



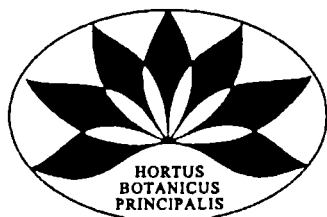
ISSN: 0366-502X

# **БЮЛЛЕТЕНЬ** **ГЛАВНОГО** **БОТАНИЧЕСКОГО** **САДА**

**4/2013**

**(Выпуск 199)**





# БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

4/2013 (Выпуск 199)

ISSN: 0366-502X

## СОДЕРЖАНИЕ

### ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

- Г.А. Волкова, Н.А. Моторина, С.В. Кочеткова** Редкие виды растений в Ботаническом саду Института биологии Коми НЦ УрО РАН ..... 3
- Т.М. Черевченко, Л.И. Буюн, Л.А. Ковальская, В.С. Вахрушкин** Принципы создания и перспективы использования экспозиции «орхидариум» в Национальном ботаническом саду им. Н.Н. Гришко НАН Украины ..... 10

### ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ

- С.М. Соколова** Особенности белкового состава семян однодольных растений ..... 15
- Ж.А. Рупасова, И.К. Володько, Л.В. Гончарова, А.М. Бубнова, В.Н. Решетников, В.В. Туток** Изменение биохимического состава надземных органов вечнозеленых и листопадных видов *Rhododendron* L. в зависимости от гидротермического режима в Беларуси ..... 21
- Г.А. Аветисян, А.В. Бабоша** Влияние обработки перекисью водорода и 3-амино-1,2,4-триазолом на развитие колоний мучнистой росы пшеницы ..... 30

### ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

- Л.И. Глухова, В.П. Упелниек** Апомиксис у видов пырея и его значение в эволюции злаков ..... 39
- Е.В. Семенова** Изучение коллекции межлинейных гибридов неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов, содержащих мей-гены *ph-1b*, по некоторым количественным признакам ..... 43
- В.И. Белов, Л.П. Иванова, С.В. Завгородний, В.П. Упелниек** Селекционно-генетические ресурсы отрастающих промежуточных пшенично-пырейных гибридов ( $2n=56$ ) ..... 49
- С.П. Долгова, П.О. Лошакова, Л.П. Калмыкова** Морфологические признаки и качество зерна гибридов неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов с видами родов *Elytrigia* Desv. и *Elymus* L. .... 56
- С.М. Градсков, С.В. Завгородний, В.П. Упелниек** Дивергентные формы вторичных гексаплоидных озимых тритикале ( $\times$  *Triticosecale* Wittm., A<sub>1</sub>AB<sub>1</sub>BRR,  $2n=6x=42$ ) ..... 62

### ПОТЕРИ НАУКИ

- Памяти Натальи Владимировны Трулевич (13.12.1931–26.09.2013) ..... 67

#### Учредители:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Главный ботанический сад  
им. Н.В. Цицина РАН  
ООО «Научтехлитиздат»;  
ООО «Мир журналов».

#### Издатель:

ООО «Научтехлитиздат»

Журнал зарегистрирован федеральной службой по надзору в сфере связи информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор).

Свидетельство о регистрации  
СМИ ПИ № ФС77-46435

#### Подписные индексы

ОАО «Роспечать» 83164  
«Пресса России» 11184

#### Главный редактор:

Демидов А.С., доктор биологических наук, профессор, Россия

#### Редакционная коллегия:

Беляева Ю.Е., канд. биол. наук, Россия  
Бондорина И.А. доктор биол. наук, Россия  
Виноградова Ю.К. доктор биол. наук (зам. гл. редактора), Россия  
Горбунов Ю.Н. доктор биол. наук, Россия  
Иманбаева А.А. канд. биол. наук, Казахстан  
Кузьмин З.Е. канд. с/х наук, Россия  
Молканова О.И. канд. с/х наук, Россия  
Плотникова Л.С. доктор биол. наук, проф. Россия  
Решетников В.Н. доктор биол. наук, проф., Беларусь  
Семихов В.Ф. доктор биол. наук, проф. Россия  
Ткаченко О.Б. доктор биол. наук, Россия  
Трулевич Н.В. доктор биол. наук, проф. Россия

Черевченко Т.М. доктор биол. наук, проф., Украина  
Шатко В.Г. канд. биол. наук (отв. секретарь), Россия

Швецов А.Н. канд. биол. наук, Россия  
Huang Hongwen – Prof., China  
Peter Wyse Jackson – Dr., Prof., USA  
Sara Olfild – Secretary General of Botanical Garden Conservation International, UK

Дизайн и верстка  
Шабловская И.Ю.

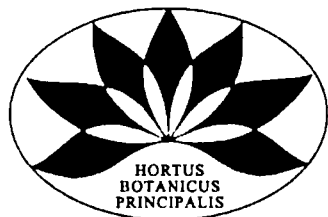
#### Адрес редакции:

107258, Москва,  
Альмов пер., д. 17, корп. 2  
«Издательство, редакция журнала  
«Бюллетень Главного ботанического сада»  
Тел.: +7 (499) 168-24-28  
+7 (499) 977-91-36  
E-mail: bul\_mbs@mail.ru  
bulletinbotanicalgarden@mail.ru

Подписано в печать 22.11.2013 г.  
Формат 60х88 1/8. Бумага офсетная  
Печать офсетная. Усл.-печ. л. 12,4.  
Уч.-изд. л. 14,5. Заказ № 859  
Тираж 300 экз.

#### Оригинал-макет и электронная версия подготовлены

ООО «Научтехлитиздат»  
Отпечатано в типографии  
ООО «Научтехлитиздат»,  
107258, Москва, Альмов пер., д. 17, стр. 2  
www.tgizd.ru



# BULLETIN MAIN BOTANICAL GARDEN

4/2013 (Выпуск 199)

ISSN: 0366-502X

## CONTENTS

### INTRODUCTION AND ACCLIMATIZATION

- G.A. Volkova, N.A. Motorina, S.V. Kochetkova** Rare Plant Species  
In Collections of the Botanical Garden in the Institute for Biology  
Komi Research Center, Ural Department of RAS ..... 3
- T.M. Cherevchenko, L.I. Buyun, L.A. Kovalskaya, V.S. Vakhrushkin**  
The Principles of Creation and Prospects of Application  
for Hothouse Exposition «Orchidarium» in the N.N. Gryshko  
National Botanical Gardens of NAS of the Ukraine ..... 10

### PHYSIOLOGY, BIOCHEMISTRY

- S.M. Sokolova** Features of Protein Composition  
of Monocotyledonous Plants Seeds ..... 15
- Zh.A. Rupasova, I.K. Volodko, L.V. Goncharova, A.M. Bubnova,  
V.N. Reshetnikov, V.V. Titok** Biochemical Variability of Terraneous Parts  
of Evergreen and Deciduous Species *Rhododendron* L.  
Depending on the Season Hydrothermal Regime in Belarus ..... 21
- G.A. Avetisyan, A.V. Babosha** Effects of Exogenous Hydrogen Peroxide  
and 3-amino-1,2,4-triazole on Development  
of the Wheat Powdery Mildew Pathogen Colonies ..... 30

### DISTANT HYBRIDIZATION

- L.I. Glukhova, V.P. Upelnik** Grey arid Elongated Couchgrass Apomixis  
and Its Meaning in Cereals Evolution ..... 39
- E.V. Semenova** Studying of Interlinear Hybrids Collection of Incomplete  
Wheat-couch-grass Amphidiploids Comprising Meiotic  
Recombination Gene *ph-1b* Regarding Some Quantitative Traits .... 43
- V.I. Belov, L.P. Ivanova, S.V. Zavgorodny, V.P. Upelnik** Selection  
and Genetic Resources of Growing Intermediate  
Wheat-couch-grass Hybrids ( $2n=56$ ) ..... 49
- S.P. Dolgova, P.O. Loshakova, L.P. Kalmykova** Morphological Characteristics  
and Grain Quality of Hybrids IWWAD with Species  
of the Genera *Elytrigia* Desv. and *Elymus* L. .... 56
- S.M. Gradskov, S.V. Zavgorodny, V.P. Upelnik** Divergent Forms  
of Secondary Hexaploids Winter Triticale  
( $\times$  *Triticosecale* Witt., A<sub>1</sub>AB<sub>1</sub>BRR,  $2n=6x=42$ ) ..... 62

### OBITUARY

- N.V. Trulevich (13.12.1931–26.09.2013) ..... 67

#### Founders:

Federal State Budgetary Institution  
For Science Main Botanical Gardens  
Named After N.V. Tsitsin  
Russian Academy Of Sciences;  
Ltd. «Nauchtehlitizdat»;  
Ltd. «The World Of Magazines»

#### Publisher:

Ltd. «Nauchtehlitizdat»

The Journal Is Registered  
By The Federal Service  
For Supervision In The Sphere  
Of Communications  
Information Technologies  
And Mass Communications  
(Roskomnadzor).

Certificate Of Print Media Registration  
№ Фс77-46435

#### Subscription Numbers:

The Public Corporation «Rospechat»  
83164  
«Press Of Russia»  
11184

#### Editor-In-Chief

Demidov A.S., Dr. Sc. Biol., Prof.

#### Editorial Board:

Belyaeva Yu.E., Cand. Sc. Biol.  
Bondarina I.A., Dr. Sc. Biol.  
Vinogradova Yu.K., Dr. Sc. Biol.  
(Deputy Editor-in-Chief)  
Gorbunov Yu.N., Dr. Sc. Biol.  
Imanbaeva A.A., Cand. Sc. Biol.  
Kuzmin Z.E., Cand. Sc. Agriculture  
Molkanova O.I., Cand. Sc. Agriculture  
Plotnikova L.S., Dr. Sc. Biol., Prof.  
Reshetnikov V.N., Dr. Sc. Biol., Prof.  
Semikhov V.F., Dr. Sc. Biol., Prof.  
Tkachenko O.B., Dr. Sc. Biol.  
Trulevich N.V., Dr. Sc. Biol., Prof.  
Cherevchenko T.M., Dr. Sc. Biol., Prof.  
Shatko V.G., Cand. Sc. Biol.  
(Secretary-in-Chief)  
Shvetsov A.N., Cand. Sc. Biol.  
Huang Hongwen – Prof.  
Peter Wyse Jackson – Dr., Prof.  
Sara Olvid – Secretary General of Botanical  
Garden Conservation International

#### Design, Make-Up

Shablovskaya I.Yu.

#### Editorial Office Address:

107258, Moscow,  
Alymov Pereulok, 17, Bldg 2.  
«Ltd. The Publishing House, Editors  
"Bulletin Main Botanical Garden"»  
Phone: +7 (499) 168-24-28  
+7 (499) 977-91-36  
E-mail: bul\_mbs@mail.ru  
bulletinbotanicalgarden@mail.ru

Sent to the Press 22.11.2013.

Format: 60×88 1/8.

Text Magazine Paper. Offset Printing.

12,4 Conventional Printer's Sheets

14,5 Conventional Publisher's Signatures.

The Order № 859.

Circulation: 300 Copies.

The Layout and the Electronic Version

of the Journal are Made by Ltd.

«Nauchtehlitizdat»

Printed in Ltd.

«Nauchtehlitizdat»,

107258, Moscow, Alymov pereulok, 17, bldg. 2  
www.tgizd.ru



**Г.А. Волкова**

канд. с/х наук, ст. н. с

**Н.А. Моторина**

вед. инженер

**С.В. Кочеткова**

м. н. с

E-mail: skrockaja@komisc.ru

Федеральное государственное бюджетное  
учреждение науки Институт биологии Коми

НЦ УрО РАН,

Сыктывкар

## Редкие виды растений в Ботаническом саду Института биологии Коми НЦ УрО РАН

Роль интродукции растений в деле сохранения биоразнообразия признана в настоящее время наиболее перспективной. В коллекционном фонде Ботанического сада, насчитывающем в своем составе свыше 3.0 тыс. таксонов (видов и сортов) полезных растений, более 130 видов являются редкими, охраняемыми в различных регионах России и других государств. Среди них 23 вида лука, 3 вида лилий, 7 видов ириса, 5 видов тюльпана, 6 видов пиона, а также десятки представителей орхидных и других семейств. В работе приводятся результаты исследований по изучению биоморфологических особенностей редких видов, изменчивости растений в процессе адаптации, способности к самовозобновлению в новых экологических условиях.

**Ключевые слова:** редкие виды, интродукция, Республика Коми.

**G.A. Volkova**

Cand. Sc. Agro., Senior Researcher

**N.A. Motorina**

Engineer

**S.V. Kochetkova**

Junior Researcher

E-mail: skrockaja@komisc.ru

Federal State Budgetary Institution for Science Institute  
of Biology Komi Science Center Ural Department RAS,

Syktывkar

## Rare Plant Species In Collections of the Botanical Garden in the Institute for Biology Komi Research Center, Ural Department of RAS

Plant introduction has been considered to be the most promising method of biodiversity conservation. Collections of the Botanical Gardens comprise more than 3.0 thousand taxa (species and cultivars) of useful plants, among them nearly 130 rare species, protected in different regions of Russia and other countries: 23 onion species, 2 species of lily, 7 species of iris, 5 species of tulip, 6 species of peony, dozens of orchids etc. The data on biological-morphological features, plant variability in the process of adaptation, and reproduction are presented.

**Keywords:** rare plant species, introduction, Komi Republic.

Охрана растительного мира и, в частности, охрана видов растений, особенно редких и подвергающихся угрозе исчезновения, является очень важной проблемой, тесно связанной с охраной генофонда растений и всех компонентов окружающей среды. Сохранение редких и исчезающих видов является важной задачей деятельности Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

В коллекционном фонде Ботанического сада насчитывается более 130 видов редких растений, охраняемых в различных регионах России и других государств. В их числе редкие виды лука (*Allium*), лилий (*Lilium*), ириса (*Iris*), пиона (*Paeonia*), тюльпана (*Tulipa*), примулы (*Primula*),

а также десятки представителей орхидных (*Orchidaceae*) и других семейств. [1–4].

Целью исследований было установить степень устойчивости и способы воспроизводства редких видов растений (местных и из различных флор мира) в условиях Ботанического сада. При этом решались следующие задачи: изучение особенностей роста и развития интродуцированных редких травянистых растений в новых экологических условиях; выявление изменчивости морфологических признаков в процессе адаптации; определение зимостойкости и долголетия видов в культуре; разработка способов размножения.



## Материал и методы

Редкие виды растений привлечены в интродукцию за ряд лет, но наиболее целенаправленно и интенсивно пополнены ими коллекции Ботанического сада в последние годы, начиная с 2000, когда за редкими растениями в природную флору районов Республики Коми организовывались специальные экспедиционные выезды. Часть редких видов, особенно инорайонных, привлекалась в коллекционные посадки Сада сеянцами, выращенными из семян. Семена по дедектусам и посадочный материал редких видов других регионов получены из многих ботанических садов России и других государств.

