. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, 2012, vol. 93, pp. 235–239. <https://doi.org/10.1016/j.saa.2012.03.008>
28. Awad H. M., Boersma M. G., Vervoort J., Rietjens I. M. C. M. Peroxidase-catalyzed formation of quercetin quinone methide-glutathione adducts. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2000, vol. 378, no. 2, pp. 224–233. <https://doi.org/10.1006/abbi.2000.1832>
29. Rietjens I. M., Boersma M. G., de Haan L., Spenkelink B., Awad H. M., Cnubben N. H., van Zanden J. J., van der Woude H., Alink G. M., Koeman J. H. The pro-oxidant chemistry of the natural antioxidants vitamin C, vitamin E, carotenoids and flavonoids. *Environmental Toxicology and Pharmacology*, 2002, vol. 11, no. 3–4, pp. 321–333. [https://doi.org/10.1016/s1382-6689\(02\)00003-0](https://doi.org/10.1016/s1382-6689(02)00003-0)
30. Kühnau J. The flavonoids. A class of semi-essential food components: their role in human nutrition. *World Review of Nutrition and Dietetics*, 1976, vol. 24, pp. 117–191. <https://doi.org/10.1159/000399407>
31. Galati G., Moridani M. Y., Chan T. S., O'Brien P. J. Peroxidative metabolism of apigenin and naringenin versus luteolin and quercetin: glutathione oxidation and conjugation. *Free Radical Biology and Medicine*, 2001, vol. 30, no. 4, pp. 370–382. [https://doi.org/10.1016/s0891-5849\(00\)00481-0](https://doi.org/10.1016/s0891-5849(00)00481-0)
32. Mulder P., Korth H.-G., Ingold K. U. Why quantum-thermochemical calculations must be used with caution to indicate a promising lead antioxidant. *Helvetica Chimica Acta*, 2005, vol. 88, no. 2, pp. 370–374. <https://doi.org/10.1002/hlca.200590021>
33. De Heer M. I., Mulder P., Korth H.-G., Ingold K. U., Luszyk J. Hydrogen atom abstraction kinetics from intramolecularly hydrogen bonded ubiquinol-0 and other (poly)methoxy phenols. *Journal of the American Chemical Society*, 2000, vol. 122, no. 10, pp. 2355–2360. <https://doi.org/10.1021/ja9937674>
34. Potapovich A. I., Suhan T. O., Kostyuk T. V., Paskarella A., Kostyuk V. A. Functional abnormalities in endothelial cells exposed to oxidized LDL and their correction by plant polyphenols. *Vestnik Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 2, Biologiya* [Vestnik of the Belarusian State University, series 2, Biology], 2010, no. 3, pp. 43–47 (in Russian).
35. Kostyuk V. A., Potapovich A. I., Suhan T. O., de Luca C., Korkina L. G. Antioxidant and signal modulation properties of plant polyphenols in controlling vascular inflammation. *European Journal of Pharmacology*, 2011, vol. 658, no. 2–3, pp. 248–256. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2011.02.022>
36. Heijnen C. G. M., Haenen G. R. M. M., Oostveen R. M., Stalpers E. M., Bast A. Protection of flavonoids against lipid peroxidation: the structure activity relationship revisited. *Free Radical Research*, 2002, vol. 36, no. 5, pp. 575–581. <https://doi.org/10.1080/10715760290025951>
37. Buko V., Palecz B., Belica-Pacha S., Zavodnik I. The supramolecular complex of sertraline with cyclodextrins: physicochemical and pharmacological properties. *Nano- and microscale drug delivery systems: design and fabrication*. Amsterdam, Elsevier Publ., 2017, pp. 343–356.
38. Nguyen T. A., Liu B., Zhao J., Thomas D. S., Hook J. M. An investigation into the supramolecular structure, solubility, stability and antioxidant activity of rutin/cyclodextrin inclusion complex. *Food Chemistry*, 2013, vol. 136, no. 1, p. 186–192. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.07.104>
39. Liu B., Li W., Nguyen T. A., Zhao J. Empirical, thermodynamic and quantum-chemical investigations of inclusion complexation between flavanones and (2-hydroxypropyl)-cyclodextrins. *Food Chemistry*, 2012, vol. 134, no. 2, pp. 926–932. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.02.207>
40. Oleinik L. I., Buslova T. S., Veselova I. A., Shekhovtsova T. N. Kinetics of peroxidase-catalyzed oxidation of quercetin in the presence of β -cyclodextrin. *Moscow University Chemistry Bulletin*, 2011, vol. 66, no. 3, pp. 166–170. <https://doi.org/10.3103/S0027131411030084>
41. Bustos P. S., Deza-Ponzio R., Páez P. L., Albesa I., Cabrera J. L., Virgolini M. B., Ortega M. G. Protective effect of quercetin in gentamicin-induced oxidative stress *in vitro* and *in vivo* in blood cells. Effect on gentamicin antimicrobial activity. *Environmental Toxicology and Pharmacology*, 2016, vol. 48, pp. 253–264. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2016.11.004>
42. Dorta D. J., Pigosio A. A., Mingatto F. E., Rodrigues T., Pestana C. R., Uyemura S. A., Santos A. C., Curti C. Antioxidant activity of flavonoids in isolated mitochondria. *Phytotherapy Research*, 2008, vol. 22, no. 9, pp. 1213–1218. <https://doi.org/10.1002/ptr.2441>
43. Weng Z., Zhou P., Salminen W. F., Yang X., Harrill A. H., Cao Z., Mattes W. B., Mendrick D. L., Shi Q. Green tea epigallocatechin gallate binds to and inhibits respiratory complexes in swelling but not normal rat hepatic mitochondria. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2014, vol. 443, no. 3, pp. 1097–1104. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2013.12.110>

Информация об авторах

Вейко Артем Геннадьевич – аспирант. Гродненский государственный университет им. Янки Купалы (ул. Ожешко, 22, 230023, г. Гродно, Республика Беларусь). E-mail: Wei93@yandex.ru

Ильич Татьяна Викторовна – аспирант. Гродненский государственный университет им. Янки Купалы (ул. Ожешко, 22, 230023, г. Гродно, Республика Беларусь). E-mail: Tatyana-luchic@yandex.ru

Лапшина Елена Алексеевна – канд. биол. наук, доцент. Гродненский государственный университет им. Янки Купалы (ул. Ожешко, 22, 230023, г. Гродно, Республика Беларусь). E-mail: Lapshina_EA@grsu.by

Буко Вячеслав Ульянович – д-р биол. наук, профессор, заведующий отделом. Институт биохимии биологически активных соединений НАН Беларуси (БЛК, 50, 230030, г. Гродно, Республика Беларусь). E-mail: Buko@bioch.basnet.by

Заводник Илья Борисович – д-р биол. наук, профессор, заведующий кафедрой. Гродненский государственный университет им. Янки Купалы (ул. Ожешко, 22, 230023, г. Гродно, Республика Беларусь). E-mail: zavodnik_il@mail.ru

Information about the authors

Artem G. Veiko – Postgraduate student. Yanka Kupala State University of Grodno (22, Ozheshko Str., 230023, Grodno, Republic of Belarus). E-mail: Wei93@yandex.ru

Tatsiana V. Ilyich – Postgraduate student. Yanka Kupala State University of Grodno (22, Ozheshko Str., 230023, Grodno, Republic of Belarus). E-mail: Tatyana-luchic@yandex.ru

Elena A. Lapshina – Ph. D. (Biol.), Assistant professor. Yanka Kupala State University of Grodno (22, Ozheshko Str., 230023, Grodno, Republic of Belarus). E-mail: Lapshina_EA@grsu.by

Vyacheslav U. Buko – D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Department. Institute of Biochemistry of Biologically Active Compounds of the National Academy of Sciences of Belarus (50, BLK, 230030, Grodno, Republic of Belarus). E-mail: Buko@bioch.basnet.by

Ilya B. Zavodnik – D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Department. Yanka Kupala State University of Grodno (22, Ozheshko Str., 230023, Grodno, Republic of Belarus). E-mail: zavodnik_il@mail.ru