При изучении биоморфологических особенностей в онтогенезе, репродуктивных возможностей и адаптационного потенциала редких видов травянистых растений использованы соответствующие методики [5, 6, 7].

## Результаты и обсуждение

Коллекционный фонд растений Ботанического сада Института биологии в открытом грунте и оранжерее насчитывает более 3000 таксонов (видов и сортов). Большое внимание при создании и ежегодном пополнении коллекций уделяется редким и охраняемым видам (табл. 1).

На важность сохранения и изучения в коллекциях редких видов декоративных травянистых растений указывается в Международной программе ботанических садов по охране растений [8]. Там сказано, что фитоохранная деятельность ботанических садов поможет предотвратить потерю видов и генетического разнообразия растений, замедлит дальнейшую деградацию окружающей среды и позволит сохранить мировые биологические ресурсы для будущих поколений.

Анализ коллекционного фонда декоративных растений Ботанического сада по признаку устойчивости в природе

показал, что среди всего многообразия интродуцентов 105 травянистых видов открытого грунта относятся к категории редких и исчезающих [1]. Они включены в Красные книги СССР [2], РСФСР [3], Республики Коми [4] и других регионов. По географическому происхождению они относятся к следующим группам растений: среднеазиатские виды – 25; дальневосточные – 12; кавказские и крымские – 19; сибирские – 30; местные (флоры Республики Коми) – 35. Следует при этом отметить, что 16 сибирских видов одновременно являются редкими во флоре России и Республики Коми.

Важным итогом интродукционной деятельности Ботанического сада является сохранение и изучение в коллекции родового комплекса *Allium* 130 таксонов (123 вида, 4 разновидности и 3 сорта), а также удвоение коллекции лилий (род *Lilium*) по числу сортов, увеличение коллекции лилейников (*Heimerocallis*) на одну треть. При этом видовое разнообразие лилейников уже превысило половину всего мирового разнообразия их видов.

Анализ редких видов лука по географическому происхождению показывает, что преобладают в коллекции виды лука среднеазиатские – всего 14, из них 12 видов являются эндемиками Средней Азии, а 2 вида имеют более широкий ареал распространения. На Дальнем Востоке встречается только один вид – *A. altaicum*, на Кавказе встречаются четыре, из них эндемик Кавказа является один вид – *A. tripedale* Trautv. Есть среди редких видов лука растения восточно-европейские – *A. dioscoridis* Stank. и восточно-сибирские – *A. neriniflorum* Baker. При изучении биоморфологических особенностей разных образцов видов из рода *Allium* (*A. altissimum*, *A. giganteum*, *A. stipitatum*), установлено, что чем больше длина цветоносов, тем меньше диаметр соцветий. Такая закономерность отмечается у многих других видов, за исключением *A. altaicum* и *A. angulosum*. Редкий вид Красной книги России и бывшего СССР лук алтайский и лук угловатый –

**Таблица 1.** Биоразнообразие декоративных травянистых растений, в том числе редких, в коллекциях Ботанического сада Института биологии КНЦ УрО РАН

Родовые комплексы	Видов		В коллекциях Ботанического сада		В т.ч. редкие виды в коллекциях ботанического сада из флоры:		
	в мире	в России и сопредельных государствах	видов (разновид.)	сорт (форм)	бывшего СССР	России	Республики Коми
<i>Allium</i> L.	500	332	127	3	23	3	1
<i>Astilbe</i> Buch.-Ham. ex D. Don	30	2	7	57	1	–	–
<i>Heimerocallis</i> L.	20	7	10	63	1	–	–
<i>Iris</i> L.	250	78	15	93	7	3	1
<i>Lilium</i> L.	100	20	5	143	4	2	–
<i>Narcissus</i> L.	30	7	2	94	1	–	–
<i>Paeonia</i> L.	40	21	6	78	6	4	1
<i>Primula</i> L.	600	83	8	5	3	1	2
<i>Tulipa</i> L.	140	78	5	164	5	1	–
Прочие многолетники	–	–	650	224	56	28	46
Всего	–	–	834	919	105	42	51

редкий вид Республики Коми не укладываются в эту закономерность, хотя изучаются в наибольшем разнообразии образцов.

Результаты изучения редких видов рода *Allium* представлены в таблице 2.

**Таблица 2.** Особенности роста и развития, декоративные качества редких видов *Allium* по /1/

Вид (откуда и когда получен)	Географическое происхождение	Численность образца шт.	Дата начала цветения	Число цветоносов всего/на 1 раст., шт.	Длина цветоноса, см	Размеры дл./диаметр		Окраска цветка
						соцветия	цветка	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>A. aflatunense</i> F. Fedtsch. (ГБС, 1980)	6	28	15.06	12/0.4	110.8	7.5	1.0	фиол.
о+ <i>A. altaicum</i> Pall. (США, 1980)	3,4,5,6	88	05.07	105/1.2	40.5	3.8	0.45	бело-зелен.
<i>A. altaicum</i> (Оберхоф, 1999)	3,4,5,6	9	03.07	102/11.3	66.6	4.7	0.5	бело-зелен.
<i>A. altissimum</i> Regel (ГБС, 1995)	6	27	20.06	40/1.5	89.8	8.8	1.0	фиол.
<i>A. altissimum</i> (Йошкар-Ола, 2001)	6	3	27.06	5/1.7	109.4	7.0	1.3	фиол.
<i>A. angulosum</i> L. (ВИЛАР, 1994)	1,3,4	24	02.07	46/1.9	45.0	3.8	0.5	сирен.
<i>A. angulosum</i> (Минск, 2002)	1,3,4	7	05.07	28/4.0	50.6	4.2	0.3	сирен.
<i>A. carolinianum</i> DC. (Хорог, 1983; ГБС, 1996)	6	84	10.07	96/1.1	51.8	3.6	0.5	сирен.
<i>A. cristophii</i> Trautv. (Италия, 1994)	6	8	20.07	8/1.0	61.5	8.1	1.0	фиол.
* <i>A. dioscoridis</i> Stank. (Марсель, 2000)	1	2	н. ц.	вегетирует				
<i>A. elatum</i> Regel (Минск, 2004)	6	2	02.06	1	133	7.5	1.8	фиол.
<i>A. giganteum</i> Regel (СПб., 1982)	6	45	20.06	35/0.8	66.1	8.0	1.6	фиол.
<i>A. giganteum</i> (Йошкар-Ола, 2001)	6	5	20.06	2/0.4	96.0	5.7	1.5	фиол.
<i>A. karataviense</i> Regel (Самара, 2001)	6	3	н. ц.	вегетирует				
<i>A. longicuspis</i> Regel (ГБС, 1984)	6	15	03.07	16/1.1	85.8	4.2	0.4	светло-желт.
о + <i>A. neriniflorum</i> Baker (Новосибирск, 2003)	4	2	н. ц.	вегетирует				
<i>A. oreophilum</i> C.A. Mey (Самара, 2001)	2,6	5	18.06	5/1.0	10.1	3.5	1.0	малин.
<i>A. oschaninii</i> O. Fedtsch. (Уфа, 1997)	6	36	01.07	44/08	64.6	6.1	0.4	серо-белая
* <i>A. pskemense</i> B. Fedtsch. (Якутск, 1998)	6	39	03.07	42/1.1	33.4	3.7	—	белая
<i>A. rosenbachianum</i> Regel (Йошкар-Ола, 2001)	6	4	20.06	1/0.25	138.0	11.0	1.0	фиол.
<i>A. sphaerocephalon</i> L. (Италия, 2002)	1,2	14	15.07	15/1.1	70.4	3.5	—	малин.

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>A. stipitatum</i> Regel (Йошкар-Ола, 2001)	6	15	20.06	9/0.6	80.7	9.7	1.0	фиол.
<i>A. suworowii</i> Regel (Саратов, 2001)	6	4	15.06	2/0.5	87.5	9.8	1.6	фиол.
*о <i>A. tripedale</i> Trautv. (Москва, 2001)	2	5	н. ц.	вегетирует				
<i>A. ursinum</i> L. (ГБС, 1996)	1,2	8	21.06	32/4.0	77.9	5.3	1.0	крем.-розов.

**Примечание.** Географическое происхождение видов рода *Allium* дано по С.К. Черепанову (1995), где 1 – Восточная Европа, 2 – Кавказ, 3 – Западная Сибирь, 4 – Восточная Сибирь, 5 – Дальний Восток, 6 – Средняя Азия. В табл. 2. знаком «о» отмечены три вида лука, внесенные в Красную книгу РСФСР (1988), знаком + отмечены 2 вида, включенные как редкие и охраняемые в книгу «Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980). Три вида лука, отмеченные звездочкой (\*), как редкие и исчезающие включены в Красную книгу СССР (1984). Один вид – *A. angulosum* включен в Красную книгу Республики Коми (1999).

Изучаемые редкие виды местной флоры [4] перенесены в Ботанический сад Института биологии в ходе экспедиций в 2000–2001 гг. (табл. 3).

Таблица 3. Особенности роста и развития редких видов инорайонных флор

Вид (откуда и когда получен)	Происхождение по Черепанову	Число экземпляров образца, шт	Дата начала цветения	Число цветоносов всего на 1 раст. шт.	Длина цветоноса, см.	Размер длина / диаметр, см.		Окраска цветка
						соцветия	цветка	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Сем. Liliaceae Juss.								
+о <i>Lilium lancifolium</i> Thunb. (ДВ, 1960)	5	7	06.08	7/1.0	68.4	–	8.8	темно-оранж.
+о <i>L. martagon</i> L. (ГБС, 1963)	1, 3, 4	48	15.06	12/0.3	97.5	27.7	2.5	сирен.
+ <i>L. pensylvanicum</i> Ker.-Gawl. (syn. <i>L. dauricum</i> ; ДВ, 1960)	4, 5	38	30.06	20/0.5	39.3	–	10.5	оранж.-красная
+ <i>Tulipa eichleri</i> Regel (БИН, 1985)	2	14	23.05	6/0.4	20.5	–	4.2/5.8	желто-бордовая
+ <i>T. kaufmanniana</i> Regel (БИН, 1985)	6	30	27.05	29/1.0	37.8	–	4.7/5.0	оранж.
+ <i>T. praestans</i> Th.Hoog (Минск, 2002)	6	5	23.05	1/0.2	23.0	цв. двойные	4.4/5.8	кирп.-красная
+о <i>T. schrenkii</i> Regel (Оренбург, 2002)	6	7	23.05	6/0.9	23.5	–	2.8/4.9	желтая
+ <i>T. tarda</i> Stapf (ВИР, 2002)	6	7	22.05	6/0.9	12.2	–	3.2/5.4	желто-белая
+о <i>Fritillaria ruthenica</i> Wikstr.	1, 2, 3, 6	3	26.05	8/2.7	37.2	–	4.0	белая
+ <i>Erythronium dens-canis</i> L.	1	9	20.05	5/0.6	16.2	–	3.5	сирен.-розовая
Сем. Iridaceae Juss.								
+ <i>Iris. demertrii</i> Achverd. et Mirzoeva	2	8	30.06	10/1.2	97.7	–	6.8	фиол.
+ <i>I. musulmanica</i> Fomin (БИН, 1983)	2	9	01.07	10/1.1	76.0	–	2.0	сине-голубая



Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>o I. pumila</i> L. (Самара, 2001)	1, 2	3	30.05	2/0.7	13.5	–	3.5	желто-корич.
+ <i>I. reticulata</i> Bieb. (ВВЦ, 2000)	1, 2	9	27.04	12/1.3	21.0	–	3.2	ярко-фиол.
<i>I. sibirica</i> L. (РК, 1960)	1, 2, 3, 4	9	20.06	42/4.7	107.6	–	6.5	сине-голубая
+ <i>I. variegata</i> L. (БИН, 1993)	1	6	12.07	7/1.2	55.6	–	5.2	желтая
Сем. <i>Рaeoniaceae</i> Rudolphi								
+ <i>Рaeonia anomala</i> L. (РК, 1960)	1, 3, 4, 6	18	10.06	95/5.3	104.3	–	10.9	розовая
+ <i>o P. caucasica</i> (syn. <i>P. kavachensis</i> ; БИН, 1985)	2	15	10.07	9/0.6	83.7	–	11.5	розовая
+ <i>P. daurica</i> Andr. (ГБС, 1985)	1, 2	5	15.06	2/0.4	72..3	–	10.0	розовая
+ <i>o P. lactiflora</i> Pall. (ВИР, 1982)	4, 5	6	26.06	11/1.9	72..5	–	13.0	белая
+ <i>P. peregrina</i> Mill. (ГБС, 1985)	1	1	20.06	1/1.0	71..5	–	13.3	темно-розовая
+ <i>o P. tenuifolia</i> L. (Минск, 2004)	1, 2	4	–	–	–	–	–	–
Прочие семейства								
+ <i>Astilbe thunbergii</i> Mig. (БИН, 1983)	5	9	14.07	20/2.2	81.3	–	0.5	–
+ <i>Betonica abchasica</i> Chinth. (Лейпциг, 2000)	2	9	15.07	35/3.8	65.0	–	3.5	–
+ <i>o Colchicum autumnale</i> L. (БИН, 1990)	5	9	14.07	20/2.2	81.3	24.0	0.5	–
+ <i>o C. speciosum</i> Stev. (Минск, 2004)	2	23	10.09	3/0.1	15.2	–	5.3	–
+ <i>Brunnera sibirica</i> Stev. (ГБС, 1985)	4,5	9	10.06	много	44.0	–	1.0	–
+ <i>Digitalis lanata</i> Ehrh. (ГБС, 1985)	1	9	15.07	25/2.8	97.1	51.0	4.0	–
+ <i>Helleborus caucasicus</i> A. Br. (БИН, 1990)	2	9	10.06	15/1.7	26.4	–	4.2	–
+ <i>Eremurus regelii</i> Vved. (БИН, 1990)	6	8	05.07	10/1.2	84.6	40.3	2.3	белая
+ <i>Нemerocallis thunbergii</i> Baker (БИН, 1990)	5	7	05.07	17/2.4	82.1	–	6.4	желтая
+ <i>o Campanula komarowii</i> Maleev	2	27	05.07	много	89.6	36.6	3.0/4.1	фиол.
+ <i>Hosta lancifolia</i> (Thunb.) Spreng. (syn. <i>H. albomarginata</i> (Hook.) Ohwi; 1988)	5	9	15.07	12/1.3	46.7	9.3	1.7	сирен.
+ <i>o Galanthus nivalis</i> L. (ВИР, 1982)	2	> 20	03.05	много	10.5	–	1.0	белая
+ <i>o Leucojum aestivum</i> L. (ВВЦ, 2002)	1,2	5	08.05	2/0.4	15.7	5.3	1.5	белая
<i>o Muscari coeruleum</i> Losinsk. (ВИР, 1982)	2	9 курт.	20.05	28.6	много	6.3	0.4	голубая
<i>M. orientale</i> L. (1960)	2	9	03.06	15/1.7	66.5	5.8	1.2	красная
+ <i>o Scilla scilloides</i> (Lindl.) Druce (ВИР, 1982)	5	> 20	10.05	много	15.3	10.2	1.0	сине-фиол.
<b>Примечание.</b> Знаком+ отмечены виды растений, внесенные в книгу «Редкие ...» (1983). Знаком «o» – редкие краснокнижные виды России (1988).								

Два вида природной флоры Республики Коми являются охраняемыми не только на ее территории, но и в России [3]. Изучение редких видов, взятых из природной флоры Республики Коми, показало, что не все они успешно возобновляются. Лучше других размножаются в культуре вегетативно пальчатокоренники (3 вида рода *Dactylorhiza*), коровяк черный (*Verbascum nigrum*) и душица обыкновенная (*Origanum vulgare*). Последние два вида хорошо возобновляются и самосевом. Некоторые редкие виды местной флоры остались в прежнем количестве экземпляров. Значительные выпадения отмечены в образцах: *Cypripedium calceolus*, *Cypripedium guttatum*, *Pulsatilla patens*, *Gymnadenia conopsea*.

Особенности роста и развития, декоративные качества, способность к самовозобновлению в культуре всего

изучаемого разнообразия видов и сортов красивоцветущих растений в открытом грунте, в том числе редких видов, представлены в табл. 4 и освещены в монографии [9] и научных статьях [10, 11].

Таким образом, изучение коллекционного фонда Ботанического сада, включающего более 1.7 тыс. таксонов (видов и сортов) травянистых декоративных растений открытого грунта, показало, что в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми довольно успешно адаптируются виды рода *Allium*, включая среднеазиатские, дальневосточные, кавказские эндеми и редкие виды других регионов. Редкие виды лилий, ирисов, тюльпанов, пионов и многие другие, успешно прошедшие интродукцию, показывают в новых условиях обитания на европейском севере высокие декоративные качества. Из редких видов местной

**Таблица 4.** Рост и развитие, декоративные качества редких видов природной флоры Республики Коми

Вид	Число рас- тений при интродук- ции/ 2004 г.	Дата начала цветения	Длина цветоноса, см	Размер длина/диаметр, см		Число листьев, шт.	Окраска цветков
				соцветия	цветка		
Сем. Orchidaceae Juss.							
о <i>Cypripedium calceolus</i> L.	12/5	15.06	18.5	—	- 4.5	3–4	желто-корич.
<i>C. guttatum</i> Sw.	18/4	20.06	18.0	—	3.5	2	бело-фиол.
<i>Dactylorhiza cruenta</i> (O.F. Muell.) Soo	5/12	05.07	47.6	14.8	1.6	3	красно-фиол. с тем. пятн.
<i>D. incarnata</i> (L.) Soo	9/16	02.07	40.5	11.8	—	4	сирен.-розов.
о <i>D. traunsteineri</i> (Saut.) Soo	7.11	03.07	42.8	11.0	1.5	2	розово-сирен.
<i>Epipactis helleborine</i> L. Crantz	1/2	16.07	33.0	15.8	0.8	3	желто-зелен.
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	7/3	15.07	22.0	12.7	1.2	3	сирен.
<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.	2/2	10.07	17.2	7.3	0.5	1	зелен.-желтая
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	2/3	20.07	44.7	17.3	1.8	2	белая
Сем. Ranunculaceae Juss.							
<i>Anemone sylvestris</i> L.	12/12	10.05	37.3	10/0.8	2.2	10	белая
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	9/3	22.05	35.2	5/1.7	6.0	5–7	кремовая
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.	2/2	10.07	85.6	35.3/26	1.0	много	сирен.-розов.
Прочие семейства, в том числе папоротники							
<i>Aster alpinus</i> L.	20/20	10.06	23.7	4.5	—	6–8	сирен.
<i>Campanula persicifolia</i> L.	9/9	12.07	107.3	33.4	3.0	—	фиол.
<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray	3/3	—	—	лист=42.0		2	—
<i>Dracocephalum ruyschiana</i> L.	9/20	28.06	37.0	15.6	0.5	много	сирен.
<i>Origanum vulgare</i> L.	8/18	20.06	67.4	22.8	0.4	много	сирен.
<i>Primula veris</i> L.	25/25	02.05	19.5	4.2	1.5	4–5	желтая
<i>Rhodiola rosea</i> L.	9/10	20.06	34.0	3.2	0.6	много	желтая
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	1/2	—	—	лист=36.6/6.8		5	—
<i>Verbascum nigrum</i> L.	7.18	10.07	148.5	56.5	3.0	много	ярко-желтая
<i>Veronica spicata</i> L.	9/9	05.07	68.0	22.3	1.0	≈10	фиол.
<b>Примечание.</b> «о» – редкие виды России и Республики Коми.							

флоры успешно размножаются в культуре некоторые представители семейств Orchidaceae (под *Dactylorhiza*), Scrophulariaceae (*Verbascum nigrum*), Lamiaceae (*Origanum vulgare* и *Dracocephalum ruyschiana*), Paeoniaceae (*Paeonia anomala*), Iridaceae (*Iris sibirica*).

## Литература

1. Редкие и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М.: Наука, 1983.
2. Красная книга СССР. М.: Лесная промышленность, 1984. Т. 2.
3. Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988.
4. Красная книга Республики Коми. Москва-Сыктывкар: ДИК Изд-во, 1999.
5. Тамберг Т.Г. Коллекция декоративных растений // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., 1971. Т. 46, Вып. 1.
6. Былов В.Н., Карпионов Р.А. Принципы создания и изучения коллекции малораспространенных многолетних // Бюл. Гл. ботан. сада. 1978. Вып. 107.
7. Коровин С.Е., Кузьмин З.Е., Трулевич Н.В., Швецов А.Н. Переселение растений. Методические подходы к проведению работ. М.: Изд-во ТСХА, 2001.
8. Международная программа ботанических садов по охране растений. М., 2000.
9. Волкова Г.А., Мишуров В.П., Портнягина Н.В. Интродукция полезных растений в подзоне средней тайги Республики Коми (Итоги работы Ботанического сада за 50 лет). СПб.: Наука, 2002. Т. 2.
10. Волкова Г.А., Моторина Н.А. Морфологические и биологические особенности семян редких видов лилий в культуре на европейском Северо-Востоке // Репродуктивная биология редких и исчезающих видов растений: Тез. докл. Всерос. науч. конф. Сыктывкар, 1999.
11. Волкова Г.А., Моторина Н.А. Редкие виды рода *Paeonia* L. в культуре на европейском севере. Там же.

## References

1. Redkie i ischezayushchie vidy prirodnoy flory SSSR, kultiviruemye v botanicheskikh sadakh i drugikh introduktsionnykh tsentrakh stran' [Rare and endangered species of the natural flora of the USSR, in the Botanical Garden of cultivated gardens Sgiach and other centers of the country of introduction]. Moskva: Nauka [Moscow: Publishing House Science], 1983.

2. Krasnaya kniga SSSR [The Red Book of the USSR]. Moskva: Lesnaya promyshlennost' [Moscow: Forest Industry Publishing House], 1984. Vol. 2.

3. Krasnaya kniga RSFSR. Rasteniya [The Red Book of the Russian Federation Plants]. Moskva: Rosagropromizdat [Moscow: Rosagropromizdat], 1988.

4. Krasnaya kniga Respubliki Komi [The Red Book of the Republic of Komi]. Moskva-Sykt'yvkar: DIK Izd-vo [Moscow to Sykt'yvkar: DICK Publ ishing Hose], 1999.

5. Tamberg T.G. Kolleksiya dekorativnykh rasteniy [Collection of ornamental plants] // Tr. po prikladnoy botanike, gene-tike i selektsii [Proc. of Applied Botany, tick generation and selection]. 1971. Vol. 46, Iss. 1.

6. Bylov V.N., Karpisonova R.A. Printsipy sozdaniya i izucheniya kolektsii maloras-prostranennykh mnogoletnikov [The establishment and collection of study maloras-proliferation perennials] // Byul. Gl. botan. sada [Bul. Main Boot. Garden]. 1978. Iss. 107.

7. Korovin S.Ye., Kuzmin Z.Ye., Trulevich N.V., Shvetsov A.N. Pereselenie rasteniy. Metodicheskie podkhody k provedeniyu rabot. Relocation of plants [Methodological approaches to the work]. Moskva: Izd-vo TSKhA [Moscow: Timiryazev Academy of Agriculture Publishing House], 2001.

8. Mezhdunarodnaya programma botanicheskikh sadov po okhrane rasteniy [International Programme Botanic Gardens Conservation]. Moskva [Moscow], 2000.

9. Volkova G.A., Mishurov V.P., Portnyagina N.V. Introduktsiya poleznykh rasteniy v podzone sredney taygi Respubliki Komi (Itogi raboty Botanicheskogo sada za 50 let) [Introduction of useful plants in the middle taiga subzone of the Komi Republic (Results of the Botanical Garden for 50 years)]. Sankt Peterburg: Nauka [Saint Peterburg: Publishing House Science], 2002. Vol. 2.

10. Volkova G.A., Motorina N.A. Morfologicheskie i biologicheskie osobennosti semyan redkikh vidov liliy v kulture na evropeyskom Severo-Vostoke [Morphological and biological characteristics of seeds of rare species of lilies in culture in the European North-East] // Reprodukativnaya biologiya redkikh i ischezayushchikh vidov rasteniy: Tez. dokl. Vseros. nauch. konf. Sykt'yvkar [Reproductive biology is rare and endangered plant species: Proc. of reports. Vseros. scientific. conf. Sykt'yvkar], 1999.

11. Volkova G.A., Motorina N.A. Redkie vidy roda *Paeonia* L. v kulture na evropeyskom severe. Tam zhe [Rare species of the genus *Paeonia* L. in culture on European Soviet North]. Ibid.

## Информация об авторах

Волкова Галина Арсентьевна, канд. с/х наук, ст. н. с.  
Моторина Надежда Александровна, вед. инженер  
Кочеткова Светлана Валерьевна, м. н. с.  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
науки Институт биологии Коми НЦ УрО РАН  
167982, Российская федерация, Республика Коми,  
г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 24  
E-mail: skrockaja@komisc.ru

## Information about the authors

Volkova Galina Arsentjevna, Cand.Sc. Agr., Senior  
Researcher  
Motorina Nadezda Aleksandrovna, Ingeneer  
Kochetkova Svetlata Valerievna, Junior Researcher  
Federal State Budgetary Istition for Science Institute of  
Biology Komi Science Centre of Ural Departmen RAS  
167982, Russian Federation, Komi, Suktuvkar, Kommu-  
nisticheskaya str., 24  
E-mail: skrockaja@komisc.ru



**Т.М. Черевченко**

д-р биол. наук, проф., почесний директор  
E-mail: cherevchenko@botanical-garden.kiev.ua

**Л.І. Буюн**

канд. биол. наук, ст. н. с.

**Л.А. Ковальська**

канд. биол. наук, ст. н. с.

**В.С. Вахрушкін**

м. н. с.

Національний ботанічний сад ім. Н.Н. Гришко  
Національної Академії наук України,  
Київ

## Принципы создания и перспективы использования экспозиции «орхидариум» в Национальном ботаническом саду им. Н.Н. Гришко НАН Украины

Меры, принимаемые в Национальном ботаническом саду им. Н.Н. Гришко НАН Украины (НБС) для сохранения биоразнообразия тропических орхидных *ex situ*, кроме содержания коллекций живых растений, размножения этих растений с помощью методик семенного и клонального размножения *in vitro*, включают создание экспозиции «Орхидариум», которая была открыта для посещения в 2005 г. Основная задача состояла в том, чтобы максимально полно представить таксономическое, экологическое и морфологическое разнообразие тропических орхидных. Предпосылкой к созданию концепции экспозиции были результаты многолетнего мониторинга орхидных как в условиях оранжерей, так и в местах их естественного обитания. Экспозиционная оранжерея «Орхидариум» служит базой для реализации разноплановых общеобразовательных программ и эффективного информирования общественности о необходимости сохранения тропических орхидных от исчезновения.

**Ключевые слова:** орхидные, коллекция закрытого грунта, сохранение биоразнообразия, Киев.

**T.M. Cherevchenko**

Dr. Sc. Biol., Prof., Director  
E-mail: cherevchenko@botanical-garden.kiev.ua

**L.I. Buyun**

Cand. Sc. Biol., Senior Researcher

**L.A. Kovalskaya**

Cand. Sc. Biol., Senior Researcher

**V.S. Vakhrushkin**

Junior Researcher

National Botanical Garden named after N.N. Grishko  
National Academy of Science of Ukraine,  
Kiev

## The Principles of Creation and Prospects of Application for Hothouse Exposition «Orchidarium» in the N.N. Gryshko National Botanical Gardens of NAS of the Ukraine

The measures undertook in National Botanical Garden of NAS to conserve the biodiversity of tropical orchids' flora *ex situ* along with maintenance of living collections, propagation of these plants through a range of asymbiotic seed germination techniques and tissue culture procedures *in vitro* include the creation of exhibition glasshouse «Orchidarium», which was opened for public in 2005. The main goal of this project was to present taxonomical, ecological and morphological diversity of orchids of different regions. The prerequisite of the creation of such exhibition was the long-term orchid developmental investigation both under glasshouse conditions and in their natural habitats. The display glasshouse «Orchidarium» is considered as the source of material for the broad range of educational programs as well as an effective way to form the public awareness of necessity to protect orchid flora from extinction.

**Keywords:** orchids, a collection of greenhouses, biodiversity conservation, Kiev.

Введение в действие в Национальном ботаническом саду (НБС) им. Н.Н. Гришко НАН Украины первой очереди нового оранжерейного комплекса общей площадью 2,3 тыс. м<sup>2</sup> дало возможность создать экспозиции для ознакомления с богатством и разнообразием флоры тропиков и субтропиков, которая по числу видов значительно превышает флору умеренных широт [1].

При создании экспозиций были использованы растения фондовых коллекций НБС, которым в 1999 г., первым среди аналогичных коллекций на Украине, был присвоен статус Национального достояния.

Одной из секций оранжерейного комплекса является экспозиционная оранжерея «Орхидариум» (площадь – 123 м<sup>2</sup>), в которой представлены уникальные

коллекционные образцы орхидных и многих других семейств. Коллекция тропических орхидных НБС включает растения около 450 природных видов, которые принадлежат к 170 родам. Создавалась эта коллекция с учетом Международных приоритетов в природоохранной области\*. Кроме того, в коллекции представлены многочисленные сорта *Brassolaeliocattleya*, *Cymbidium*, *Laeliocattleya*, *Paphiopedilum*, *Phalaenopsis*. Большинство коллекционных образцов (более 70 %) происходят из Юго-Восточной Азии, в то время как флора орхидных Южной и Центральной Америки составляет около 30 %, а орхидные Африки и Мадагаскара представлены единичными видами.

Предпосылкой к созданию концепции экспозиции были результаты многолетнего мониторинга основных биологических характеристик растений фондовых коллекций в условиях оранжерей, а также собственные наблюдения авторов, сделанные во время экспедиций в страны Южной Америки, Юго-Восточной Азии, Африки.

При создании экспозиции основная задача состояла в том, чтобы максимально полно представить видовое и внутривидовое, эколого-морфологическое разнообразие тропических орхидных.

При реализации этой задачи главным ограничением была возможность поддерживать в оранжерее только один температурный режим, наиболее приемлемый для содержания группы «теплолюбивых» видов.

В экспозиции были использованы растения около 100 видов семейства *Orchidaceae* Juss., которые принадлежат к 4 подсемействам (*Vanilloideae*, *Cypripedioideae*, *Orchidoideae*, *Epidendroideae*) [2]. Наибольшим числом видов представлены роды *Dendrobium* Sw. (20), *Coelogyne* Lindl. (8), *Oncidium* Sw. (5), *Calanthe* Lindl. (4), *Bulbophyllum* Thouars (7), большим количеством сортов представлены роды *Cattleya* Lindl., *Cymbidium* Sw. *Phalaenopsis* Bl. [3].

В основу составления экспозиции был положен ботанико-географический принцип. Экспозиционная оранжерея по диагонали условно была разделена на две части. В одной части оранжереи представлены орхидные из Юго-Восточной Азии, Африки и Мадагаскара, образующие более многочисленную группу, в другой – растения из Южной Америки.

Представители семейства орхидных, которое по последним оценкам насчитывает 24,5 тыс. видов [4], во многих тропических странах оказались под угрозой исчезновения [5, 6]. Большой вред природным популяциям наносит не столько сбор этих растений в коммерческих целях как декоративных или лекарственных, сколько изменение экологических условий в местах их естественного произрастания, вызванное хозяйственной деятельностью человека (вырубка лесов, распахивание территорий под сельскохозяйственные культуры, лесные пожары, строительство дорог, добыча полезных ископаемых). Поэтому содержание коллекций тропических орхидных, их размножение в культуре *in vitro* можно рассматривать как один

из путей сохранения биоразнообразия *ex situ*. Поскольку вымирание видов орхидных имеет под собой экологическую основу, использование в экспозициях разных видов орхидных, которые происходят из различных экологических зон, открывает широкие возможности для изучения различных типов жизненных стратегий (систем репродукции, моделей побегообразования, различных структурных адаптаций), обеспечивающих выживание в различных экологических условиях, что в конечном итоге будет способствовать разработке оптимальной технологии размножения и культивирования этих растений в условиях оранжерейной культуры.

Среди разнообразных приспособлений к перекрестному опылению, одним из самых главных и универсальных для всего семейства, без сомнения, является, большая продолжительность цветения. В данном случае именно эта биологическая особенность орхидных обеспечивает привлекательный вид экспозиции практически в течение всего года. Так, например, продолжительность цветения растений многих сортов *Cymbidium*, *Phalaenopsis*, *Dendrobium* (*D. nobile*-тип) составляет 1,5-3 месяца. У других видов – *Sobralia macrantha* Lindl., *Stanhopea tigrina* Batem. ex Lindl., некоторые виды рода *Dendrobium*, продолжительность цветения не превышает нескольких суток. В экспозиции представлены также виды растений, у которых цветение наступает через несколько дней после резкого понижения температуры. «Эфемерные» цветки закрываются уже через несколько часов после начала цветения. К этой группе видов принадлежат *Flickingeria fimbriata* (Blume) Hawkes. *Thrixspermum* Lour., *Dendrobium crumenatum* Sw., представленные в экспозиции, которые на снижение температуры реагируют синхронным цветением. Такая «синхронизация» цветения является еще одним приспособлением к перекрестному опылению.

Наиболее совершенным приспособлением орхидных к перекрестному опылению можно считать использование орхидными непищевых (половых, защитных) инстинктов насекомых, что позволяет значительно расширить круг опылителей. Для иллюстрации приспособлений такого типа в экспозиции использованы разные виды рода *Oncidium* (*O. ampliatum* Lindl., *O. luridum* Lindl., *O. sphacelatum* Lindl.). Для демонстрации «опылительного синдрома», основанного на «половом обмане», аналога которого нет среди других групп покрытосеменных, использованы растения *Trigonidium* spp.

Для представителей семейства орхидных характерно чрезвычайное разнообразие моделей побегообразования, которое возникло в процессе адаптации к широкому диапазону естественных условий, в которых они произрастают. По типу ветвления побеговой системы, в пределах семейства чаще всего выделяют две большие группы – моноподиальных и симподиальных орхидных. Первая группа в экспозиции представлена немногочисленными видами (*Acampe* Lindl., *Angraecum* Bory, *Cleisostoma* spp., *Gastrochilus* spp., *Vanda tricolor* Lindl., межродовым

\* Коллекция растений тропических видов орхидных НБС зарегистрирована в Административном органе CITES на Украине (извещение Минприроды Украины № 6939/19/1-10 от 23.06.2004 г.)

гибридом хAscocenda). Большинству видов орхидных, представленных в экспозиции, присущ симподиальный способ ветвления побеговой системы.

В зависимости от способа жизни в пределах семейства орхидных выделяют несколько экологических групп - наземные растения (или геофиты), эпифиты и литофиты. Преимущественное большинство видов, представленных в экспозиции, - эпифиты. Эпифитизм является эволюционным приобретением, которое возникало независимо во многих филогенетически отдаленных группах сосудистых растений. Однако, 80 % всех эпифитов сосредоточено лишь в четырех семействах - *Orchidaceae*, *Bromeliaceae*, *Polypodiaceae*, *Araceae* [7].

Строение растения-эпифита, функционирование его в условиях постоянного или временного дефицита влаги подчинено основной цели - эффективному поглощению воды, ее накоплению и рациональному использованию. На морфологическом уровне это проявилось в формировании у многих видов целого ряда ксероморфных признаков: видоизмененных побегов - туберидиев (псевдобульб), образованных утолщенными междоузлиями, кожистых листьев, покровной ткани корней - веламена.

Осмотр экспозиции начинается с места, в котором расположены разные представители огромного рода *Dendrobium*, который насчитывает около 1400 видов, распространенных в тропических и влажных субтропических районах Азии, Австралии и на островах Тихого океана, на высоте до 3500 м над уровнем моря. На небольшой площади расположены виды, которые никогда в природе не произрастают вместе - австралийские *D. delicatum* (Bailey) Bailey, *D. kingianum* Bidw., *D. speciosum* J.E. Smith. и виды из Юго-Восточной Азии *D. capillipes* Rchb. f., *D. chrysanthum* Lindl., *D. chrysotoxum* Gagnep., *D. fimbriatum* Hook., *D. hercoglossum* Rchb. f., *D. lindleyi* Steud., *D. moschatum* (Buch.-Ham.) Sw., *D. nobile* Lindl.

Растения видов с короткими или прямостоячими псевдобульбами высажены в горшки или в корзинки, наполненные любым «эпифитным» субстратом на основе коры. Растения видов с длинными свисающими псевдобульбами (*D. aduncum* Lindl., *D. aphyllum* (Roxb.) C. Fischer), образованными многочисленными междоузлиями, высажены в корзинки, подвешенные к «форофитам», роль которых выполняют живые растения *Ficus* spp. (*F. benghalensis* L., *F. benjamine* L., *F. binnendijkii* Miq., *F. lyrata* Warb. *F. mysorensis* B. Heyne ex Roth) или стволы *Robinia pseudoacacia*. У всех представителей рода *Dendrobium* есть преимущество, позволяющее представить на ограниченной площади большое количество разных видов. Корневищные участки между побегами двух последовательных порядков ветвления очень короткие, поэтому растение, независимо от длины побегов, занимает мало места и может быть высажено в небольшую емкость либо прикреплено к блоку из коры сосны или пробкового дуба, как, например, *D. acinaciforme* Roxb. или *D. lomatocilum* Seidenf.

Наиболее яркий аспект разные виды рода *Dendrobium* образуют в экспозиционной оранжерее с апреля по июнь.

Именно в это время года цветут практически все виды *Dendrobium*. Несколько раз в течение года цветет *D. aphyllum*, и практически непрерывно цветут разные сорта *Dendrobium* (групп *-nobile* и *-phalaenopsis*).

Огромный пантропический род *Bulbophyllum* представлен видами, которые чаще всего встречаются в оранжерейных коллекциях, - *B. falcatum* (Lindl.) Rchb. f., *B. frostii* Summerh., *B. lobbii* Lindl., *B. picturatum* (Lodd.) Rchb. f., *B. ornatisimum* (Rchb. f.) J.J. Sm. Цветут эти виды летом, оживляя тот непродолжительный «мертвый» сезон, который длится с середины лета до начала осени. К тому же, виды *Bulbophyllum* являются прекрасной иллюстрацией разнообразия типов соцветия в пределах одного рода.

В «американской» части экспозиции, безусловно, наиболее яркими представителями являются разные виды и сорта *Cattleya*.

Со времени открытия в начале 19 века в бразильском штате Пернамбуко *Cattleya labiata* L. практически ни один род *Orchidaceae* не смог соперничать в популярности с родом *Cattleya*, история интродукции которого насчитывает уже почти два столетия. Разные виды *Cattleya* цветут практически непрерывно в течение всего года, однако, массовое цветение большинства современных сортов приурочено к осенне-зимнему периоду.

С конца января начинается цветение разных сортов *Cymbidium*, которое длится почти до конца весны. В экспозиции используется до 30 сортов, которые различаются по срокам цветения. При выращивании цимбидиумов в нашей климатической зоне для закладки цветоносов в июле-августе необходимо создавать достаточно значительный (до 150 и более) суточный перепад температур. Такая биологическая особенность цимбидиума генетически запрограммирована и связана с экологическими особенностями природного ареала исходных видов.

Особой популярностью в настоящее время пользуются миниатюрные сорта цимбидиумов, которые, по сравнению со стандартными крупноцветковыми гибридами, обладают рядом преимуществ. Эти растения более компактны и отличаются относительной толерантностью к повышенным температурам.

В экспозиции представлены разные виды и сорта *Paphiopedilum*. Все природные виды этого рода занесены в Приложение № 1 CITES [8].

Пафиопедилумы распространены в южной и юго-восточной Азии и на близлежащих тропических островах от южной Индии на западе до Соломоновых островов на востоке и от Гималаев на севере до острова Ява на юге [5, 6, 9]. Большинство видов рода - облигатные гумусные эпифиты или литофиты, которые, как правило, произрастают в трудно доступных местах, - на степных склонах возле вершин гор, в расщелинах отвесных скал.

Башмачки были чрезвычайно популярны в оранжерейной культуре со времени их открытия в Индии и ввоза первых растений в Европу в начале 19 ст. В течение почти 150 лет в коллекциях преобладали гибриды. Для последних десятилетий характерно возвращение интереса к природным видам, что, скорее всего, связано с описанием



многих новых, чрезвычайно декоративных видов башмачков.

Спрос в мире на башмачки огромен. В последние годы объем нелегального вывоза растений природных видов из мест их естественного произрастания в Европу и США измеряется тоннами, в результате чего их популяции резко сокращаются. Кроме того, виды *Paphiopedilum* очень чувствительны к изменению гидрологического режима, который обязательно сопутствует деградации растительности и эрозии почв.

В последнее время растения разных сортов и видов *Paphiopedilum* все чаще стали появляться в ассортименте специализированных цветочных магазинов. В НБС перечень природных видов *Paphiopedilum*, размноженных в культуре *in vitro*, включает до 10 наименований (*P. ap-pletonianum* (Gower) Rolfe, *P. delenatii* Guillaud., *P. insigne* (Wall. ex Lindl.) Pfitz., *P. lawrenceanum* (Rchb. f) Pfitz., *P. villosum* (Lindl.) Stein, *P. wardii* Summerh.). Размноженные *in vitro* растения удовлетворяют спрос на эти растения, уменьшая таким образом, давление на природные популяции. Кроме гибридов, в экспозиции используются природные виды – *P. delenatii* и *P. insigne*. Это удобные объекты для демонстрации той роли, которую сыграли ботанические сады в интродукции редких видов орхидных и их сохранении в культуре. Общеизвестным является тот факт, что длительное время все культивируемые растения *P. delenatii*, происходили, практически, от нескольких растений, собранных еще в начале 20-го века во французской провинции Тонкин во Вьетнаме [9].

Недалеке от группы растений *Paphiopedilum*, у основания «ствола» с эпифитами, сгруппированы растения с большими складчатыми листьями, которые расположены веерообразно. Образована эта группа растениями разных видов рода *Calanthe*. Преимущественное большинство видов *Calanthe* – наземные, или литофитные виды, которые произрастают на лесном гумусе, по берегам рек, а чаще всего – в сезонно увлажненных местах. По литературным данным, существует лишь 2 облигатно эпифитных вида *Calanthe*, встречающихся на ходульных корнях пандануса, в розетках *Asplenium spp.*, а также у основания стволов невысоких деревьев. Наши наблюдения в природе во Вьетнаме показали, что «листопадные» виды *Calanthe* чаще всего произрастают как гумусные эпифиты, несмотря на то, что в литературе род *Calanthe* традиционно считают наземным. Те виды, которые сохраняют листья в течение всего года (*C. herbacea* Lindl., *C. triplicata* (Willemet.) Ames), называют «вечнозелеными», тогда как виды, растения которых на определенное время сбрасывают листья (*C. cardioglossa* Schltr., *C. vestita* Lindl.), образуют группу «листопадных» калант. Эти растения являются очень удобными объектами для демонстрации того, как орхидные могут приспосабливаться к жизни в условиях муссонного климата Юго-Восточной Азии. Активный рост этих растений совпадает с сезоном муссонных дождей, который в местах природного ареала длится с апреля по ноябрь. Сбрасывание листьев, совпадающее по времени с развитием длинных соцветий с многочисленными

цветками, свидетельствует об окончании сезона дождей и начале засушливого сезона. Каланта была одним из любимейших растений в оранжереях Викторианской Англии. Однако в истории интродукции каланты был и период полного «забвения», связанный с тем, что в течение периода покоя растение теряло декоративность.

Каланта занимает особое место в истории орхидологии. Благодаря скрещиванию *C. furcata* Batem. с *C. masuca* Ridl. был получен первый среди орхидных гибрид *Calanthe Dominii*, который был назван в честь Дж. Домини – садовника Королевской оранжереи экзотов Дж. Вейча (J. Veitch) [10]. В настоящее время количество зарегистрированных сортов орхидей превышает количество природных видов более, чем в пять раз.

Флора орхидных Африки представлена *Ansellia africana* Lindl. *Polystachia dendrobiiflora* Rchb. f. Высокоэндемичную флору Мадагаскара, насчитывающую более 1000 видов [11], представляют два вида *Angraecum* – *A. eburneum* Bory и *A. sesquipedale* Thou. Последний вид, получивший свое ботаническое и популярное название («орхидея-комета») благодаря длинному шпорцу, длина которого может достигать 30 см, стал уже хрестоматийным примером коэволюции орхидных и насекомых.

*A. sesquipedale*, наиболее часто культивируемый в мире вид флоры Мадагаскара, в настоящее время находится под угрозой исчезновения, так как в местах его естественного произрастания добывают диоксид титана [11]. В экспозиции использованы экземпляры обоих видов *Angraecum*, которые были размножены в НБС в лаборатории биотехнологии.

Кроме растений разных видов и сортов орхидных, которые выращиваются в всем мире как горшечные культуры и на срез, в экспозиции представлены многие редкие виды флоры Юго-Восточной Азии, цветки которых практически неразличимы невооруженным глазом, – *Dendrobium lomatocylum* Seidenf., *Oberonia acaulis* Griff., *Schoenorchis gemmata* (Lindl.) J.J. Smith.

Кроме орхидных, в экспозиции использованы растения еще 25 семейств, которые представляют отделы Lycopodiophyta, Psilotophyta, Polypodiophyta, Magnoliophyta. Первые 2 отдела представлены растениями нескольких видов, папоротникообразные – 32 видами, принадлежащими к 10 семействам, а покрытосеменные – 60 видами из 14 семейств (Asclepiadaceae R.Br., Bromeliaceae, Gesneriaceae Dum., Melastomataceae Juss., Moraceae Link., Nepenthaceae Dum. и т.д.). При отборе растений преимущество было отдано видам, которые в природе произрастают вместе с орхидными. Это существенно облегчает уход за растениями, поскольку в условиях оранжереи существует возможность поддержания одного температурного режима. Кроме того, были использованы виды растений, которые представляют разнообразные морфологические метаморфозы органов растений (*Dischidia* R.Br., *Ficus* L., *Nepenthes* L., *Tillandsia* Juss.).

В оранжерее растения, высаженные в горшки, расположены на стеллажах или на специальных подставках. В грунт высажена только *Sobralia macrantha*. Остальные

виды выращиваются в горшках в субстрате на основе коры (*Cattleya* spp., *Cymbidium* hybr.) или на блоках из коры пробкового дуба или сосны (*Bulbophyllum* spp., *Dendrobium* spp., *Oncidium sphacelatum*). Для культивирования разных видов *Coelogyne* spp. с длинными корневищами идеально подходят пни и блоки из коры пробкового дуба. Растения таких видов, как *Stanhopea tigrina*, *Gongora galeata* (Lindl.) Rchb. f., *Coelogyne massangeana* Rchb. f., у которых соцветия растут вниз, выращиваются в корзинках, наполненных сфагновым мхом.

Использование вертикальных опор дают возможность представить эпифитные виды, а с другой стороны, значительно увеличить количество видов, которые могут быть представлены на довольно ограниченной территории.

Видовой состав экспозиции все время находится в динамике. Основная часть растений занимает постоянное место в этой оранжерее, тогда как многие растения, требующие более прохладного содержания, выращиваются в соответствующем отделении фондовой оранжереи, и переносятся в экспозицию уже в цветущем состоянии.

В зимнее время дневная температура в оранжерее поддерживается на уровне 23–25 °С, ночью может опускаться до 18. Летом в дневное время температура поднимается до 30 и выше. Проветривание осуществляется с помощью открывания фрамуг. Влажность, как правило, поддерживается на уровне 65–70 % с помощью регулярного опрыскивания растений. Интенсивность освещенности регулируется с помощью сдвигающейся сетки.

Экспозиционные оранжереи укомплектованы штатом экскурсоводов и вспомогательного персонала, который осуществляет постоянный мониторинг состояния коллекционных образцов и ежедневный уход за растениями.

При создании экспозиции был также учтен опыт специалистов Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (Москва), Ботанического сада БИН им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) Донецкого ботанического сада НАН Украины, ботанического сада им. акад. А.В. Фомина Киевского национального университета им. Тараса Шевченко по созданию экспозиций в оранжерейных условиях на основе ботанико-географического принципа.

Научная и общечеловеческая ценность экспозиции «Орхидариум» состоит в том, что она является охранной коллекцией редких видов мировой флоры, базой для проведения научных исследований, методологическим центром для преподавания дисциплин биологического профиля и уникальным объектом, пронагандирующим природоохранных знаний.

## Литература

### References

1. Prance Gh.T., Beentje H., Dransfield J., John R.R. Tropical flora remains undercollected // Ann. Missouri Bot. Garden. 2000. Vol. 87, N 1. Pp. 67–81.
2. Chase M.W. Classification of Orchidaceae in the age of DNA data // Curtis's Botanical Magazine. 2005. Vol. 22, 1. Pp. 2–7.
3. Черевченко Т.М., Буюн Л.И., Ковальська Л.А., Вахрушкін В.С. Принципи створення та просвітницьке значення експозиції «Орхидаріум» // Матеріали XII з'їзду Українського ботан. товариства. Одеса, 2006. С. 384.
4. Dressler R.L. How many orchid species ? // Selbyana. 2005. Vol. 26, N 1, 2. Pp. 155–158.
5. Averyanov L.V., Averyanova A.L. Update checklist of the orchids of Vietnam. Hanoi: Vietnam National University Publishing House, 2003. 102 p.
6. Averyanov L., Cribb Ph., Phan Ke Lock, Nguyen Tien Hiep. Slipper Orchids of Vietnam. Portland, Oregon: Timber Press, 2003. 308 p.
7. Benzing D.H. Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity // Ann. Missouri Bot. Garden. 1987. Vol. 74, 2. Pp. 182–204.
8. Roberts J.A., Beale C.R., Benseler J.C., McGough H.N. & Zappi D.C. CITES Orchid Checklist. Vol. 1. Royal Botanic Gardens, Kew, 1995. 136 p.
9. Cribb Ph. The genus Paphiopedilum. Kota Kinabalu: Natural History Publications, 1998. 427 p.
10. Merle A. Reinikka. A history of the orchid. Portland, Oregon: Timber Press, 1995. 324 p.
11. Cribb Ph., Roberts D., Hermans J. Distribution, ecology, and threat to selected Madagascan Orchids // Selbyana. 2005. Vol. 26, N 1, 2. Pp. 125–135.

## Информация об авторах

Черевченко Татьяна Михайловна, д. б. н., проф.,  
Чл.-корр. НАН Украины, почетный директор  
E-mail: cherevchenko@botanical-garden.kiev.ua  
Буюн Людмила Ивановна, к. б. н., ст. н. с.  
Ковальская Людмила Африкановна, к.б.н., ст.н.с.  
Вахрушкин Владимир Семенович, м.н.о.  
Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН  
Украины  
01014, Украина, г. Киев, ул. Тимирязевская, д. 1

## Information about the authors

Cherevchenko Tatiana Mikhailovna, Dr. Biol., prof.,  
Director  
E-mail: cherevchenko@botanical-garden.kiev.ua  
Buyun Lyudmila Ivanovna, Cand. Sc. Biol., Senior  
Researcher  
Kovalskaya Lyudmila Afrikanovna, Cand. Sc. Biol.,  
Senior Researcher  
Vakhrushkin Vladimir Semenovich, Junior Researcher  
National Botanical Garden named after N.N. Grishko  
National Academy of Science of the Ukraine  
01014, Ukraine, Kiev, Timiryasevskaya str., 1

**С.М. Соколова**

канд. биол. наук, ст. н. с.

E-mail: lab-physiol@mail.ru

Федеральное государственное бюджетное учреждение  
науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,  
Москва

## Особенности белкового состава семян однодольных растений

Изучали солерастворимые белки (альбумины, глобулины) и спирторастворимые проламины однодольных растений. Исследовано 200 видов из 19 семейств. Показано, что белковые фракции разнообразны в пределах семейств. Диапазон содержания альбуминов и глобулинов довольно широк. В семенах преобладают глобулины. Все однодольные содержали спирторастворимые белки. Максимальное содержание проламинов отмечено у представителей семейств не тропического происхождения. В особенности, у злаков, Poaceae (*Anthoxanthum* – 57,5 %, *Phalaris* – 67,5 %, *Hierochloe* – 54,9 %). Минимальное содержание проламиноподобных белков отмечено у представителей родов *Hosta* (1 %), *Globba* (1,3 %) – растений тропических и субтропических областей.

Установлено большое разнообразие и гетерогенность в белковых фракциях семян.

**Ключевые слова:** альбумины, глобулины, проламины, однодольные, проламиноподобные белки, биоразнообразие.

**S.M. Sokolova**

Cand. Sci Biol., Senior Researcher

E-mail: lab-physiol@mail.ru

Federal State Budgetary Institution for Science

Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS,

Moscow

## Features of Protein Composition of Monocotyledonous Plants Seeds

In this work we studied salt-soluble proteins (albumins, globulins) and alcohol-soluble ones – prolamines in monocots. 200 species from 19 families were covered by our study. It is shown that the protein fractions varied within families. The range of albumin and globulin content was quite wide. Globulins prevailed in the seeds. All studied monocotyledon species contained alcohol-soluble proteins. Maximal content of prolamines was detected in plants of no tropical origin. It was characteristic particularly for grasses, Poaceae (*Anthoxanthum* – 57,5 %, *Phalaris* – 67,5 %, *Hierochloe* – 54,9 %). Minimum content was detected in genera *Hosta* (1 %) and *Globba* (1,3 %) species of tropical and subtropical origin.

Wide variety of protein fractions and their high heterogeneity was found by our research.

**Keywords:** albumins, globulins, prolamines, monocots, prolamine-like proteins, biodeversity

В Главном ботаническом саду РАН, в лаборатории физиологии и биохимии растений в течение многих лет проводились исследования белковых веществ семян [1]. Была установлена коррелятивная связь между эволюцией белковых комплексов семян покрытосеменных растений и филогенетическим положением таксонов. Использование метода определения фракций белков семян позволило внести уточнения в систематику некоторых таксонов.

Однодольные растения отличаются от двудольных рядом морфологических и анатомических особенностей. В литературе крайне мало данных об общих химических веществах, встречающихся у однодольных. Отмечено накопление фруктанов и маннанов, оксалатов кальция [2]. У представителей семейств Poaceae, Commelinaceae, Alliaceae, Agavaceae, Zingiberaceae, Amaryllidaceae найдены фенолы и флавоноиды. Гликозиды выделены у представителей Commelinaceae и Poaceae. Алкалоиды – у видов Commelinaceae, Alliaceae, Liliaceae, Zingiberaceae. Танины обнаружены у видов Poaceae, Commelinaceae, Zingiberaceae, Agavaceae [3].

Нами исследованы альбуминовая, глобулиновая и проламиновая фракции семян однодольных. Альбумины и глобулины включают биологически важные белки – ферменты, нуклео-, гликопротеины.

Исследованные нами белковые фракции различаются по аминокислотному составу. Они беднее по содержанию аспарагиновой кислоты, пролина, глицина, аланина, а также по содержанию глютелиновой кислоты [4].

В течение многих лет исследователи считали, что спирторастворимые белки – проламины характерны лишь для злаков [5, 6]. Позднее эти белки были обнаружены в семенах Palmae и Polygonaceae [7], у других однодольных – *Asparagus*, *Colchicum* и др. [8].

Проблема изучения проламинов обусловлена тем, что в первую очередь эти запасные белки необходимы для прорастания семян. В то же время белки этой фракции определяют ценность ряда продуктов, производимых из зерна.

В лаборатории физиологии ГБС РАН [9] изучали спирторастворимые фракции некоторых лилейных, в частности, исследовался аминокислотный состав у луков и

гемерокалиса. Полученные данные показали значительное содержание лизина, аспарагиновой кислоты а также большое, характерное для проламинов злаков, содержание серина и глицина. Глютелиновая кислота и пролины отмечены в малом количестве. Таким образом, аминокислотный состав проламиновой фракции лилейных отличается от таковой у злаков. Как было установлено, белки спирторастворимой фракции изученных лилейных также отличались от проламинов, характерных для злаков. В связи с этим спирторастворимые белки лилейных можно рассматривать как белки проламиноподобного типа.

обрабатывали петролевым эфиром (1:5) для обезжиривания. Затем последовательно экстрагировали: 10 % NaCl для извлечения солерастворимых белков, 70 % этиловым спиртом – для выделения спирторастворимых проламинов, 0,2 и 2,0 % щелочью – для экстрагирования щелочерастворимых глютелинов. Альбумины отделяли от глобулинов посредством диализа (при  $t\ 4\ ^\circ\text{C}$ ). Затем пробы сжигали и отгоняли аммиак на приборе «Кьельтек 1030».

Для расчета содержания этих фракций в белковом комплексе семян фракционирование проводили по стандартной методике.

## Материалы и методы

Семена для исследования были получены по делектусам и от сотрудников различных ботанических садов. В ходе исследования семена измельчали на мельнице,

## Результаты и обсуждение

Наши исследования [12–16] показали, что диапазон содержания в белковых фракциях альбуминов (табл. 1) довольно широк: от 1,8 до 54 % от белкового состава.

**Таблица 1.** Содержание альбуминов, глобулинов и проламинов в солях однодольных растений разных таксонов (в % от белкового азота)

Таксон	Альбумины	Глобулины	Проламины
1	2	3	4
Alismataceae			
Alisma	3,2–3,9	5,0–8,9	3,0–3,4
Liliaceae			
Scilloideae			
Scilla	26,3–33,4	10,9–17,0	6,1–7,0
Hyacinthus	25,0–28,0	10,0–15,4	2,6–3,0
Chinodoxa	25,7–28,5	18,8–14,0	5,5–6,8
Puschkinia	28,2	10,2	2,8
Bellevia	23,5–26,0	14,0–15,8	
Ornithogalum	35,0–49,7	5,0–13,6	3,3–5,7
Muscari	38,0–52,2	22,9–14,1	0,61–4,7
Galtonia	25,3–35,6	11,7–12,3	2,3–3,0
Eucomis	35,5–36	6,3–15,1	5,0–8,0
Veltheimia	39,3–41,6	2,5–4,9	2,3–3,0
Hemeroacallidaceae			
Hemerocallis	35,6–42,0	6,0–9,5	2,8–4,0
Alliaceae			
Allium	4,5–17,1	15,9–39,5	2,5–11,5
Amaryllidaceae			
Pancratium	20,2–24,5	6,2–10,2	3,7–4,0
Galanthus	29,8–32,1	9,8–10,2	2,9–5,5
Crinum	20,3–21,3	5,0–7,1	2,0–2,5
Leucojum	24,5–26,0	8,0–9,8	1,5–2,0
Ungernia	19,5–27,2	4,1–7,0	2,0–3,1
Amaryllis	15,5–20,1	24,2–25,7	4,9–5,1
Zephyranthus	10,9–20,0	25,4–29,0	4,9–7,0
Agavaceae			

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4
Agave	20,1–34,5	10,9–20,0	3,4
Hosta	49,0–54,0	3,7–8,4	0–1,0
Asphodelaceae			
Asphodelus	4,1–8,0	30,4–38,6	3,9–6,4
Asphodeline	2,0–4,5	32,0–36,8	4,3–5,4
Eremurus	7,9–11,2	26,1–34,2	2,0–3,0
Aloe	13,6–18,6	12,0–19,5	3,9–9,7
Kniphofia	4,6–8,6	32,7–40,3	4,8–7,4
Asparagaceae			
Asparagus	1,8–3,8	19,3–20,9	2,0–11,2
Ruscus	6,0–9,4	9,0–12,6	4,0–5,9
Polygonatum	3,8–10,3	19,2–21,3	6,5–8,5
Iridaceae			
Sisyrinchium	11,6–18,6	15,6–30,7	1,8–13,3
Iris	5,6–19,9	24,3–39,5	1,7–7,0
Belamcanda	10,9–14,2	29,8–31,9	4,5–7,9
Crocus	13,3–20,0	11,8–18,9	3,4–7,7
Commelinaceae			
Commelina	10,5–27,0	25,4–34,5	3,7–4,5
Aneilema	4,5–8,3	22,0–38,6	6,5–9,8
Palisota	8,7–15,4	15,4–29,1	5,4–6,3
Tinantia	4,2–5,1	30,8–34,0	5,0–5,8
Tradescantia	18,5–19,4	25,3–26,0	3,5–4,2
Zingiberaceae			
Alpine	7,0–7,9	5,2–5,8	4,4–5,7
Roscoea	8,5–10,1	5,4–6,5	0,9–1,0
Globba	8,86–12,7	3,4–6,0	0–1,3
Brachychilus	7,2–8,7	4,2–5,2	8,0–9,5
Poaceae			
Arundinaceae			
Arundinaria	2,4–3,0	2,3–6,5	2,9–7,5
Demdrocalamineae			
Derdrocalamus	2,5–4,4	4,4–5,7	4,2–5,8
Melocannineae			
Melocanna	2,7–3,0	3,7–7,2	1,5–2,8
Triticeae			
Aegilops	4,2–14,2	4,4–10,3	34,4–54,4
Agropyron	5,8–14,4	3,7–11,9	25,6–46,2
Elymus	5,5–12,7	2,5–13,6	38,7–41,7
Elytrigia	3,5–14,4	3,7–10,9	25,6–48,2
Eremopyrum	22,0–22,6	5,6–5,9	27,5–35,8
Triticeae			



Продолжение таблицы 1

1	2	3	4
Haynaldia	8,1	9,6	27,8
Secale	10,3–21,8	5,2–13,9	27,5–35,8
Triticum	8,0–20,2	5,6–13,8	16,1–50,0
Aveneae			
Avenastrum	8,4–12,5	10,1–13,2	20,8–23,1
Arrheratherum	9,3–10,5	14,2–15,6	14,1–15,3
Aira	12,3–14,2	5,3–12,3	16,6–25,5
Avena	9,1–15,5	14,3–23,0	9,5–14,4
Trisetum	7,0–9,9	9,8–13,4	19,2–22,1
Agrostideae			
Calamagrostis	14,9–16,2	13,3–13,9	16,1–18,0
Agrostis	17,8–21,5	12,0–14,0	15,3–22,6
Ammophila	21,0–21,9	8,0–9,8	10,2–12,0
Polipogon	17,3–21,9	10,5–10,9	18,7–27,1
Zingeria	7,0–8,0	14,5–15,2	13,1–14,0
Phalarideae			
Anthoxanthum	3,5–4,8	5,0–7,5	32,2–57,5
Hierochloe	2,0–3,2	3,9–6,4	43,4–54,9
Phalaris	1,9–3,9	4,9–9,9	36,6–67,5
Paniceae			
Panicum	2,8–3,0	4,9–5,4	19,0–30,4
Setaria	3,0	9,0	15,0

Но для представителей большинства изученных родов характерно низкое или невысокое содержание (немногим выше 10 %). Высокое содержание альбуминов (до 30 %) отмечено у большинства однодольных (30) по сравнению со злаками (6). Самое высокое – отмечено у представителей лилейных (*Muscari* – 52,2, *Ornithogalum* – 49,7 %). Среди злаков у *Eremopyrum* (22,6 %) и у родов агrostидовых (до 21,9 %). Содержание глобулинов колеблется в пределах от 2,3 % до 40,3 %. Для большинства однодольных содержание глобулинов не превышало 10 %. Высокие значения найдены у Алоэ (40,3 %), ириса (39,5 %), гиппеаструма (39,3 %). У некоторых представителей *Asphodelaceae*, *Agrostideae*, *Iridaceae* и *Commelinaceae* глобулинов больше чем альбуминов. Представители семейства *Alismataceae* четко выделяется среди однодольных низким содержанием этих фракций. В литературе [1] имеются данные о том, что древние таксоны семенных растений характеризуются низким содержанием альбуминов и глобулинов. Это служит дополнительным аргументом считать данное семейство одним из самых примитивных среди однодольных.

В семенах содержится больше глобулинов по сравнению с альбуминами. Альбумины преобладали у представителей семейств *Liliaceae*, *Heterocallidaceae*, *Amaryllidaceae*, *Agavaceae*, *Zingiberaceae*.

Содержание проламиноподобных белков у однодольных варьирует в широких пределах от 0,6 до 67,5 %.

Большое число родов содержит их до 10 %, незначительное число родов – до 20 %. Максимальное содержание проламинов отмечено у злаков. Самые высокие показатели их содержания установлены у родов трибы *Phalarideae* (*Phalaris* – до 67,5 %, *Hierochloe* – 54,9 %, *Anthoxanthum* – 57,5 %), трибы *Triticeae* – 50%, *Aegilops* – 54,4 %. Следовательно, большинство злаков внеарктического происхождения имеют высокие показатели содержания проламинов (низкие величины найдены у двух тропических растений: *Dendrocalamus* – до 4,4 %; *Melocanna* – до 3 %). Вероятно, эти трибы находились в начале возникновения семейства [6].

Исключение составляют виды *Asparagus*, *Sisyrinchium*, *Costus*, у которых содержание проламиноподобных белков составляет 11,2–13,3 %.

Эти результаты совпадают с гипотезой об адаптивной роли проламинов злаков [10]. В условиях окружающей среды, где на этапе прорастания семян создаются неблагоприятные условия, синтез проламинов в семенах практически не реализуется. К таким растениям относятся водные растения, злаки и другие однодольные, тропических и субтропических областей. К этой группе относятся *Melocanna*, *Arundinaria*, *Hosta*, *Globba* и др.

Установлено, что злаки [17] тесно связаны иммунологически с представителями из разных подклассов однодольных.

Белковые комплексы семян *Agavaceae* (видов *Agave* и *Hosta*), сильно различаются по содержанию глобулинов и проламиноподобных белков. Многие авторы отмечают карбиологическое, эмбриологическое и серологическое сходство этих групп растений. Включив род *Hosta* в состав *Agavaceae*, в узком смысле отметим, что он является нетипичным представителем этого семейства однодольных, проявляя иммунологическое сходство со злаками [18].

В дальнейшем правильность филогенетических построений была подтверждена многими авторами при секвенировании различных участков пластидной и ядерной ДНК [19–21].

В некоторых семействах однодольные обнаруживают большое биохимическое разнообразие белковых фракций семян отдельных родов. Это отчетливо видно у представителей семейств *Agavaceae*, *Zingiberaceae*, особенно в содержании проламиновой фракции. Известно, что в тропиках по сравнению с умеренной и арктической зонами, значительно более высокое разнообразие видов растений.

В заключение можно отметить, что потерю биологического разнообразия (а следовательно и биохимического) на планете следует рассматривать как часть глобального кризиса. Понимание важности его сохранения привело к тому, что на данный момент во всем мире эта проблема заняла главнейшее место.

## Литература

1. Благовещенский А.В. Биохимическая эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1966. 32 с.
2. Hegnauer R. Chronotogenic der Pflanzen Monocotyledonen. Basel and Stuttgart Birhauzer, 1963. 540 s.
3. Ahkanna S. Chemotaxonomical studies of some important monocotyledons. // Botany research review. 2012. Vol. 5, № 4. Pp. 90–96.
4. Wall J.S., Paulis J.W. Corn and sorghum grain protein. Advances in cereal science and technology. 1978. Vol. 2. Pp. 135–218.
5. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
6. Prat H. Vers une classification naturel de Graminées. // Bull. Societe Botanique France. 1960. Vol. 107, № 1–2. Pp. 32–79.
7. Stebbins J. Grass systematic and evolution. Washington: Smithsonian Press ins., 1986. P. 359.
8. Соколова С.М., Вышкова А.Н. Биохимическая эволюция злаков и лилейных // Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений. М., 1986. С. 123–125.
9. Новожилова О.А., Арефьева Л.П., Соколова С.М., Семихов В.Ф. Спирторастворимые белки семян лилейных // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 160. С. 46–50.
10. Семихов В.Ф. Об адаптивной роли проламинов и распространении семейства злаков // Общая биология. 1990. Т. 5, № 3. С. 67–68.
11. Соколова С. М. Биохимическая эволюция трибы *Aveneae* Dum. и трибы *Phalarideae* Bench, семейства *Poaceae* // Биохимические аспекты филогении высших растений. 1981. С. 58–67.
12. Соколова С.М. Эволюция белковых комплексов

однодольных // Бюл. Глав. ботан. сада. 1991. Вып. 160. С. 50–56.

13. Соколова С.М. Биохимическая эволюция некоторых видов *Triticum* L. // Бюл. Гл. ботан. сада. 2000. Вып. 179. С. 121–126.

14. Соколова С.М. Биохимическое разнообразие семейства *Zingiberaceae* Lidley. // Матер. междунар. конф. «Биоразнообразие: проблема изучения и сохранения». Тверь, 2012. С. 207–211.

15. Соколова С.М. Сравнительное исследование белковых комплексов семейств *Alloioideae*, *Amaryllidaceae*, *Asparagaceae* // Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования. М., 2011. С. 610–612.

16. Соколова С.М. Особенности белковых фракций в семенах представителей *Scilloideae* // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 6. С. 543–548.

17. Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Прусаков А.Н. Изучение иммунологических отношений злаков с однодольными // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 3. С. 376–384.

18. Чупов В.С. Положение семейства *Liliaceae* S. Str. (подс. *Liliaceae*, семейство *Liliaceae* S.L.) в системе анализа признаков // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 11. С. 1451–1461.

19. Чупов В.С. Форма боковой филогенетической ветви у растений по данным неонтолого-таксономической летописи эволюции // Успехи современной биологии. 2002. Т. 129, № 3. С. 227–238.

20. Чупов В.С., Пунин Э.М., Макс Э.М., Родионов Л.В. Нуклеотидный состав и содержание последовательностей *CpY* и *CpNpY* в *YTSY*, *YTS2* в генах 5,85 р РНК у представителей филогенетических ветвей *Melanthales-Liliales* и *Melanthales-Aspargales* (Angiosperme, Monocotyledonous) отражают особенности течения эволюционного процесса // Молекулярная биология. 2007. Т. 4, № 5. С. 808–829.

21. Chupov V.S., Machs E. Variations in nucleotide composition of region *YTS* – 5.85 rDNA – *YTS2*. Proceedings of the International conference on bioinformatics of genome regulation and structure. 2006. Vol. 3. Pp. 133–137.

## References

1. Blagoveshchenskiy A.V. Biokhimicheskaya evolyutsiya (tsvetkovykh rasteniy) [Biochemical evolution of flowering plants]. M.: Nauka [Moscow: Publishin House Science], 1966. 32 p.
2. Hegnauer R. Chronotogenic der Pflanzen Monocotyledonen [Chronotogenic of monocotyledonous plants]. Basel and Stuttgart Birhauzer [Basel and Stuttgart publishing house], 1963. 540 p.
3. Ahkanna S. Chemotaxonomical studies of some important monocotyledons // Botany research review. 2012. Vol. 5, № 4. Pp. 90–96.
4. Wall J.S., Paulis J.W. Corn and sorghum grain protein. Advances in cereal science and technology. 1978. Vol. 2. Pp. 135–218.
5. Tsvelev N.N. Zlaki SSSR [Cereals of USSR]. L.: Nauka [Leningrad: Publishin House Science], 1976. 788 p.

6. Prat H. Vers une classification naturel de Graminées [Towards natural classification of grasses]. Bull. Societe Botanique France [Botanical Society Bulletin of France]. 1960. Vol. 107, № 1–2. Pp. 32–79.
7. Stebbins J. Grass systematic and evolution. Washington: Smithsonian Inst. Press, 1986. P. 359.
8. Sokolova S.M., Vyshkova A.N. Biokhimicheskaya evolyutsiya zlakov i lileynykh [Biochemical evolution of cereals and lilies] // Khemosistematika i evolyutsionnaya biokhimiya vysshikh rasteniy [Chemosystematics and evolutionary biochemistry of higher plants]. 1986. Pp. 123–125.
9. Novozhilova O.A., Arefeva L.P., Sokolova S.M., Semikhov V.F. Spirtorastvorimye belki semyan lileynykh [Alcohol-soluble proteins of lily seeds] // Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada [Bulletin of Main Botanical Garden]. 1991. Vol. 160. Pp. 46–50.
10. Semikhov V.F. Ob adaptivnoy roli prolaminov i rasprostraneni semeystva zlakov [About an adaptative role of plolamines in distribution of the family *Gramineae*] // Obshchaya biologiya [General Biology]. 1990. Vol. 5, № 3. Pp. 67–68.
11. Sokolova S. M. Biokhimicheskaya evolyutsiya triby Aveneae Dum. i triby Phalarideae Bench, semeystva Poaceae [Biochemical evolution of tribe Aveneae Dum. and tribe Phalarideae Bench, of family Poaceae] // Biokhimicheskie aspekty filogenii vysshikh rasteniy [Biochemical aspects of the phylogeny of higher plants]. 1981. Pp. 58–67.
12. Sokolova S.M. Evolyutsiya belkovykh kompleksov odnodolnykh [Evolution of protein complexes of monocots] // Byul. Glav. botan. sada [Bulletin of Main Botanical Garden] 1991. Vol. 160. Pp. 50–56.
13. Sokolova S.M. Biokhimicheskaya evolyutsiya nekotorykh vidov *Triticum* L. [Biochemical evolution of some species *Triticum* L.] // Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada [Bulletin of Main Botanical Garden]. 2000. Vol. 179. Pp. 121–126.
14. Sokolova S.M. Biokhimicheskoe raznoobrazie semeystva Zingiberaceaea Lidley [Biochemical diversity of family Zingiberaceaea Lidley]. // Materialy mezhdunarodnoy konferentsii «Bioraznoobrazie: problema izucheniya i sokhraneniya» [Proceedings of the International Conference «Biodiversity: problems of study and preservation»]. Tver, 2012. Pp. 207–211.
15. Sokolova S.M. Sravnitelnoe issledovanie belkovykh kompleksov semeystv Alloideae, Amaryllidaceae, Asparagaceae [Comparative study of protein complexes of families Alloideae, Amaryllidaceae, Asparagaceae] // Botanicheskie sady v sovremennom mire: teoreticheskie i prikladnye issledovaniya [Botanical gardens in world today: theoretical and applied research]. Moscow, 2011. Pp. 610–612.
16. Sokolova S.M. Osobennosti belkovykh fraktsiy v semenakh predstaviteley Scilloideae [Features of the protein fractions in the seeds of representatives of Scilloideae family] // Izvestiya RAN. Ser. Biol. [News of RAS, Biol. Ser.]. 2008. № 6. Pp. 543–548.
17. Arefeva L.P., Semikhov V.F., Prusakov A.N. Izucheniye immunologicheskikh otnosheniy zlakov s odnodolnymi [Study of immunological relationship between cereals and monocots] // Izvestia RAN. Ser. biol. [News of RAS. Biol. Ser.]. 1993. № 3. Pp. 376–384.
18. Chupov V.S. Polozhenie semeystva Liliaceae S. Str. (pods. Liliadeae, semeystvo Liliaceae S.L.) v sisteme analiza priznakov [The position of the family *Liliaceae* S. Str. (pods. Liliadeae, semeystvo Liliaceae S.L.) in the analysis of evidence] // Botanicheskii zhurnal [Botanical Journal]. 1984. Vol. 69, № 11. Pp. 1451–1461.
19. Chupov V.S. Forma bokovoy filogeneticheskoy vetvi u rasteniy po dannym neontologo-taksonomicheskoy letopisi evolyutsii [Form of side clade in plants according neontologo-taxonomic chronicles of evolution] // Uspekhi sovremennoy biologii biologii [Advances of modern biology]. 2002. Vol. 129, № 3. P. 227–238.
20. Chupov V.S., Punin E.M., Maks E.M., Rodionov L.V. Nukleotidnyy sostav i sodержanie posledovatel'nostey CpY i CpNpY v YTSY, YTS2 v genakh 5,85 r RNK u predstaviteley filogeneticheskikh vetvey Melanthales-Liliales i Melanthales-Aspargales (Angiosperme, Monocotyledonous) otrazhayut osobennosti techeniya evolyutsionnogo protsessa [The nucleotide composition and content of sequences CpY and CpNpY in genes YTSY, YTS2 at 5.85 p RNA in representatives of phylogenetic branches *Melanthales-Liliales* and *Melanthales-Aspargales* (Angiosperme, Monocotyledonous) reflect the characteristics of the course of the evolutionary process] // Molekulyarnaya biologiya [Molecular Biology]. 2007. Vol. 4, № 5. Pp. 808–829.
21. Chupov V.S., Machs E. Variations in nucleotide composition of region YTS – 5.85 rDNA – YTS2. // Proceedings of the International conference on bioinformatics of genome regulation and structure. 2006. Vol. 3. Pp. 133–137.

## Информация об авторе

Светлана Михайловна Соколова, канд. биол. наук, ст. н. с.  
E-mail: lab-physiol@mail.ru  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН  
127276, Российская Федерация, Москва, ул. Ботаническая, д. 4

## Information about the author

Svetlana Mikhailovna Sokolova, Cand. Sci. Biol. Senior Researcher.  
E-mail: lab-physiol@mail.ru  
Federal State Budgetary Institution for Science Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS  
127276, Russian Federation, Moscow, Botanicheskaya str., 4

**Ж.А. Рупасова**

д-р биол. наук,

чл.-корр. НАН Беларуси, проф., зав. лаб.

E-mail: J.Rupasova@cbg.org.by

**И.К. Володько**

канд. биол. наук, зам директора

**Л.В. Гончарова**

канд. биол. наук, ученый секретарь

**А.М. Бубнова**

аспирант

**В.Н. Решетников**

д-р биол. наук, академик НАН Беларуси, зав. отд.

**В.В. Титок**

д-р биол. наук, директор

Государственное научное учреждение

Центральный ботанический сад НАН Беларуси,

Минск

## Изменение биохимического состава надземных органов вечнозеленых и листопадных видов *Rhododendron* L. В зависимости от гидротермического режима в Беларуси

Приведены результаты сравнительного исследования уровней изменчивости в двухлетнем цикле наблюдений количественных характеристик биохимического состава ассимилирующих и генеративных органов 9 вечнозеленых и листопадных видов *Rhododendron* L.. Установлено, что у листопадных видов зависимость содержания в них полезных веществ от гидротермического режима сезона имеет более выраженный характер, чем у вечнозеленых, причем максимальная доля показателей с очень низким уровнем вариабельности отмечена в листьях и плодах растений, с низким – в соцветиях вечнозеленых видов, со средним – в генеративных органах на стадии цветения, а у вечнозеленых видов также и на стадии плодоношения, с повышенным – в соцветиях листопадных видов, с очень высоким – в соцветиях обеих групп рододендронов.

Показано, что наименее выраженные межсезонные различия в надземных органах рододендронов установлены для содержания в них сухих, дубильных и пектиновых веществ, макроэлементов и лейкоантоцианов, тогда как наиболее существенные – для параметров накопления в них аскорбиновой и фенолкарбоновых кислот, растворимых сахаров, катехинов, флавонолов и эфирных масел.

**Ключевые слова:** гидротермический режим вегетационного сезона, рододендроны, вечнозеленые и листопадные виды, ассимилирующие и генеративные органы, биохимический состав.

**Zh.A. Rupasova**

Dr. Sc. Biol., Head of Laboratory

E-mail: J.Rupasova@cbg.org.by

**I.K. Volodko**

Cand. Sc. Biol., Vice Director

**L.V. Goncharova**

Cand. Sc. Biol., Scientific Secretary

**A.M. Bubnova**

Post Graduate Student

**V.N. Reshetnikov**

Dr. Sc. Biol., Academition NAS Belarus Republic,

**V.V. Titok**

Dr. Sc. Biol., Director

State Science Institute Central Botanical Garden

National Academy of Sciences of Belarus Republic,

Minsk

## Variability of the Biochemical Composition of Terrestrial Parts of Evergreen and Deciduous Species *Rhododendron* L. Depending on the Season Hydrothermal Regime in Belarus

The results of the comparative study of levels of variability in the biennial cycle of observations of the quantitative characteristics of the biochemical composition of assimilating and generative organs 9 evergreen and deciduous species of *Rhododendron* L., found that in deciduous species dependent content of useful substances from the hydrothermal regime of the season is more pronounced than that of evergreen, the nature, and the maximum grade weight with very low variability observed in the leaves and fruits of plants, low in the inflorescences of evergreen species, with an average in the generative organs at flowering stage, while the evergreen species are also at the stage of fruiting, with high inflorescences in deciduous species, very high in the inflorescences of both groups of rhododendrons are presented.

It is shown that the least-denominated inter-seasonal differences in the aerial parts of rhododendrons set for their content of dry tannin and pectin, and macro leucanthocyanins, while the most significant for the accumulation parameters in them ascorbic and phenol carbonic acids, soluble sugars, catechins, flavonoids and essential oils.

**Keywords:** hydrothermal regime of the growing season, rhododendrons, evergreen and deciduous species, assimilating and generative organs, biochemical composition.

## Введение

В связи с интродукцией в Беларусь малоизученных декоративных кустарников рода *Rhododendron* L. сем. Ericaceae, являющихся потенциальными источниками лекарственного сырья [1–5], особое научное и практическое значение обретает исследование биохимического состава их надземных частей. Предварительные исследования в данном направлении, осуществленные на базе коллекции ЦБС НАН Беларуси [6, 7], подтвердили повышенную способность этих растений к накоплению в ассимилирующих и генеративных органах широкого спектра соединений разной химической природы – органических кислот, углеводов, терпеноидов, биофлавоноидов с их выраженной антиоксидантной активностью, а также минеральных веществ. Важнейшим аспектом интродукционных исследований с представителями данного рода является комплексная оценка биохимического состава их сырьевых частей в многолетнем цикле наблюдений, поскольку крайне неустойчивый характер погодных условий в период вегетации растений, свойственный белорусскому региону, может заметно повлиять на темпы накопления органических соединений и тем самым оказать корректирующее действие на фармакопейную ценность их лекарственного сырья. Изучение же данного вопроса позволит выявить таксоны рододендронов, наиболее перспективные не только по содержанию в надземных органах полезных веществ, но и по степени его устойчивости к комплексному воздействию метеорологических факторов в районе интродукции.

Целью данной работы является установление степени зависимости от гидротермического режима сезона количественных характеристик биохимического состава ассимилирующих и генеративных органов вечнозеленых и листопадных видов рододендронов на основе сравнения уровней их изменчивости в двухлетнем цикле наблюдений.

## Материалы и методы исследований

Исследования были выполнены в контрастные по гидротермическому режиму сезоны 2011–2012 гг. (первый – жаркий и избыточно увлажненный, второй – жаркий и засушливый), на базе коллекции Центрального ботанического сада НАН Беларуси. В качестве объектов были привлечены следующие представители рода *Rhododendron* L. – 1 полу вечнозеленый вид – *Rh. dauricum* L., 2 листопадных вида – *Rh. japonicum* (A. Gray) Suring и *Rh. luteum* (L.) Sweet, второй из которых был представлен тремя формами – Минской (из коллекции ЦБС НАН Беларуси), Ветчинновской и Марковской (отобранными близ соответствующих их названиям населенных пунктов в Гомельской обл.), а также 4 вечнозеленых вида – *Rh. catawbiense* Michx., *Rh. brachycarpum* D. Don, *Rh. smirnowii* Trautv., *Rh. fortunei* Lindl.

Для исследования биохимического состава ассимилирующих и генеративных органов рододендронов в усредненных свежих пробах растительного материала определяли содержание: сухих веществ – по ГОСТ 8756.2-82 [8]; аскорбиновой кислоты (витамина С) – стандартным индофенольным методом [9]; титруемых кислот (общей кислотности) – объемным методом [9]. В высушенных при температуре 65 °C усредненных пробах данных частей растений определяли содержание: растворимых сахаров – ускоренным полумикрометодом [10]; пектиновых веществ (водорастворимого пектина и протопектина) – карбазольным методом [9]; биофлавоноидов, в том числе суммы антоциановых пигментов – по методу Т. Swain, W. E. Hillis [11], с построением градуировочной кривой по кристаллическому цианидину, полученному из плодов аронии черноплодной и очищенному по методике Ю.Г. Скориковой и Э.А. Шафтан [12]; собственно антоцианов – по методу Л.О. Шнайдемана и В.С. Афанасьевой [13]; суммы флавонолов – фотоэлектроколориметрическим методом [9]; суммы катехинов – фотометрическим методом с использованием ванилинового реактива [14]; фенолкарбоновых кислот (в пересчете на хлорогеновую) – методом нисходящей хроматографии на бумаге [15]; дубильных веществ – титрометрическим методом Левентала [16]; жирных масел – по методу определения сырого жира [9]; эфирных масел – по ГОСТ 24027.2-80 [17]. Все аналитические определения выполнены в 3-кратной биологической и аналитической повторности. Данные статистически обработаны с использованием программы *Excel*. При этом средняя квадратичная ошибка среднего не превышала 1,5–2,0 %

## Результаты и их обсуждение

В результате исследований были установлены заметно различающиеся в годы наблюдений количественные характеристики биохимического состава надземных органов исследуемых таксонов рододендронов, что свидетельствовало о их выраженной зависимости от абиотических факторов. Для установления степени данной зависимости были определены усредненные в двухлетнем цикле наблюдений в таксономических рядах вечнозеленых и листопадных видов коэффициенты вариации (V, %) данных характеристик в основных сырьевых частях растений (табл. 1), сравнительный анализ которых давал возможность установить, какие из них более, а какие – менее устойчивы к внешним воздействиям, равно как и определить интегральную степень устойчивости к ним в этом плане каждого компонента надземной фитомассы. Ведь по общепринятому мнению, степень варьирования того или иного признака косвенно указывает на уровень его зависимости от исследуемых факторов (в нашем случае –

**Таблица 1.** Показатели вариабельности количественных характеристик биохимического состава сырьевых частей видов *Rhododendron* L. (V, %) за 2 года наблюдений

Показатель	Листья текущего прироста		Генеративные органы				V <sub>ср</sub>	Позиция показателя в ряду усиления зависимости от абиотических факторов
	фаза активного вегетативного роста		фаза цветения		фаза плодоношения			
	вечнозеленые виды	листопадные виды	вечнозеленые виды	листопадные виды	вечнозеленые виды	листопадные виды		
Сухие вещества	15,9	4,6	5,3	14,3	5,9	3,0	8,2	2
Свободн. органич. кислоты	22,7	10,6	15,5	18,2	7,2	27,0	16,9	11
Аскорбиновая кислота	34,1	32,5	7,7	19,0	15,6	23,4	22,0	15
Сумма растворимых сахаров	7,0	14,3	17,1	46,0	34,0	14,4	22,1	16
Сахарокислотный индекс	29,4	18,4	8,6	37,3	33,8	36,8	27,4	21
Гидропектин	8,9	13,7	10,0	21,2	21,0	26,0	16,8	9
Протопектин	6,6	6,3	13,8	17,6	7,1	7,8	9,9	5
Сумма пектиновых веществ	5,6	7,0	12,8	18,2	4,9	5,8	9,0	4
Протопектин/Гидропектин	12,6	9,6	16,3	13,0	20,7	29,4	16,9	10
Собственно антоцианы	0	84,1	54,6	14,5	0	0	25,5	19
Лейкоантоцианы	15,5	23,3	17,8	22,5	14,9	13,3	17,9	13
Сумма антоциановых пигментов	15,5	21,4	16,4	24,3	14,9	13,3	17,6	12
Катехины	22,7	38,2	51,8	22,4	19,2	8,2	27,1	20
Флавонолы	20,1	4,6	28,2	45,2	17,2	19,4	22,4	17
Флавонолы/Катехины	33,1	37,1	45,8	32,6	13,4	25,0	31,2	22
Сумма биофлавоноидов	12,5	22,7	17,9	18,7	16,4	6,8	15,8	8
Фенолкарбоновые кислоты	38,6	8,8	9,0	22,3	24,0	35,8	23,1	18
Дубильные вещества	22,8	3,4	12,3	31,8	4,0	1,7	12,7	7
Жирные масла	11,7	5,4	11,8	5,5	32,4	50,5	19,6	14
Эфирные масла	123,4	109,7	39,4	85,0	Не опр.	Не опр	89,4	23
Азот	5,2	7,8	15,3	25,6	6,0	4,8	10,8	6
Фосфор	6,1	3,4	4,2	4,9	7,4	5,8	5,3	1
Калий	5,9	7,5	5,9	10,0	7,4	14,2	8,5	3
V <sub>ср</sub>	20,7	21,5	19,0	24,8	14,9	16,9	-	-

метеорологических), то есть чем выше коэффициент вариации, тем сильнее эта зависимость и наоборот. В данных исследованиях мы использовали шкалу Г.Н. Зайцева [18], позволяющую распределять объекты на 5 групп: с очень низким уровнем изменчивости (< 7 %), низким (8–12 %), средним (13–20 %), повышенным (21–40 %) и очень высоким (41 %). Оказалось, что большинству анализируемых показателей были присущи очень низкий, средний и повышенный уровни изменчивости (соответственно 28,7,

26,7 и 26,7 % показателей) и лишь для 10,7 % – средний, а для 7,3 % – очень высокий (табл. 2).

При этом максимальная доля показателей с очень низким уровнем данной изменчивости отмечена в листьях и плодах растений, с низким – в соцветиях вечнозеленых видов, со средним – в генеративных органах на стадии цветения, а у вечнозеленых видов также и на стадии плодоношения, с повышенным – в соцветиях листопадных видов, с очень высоким – в соцветиях обеих групп рододендронов.



**Таблица 2.** Относительная доля показателей биохимического состава надземных органов видов *Rhododendron* L. с разным уровнем изменчивости (%) за 2 года наблюдений

Уровень изменчивости	Листья текущего прироста		Генеративные органы				Среднее значение
	фаза активного вегетативного роста		фаза цветения		фаза плодоношения		
	вечнозеленые виды	листопадные виды	вечнозеленые виды	листопадные виды	вечнозеленые виды	листопадные виды	
Очень низкий (<7%)	30	39	17	9	41	36	28,7
Низкий (8–12 %)	17	13	26	4	0	4	10,7
Средний (13–20 %)	18	13	35	35	36	23	26,7
Повышенный (21–40%)	31	26	9	39	23	32	26,7
Очень высокий (> 41 %)	4	9	13	13	0	5	7,3

Вместе с тем исследуемым объектам были присущи индивидуальные особенности изменчивости в многолетнем ряду, указывающие на разную степень их зависимости от гидротермического режима сезона. К примеру, в период активного вегетативного роста в ассимилирующих органах листопадных видов был установлен меньший, чем у вечнозеленых, уровень данной зависимости для содержания фосфора, сухих и дубильных веществ, титруемых кислот, флавонолов и фенолкарбоновых кислот, жирных и эфирных масел, но более высокий для содержания азота и калия, растворимых сахаров и гидропектина, антоциановых пигментов и катехинов, при отсутствии подобных различий для параметров накопления аскорбиновой кислоты и протопектина.

Сравнительный анализ уровня вариабельности исследуемых признаков в генеративных органах в период цветения также выявил заметные различия между листопадными и вечнозелеными видами в значениях данного показателя при выраженном сходстве с ассимилирующими органами в их ориентации только для некоторых из них. В частности, соцветия листопадных видов, как и их новообразованные листья, характеризовались более высокой, чем у вечнозеленых видов, зависимостью от гидротермического режима сезона содержания азота и калия, растворимых сахаров, гидропектина и лейкоантоцианов, но при этом меньшим уровнем данной зависимости для содержания жирных масел. Вместе с тем, в отличие от ассимилирующих органов, соцветия листопадных видов обладали более значительной, чем у вечнозеленых, зависимостью от абиотических факторов содержания сухих и дубильных веществ, аскорбиновой и свободных органических кислот, протопектина, эфирных масел, флавонолов и фенолкарбоновых кислот, при меньшем уровне данной зависимости для содержания собственно антоцианов и катехинов и отсутствии

заметных различий в ней между сравниваемыми группами видов для содержания фосфора и общего количества биофлавоноидов.

В процессе сезонного развития генеративных органов листопадных и вечнозеленых рододендронов для большинства компонентов биохимического состава установлены идентичные по знаку изменения степени их зависимости от гидротермического режима сезона, состоявшие в ее увеличении для содержания фосфора и калия, аскорбиновой и фенолкарбоновых кислот, гидропектина и жирных масел, на фоне ее ослабления для содержания протопектина, всех без исключения фракций биофлавоноидов, азота и дубильных веществ. При этом разновекторная направленность данных изменений у сравниваемых групп рододендронов отмечена лишь в единичных случаях – для содержания сухих веществ, титруемых кислот и растворимых сахаров.

Вместе с тем в плодах рододендронов, как и в соцветиях, были выявлены заметные различия между листопадными и вечнозелеными видами в степени зависимости их биохимического состава от гидротермического режима сезона. Так, у первых из них был показан более высокий, чем у вторых, уровень данной зависимости для содержания калия, свободных органических, аскорбиновой и фенолкарбоновых кислот, пектиновых веществ, флавонолов и жирных масел, но более низкий для содержания азота и фосфора, сухих и дубильных веществ, растворимых сахаров, лейкоантоцианов, катехинов и биофлавоноидов в целом.

Для выявления последовательности 22-х анализируемых признаков в порядке нарастания степени их зависимости от гидротермического режима вегетационного периода были определены средние для 6 исследуемых компонентов фитомассы значения коэффициентов вариации и обозначены позиции каждого из них, в соответствии с увеличением полученного

интегрального показателя (см. табл. 1). Наименее выраженные межсезонные различия у рододендронов установлены для содержания в их надземных органах сухих, дубильных и пектиновых веществ, макроэлементов, лейкоантоцианов, с преимущественно низким и очень низким уровнями изменчивости в двухлетнем цикле наблюдений, тогда как наиболее существенные межсезонные различия выявлены для параметров накопления в них аскорбиновой и фенолкарбоновых кислот, растворимых сахаров, катехинов, флавонолов и эфирных масел с повышенным и очень высоким уровнями изменчивости.

Выявленные различия в уровне зависимости характеристик биохимического состава надземных органов рододендронов от комплексного влияния абиотических факторов в значительной степени совпадают с полученными нами в аналогичных более ранних исследованиях с плодами представителей рода *Vaccinium* [19], что свидетельствует об общности характера показанных закономерностей для сем. Ericaceae.

С целью выявления сырьевых частей рододендронов с наибольшим и наименьшим интегральными уровнями изменчивости их биохимического состава в двухлетнем цикле наблюдений, для исследуемого набора

показателей в данных частях были определены средние значения коэффициентов вариации (см. табл. 1). Установлено, что в рамках принятой градации при диапазоне изменений от 14,9 % до 24,8 % они в основном соответствовали верхней границе среднего либо нижней границе повышенного уровня изменчивости. При этом их значения в ассимилирующих органах вечнозеленых и листопадных видов оказались близки между собой. Показано, что наибольшей стабильностью в двухлетнем цикле наблюдений характеризовался биохимический состав плодов рододендронов, особенно у вечнозеленых видов, тогда как наименее стабильным он был у соцветий листопадных видов.

В наших исследованиях особый научный и практический интерес представляло выявление таксонов рододендронов с наиболее высокой и соответственно наиболее низкой изменчивостью биохимического состава их надземной сферы в двухлетнем цикле наблюдений, дающее представление об интегральной его устойчивости к воздействию абиотических факторов. С этой целью были определены усредненные для листьев, соцветий и плодов исследуемых объектов значения коэффициентов вариации 22 анализируемых признаков (табл. 3). На их основании для каждого

Таблица 3. Усредненные значения коэффициентов вариации (V, %) количественных характеристик биохимического состава сырьевых частей видов *Rhododendron* за 2 года наблюдений

Показатель	<i>Rh. dauricum</i>	<i>Rh. catawbiense</i>	<i>Rh. smirnowii</i>	<i>Rh. brachycarpum</i>	<i>Rh. fortunei</i>	<i>Rh. japonicum</i>	<i>Rh. luteum</i> , Минск	<i>Rh. luteum</i> , Ветчин	<i>Rh. luteum</i> , Марк.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Сухие вещества	10,2	12,1	5,3	10,7	6,9	9,8	6,6	7,8	8,4
Свободн. органич. кислоты	18,6	16,0	22,6	10,6	8,0	12,0	25,8	12,8	15,1
Аскорбиновая кислота	24,9	24,3	15,0	13,5	18,1	28,1	29,6	23,9	16,0
Сумма растворимых сахаров	26,3	24,1	20,2	11,7	14,4	24,8	21,5	29,8	35,8
Сахарокислотный индекс	38,0	25,6	34,4	7,9	13,8	20,4	35,8	29,2	34,6
Гидропектин	11,1	9,3	15,5	11,8	19,0	23,3	26,7	9,4	11,5
Протопектин	5,5	9,4	17,4	9,1	4,5	12,4	10,7	12,2	8,4
Сумма пектиновых веществ	5,3	7,6	13,5	7,1	5,2	11,0	12,2	12,0	9,2
Протопектин/ Гидропектин	10,3	15,4	23,4	15,4	18,1	23,5	13,7	10,7	8,0
Собств. антоцианы	4,3	7,0	13,7	47,1	18,8	19,3	25,2	39,8	47,1
Лейкоантоцианы	30,8	7,9	15,1	15,1	11,5	17,8	19,6	19,8	29,0
Сумма антоциановых пигментов	28,8	8,3	12,5	14,8	13,6	20,2	19,0	17,3	28,6
Катехины	57,4	30,3	10,9	39,6	17,8	23,0	29,8	22,8	27,1
Флавонолы	44,0	15,4	22,6	15,6	11,7	34,7	27,4	7,3	18,6
Флавонолы/ Катехины	34,6	40,7	13,4	35,3	30,0	54,4	22,0	19,4	30,4
Сумма биофлавоноидов	35,2	7,9	10,0	16,1	8,8	13,4	17,4	17,8	25,6
Фенолкарбоновые кислоты	37,8	22,0	24,3	21,6	13,8	18,5	17,3	25,6	18,6

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Дубильные вещества	9,3	12,7	13,7	10,1	19,5	6,8	5,6	26,2	27,2
Жирные масла	28,5	15,9	19,5	6,5	22,7	21,3	23,7	4,0	0,8
Азот	11,2	12,3	7,7	6,7	6,3	11,7	13,5	16,0	17,7
Фосфор	3,5	7,2	5,0	5,2	8,6	3,6	3,3	3,0	9,0
Калий	6,5	5,8	12,2	2,4	5,2	10,7	13,0	4,0	9,8
V <sub>ср</sub>	21,9	15,3	15,8	15,2	13,5	19,1	19,1	16,8	19,8

Таблица 4. Соотношение уровней вариабельности биохимического состава сырьевых частей видов *Rhododendron* в таксономических рядах за 2 года наблюдений

Показатель	Листья текущего прироста		Генеративные органы				Среднее
	фаза активного вегетативного роста		фаза цветения		фаза плодоношения		
	вечнозеленые виды	листопадные виды	вечнозеленые виды	листопадные виды	вечнозеленые виды	листопадные виды	
1	2	3	4	5	6	7	8
Сухие вещества	1,4	1,8	1,1	0,6	3,0	6,4	2,4
Свободные органические кислоты	0,7	2,5	0,8	4,6	3,0	0,7	2,1
Аскорбиновая кислота	0,6	0,6	2,2	2,8	1,6	0,6	1,4
Сумма растворимых сахаров	2,0	1,7	0,8	0,7	0,8	1,4	1,2
Сахарокислотный индекс	0,9	2,6	2,8	1,5	0,8	0,7	1,6
Гидропектин	2,2	1,2	1,8	0,7	0,7	0,5	1,2
Протопектин	1,8	1,4	0,6	1,1	1,5	0,6	1,2
Сумма пектиновых веществ	2,1	1,2	0,6	1,0	1,9	0,9	1,3
Протопектин/ Гидропектин	1,4	1,7	1,6	1,3	0,8	0,4	1,2
Собств. антоцианы	1,0	1,4	1,2	13,8	1,0	1,0	3,2
Лейкоантоцианы	2,2	0,8	0,9	1,2	2,0	2,1	1,5
Сумма антоц. пигментов	2,2	0,9	1,3	1,0	2,0	2,1	1,6
Катехины	2,0	0,5	0,6	1,4	2,0	3,4	1,7
Флавонолы	1,3	1,6	1,4	1,4	1,2	0,4	1,2
Флавонолы/ Катехины	1,6	0,4	1,0	2,1	1,9	1,2	1,4
Сумма биофлавоноидов	2,5	0,7	1,1	1,1	2,0	3,8	1,9
Фенолкарбоновые кислоты	0,7	2,0	2,4	1,3	1,6	0,9	1,5
Дубильные вещества	1,6	7,7	1,8	0,7	1,7	19,2	5,5
Жирные масла	4,5	2,1	1,3	1,8	1,1	0,6	1,9
Эфирные масла	Не опр.	0,3	3,0	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.
Азот	1,6	0,8	0,6	0,3	1,7	2,8	1,3
Фосфор	0,9	1,9	1,2	1,4	0,5	1,2	1,2
Калий	3,2	2,5	2,4	1,3	1,9	1,0	2,1
V <sub>ср</sub>	1,7	1,6	1,4	2,0	1,6	2,4	

таксона рододендронов были рассчитаны средневзвешенные значения данных коэффициентов, варьировавшиеся в сравнительно узком диапазоне от 16,8 до 21,9 %, что свидетельствовало об отсутствии у интродуцентов существенных различий в степени зависимости биохимического состава надземной сферы в целом от гидротермического режима сезона. Вместе с тем нетрудно убедиться, что у листопадных видов данная зависимость в целом оказалась более выраженной, нежели у вечнозеленых. При этом наибольшей стабильностью в двулетнем цикле наблюдений характеризовался биохимический состав надземной сферы *Rh. fortunei*, тогда как наименьшей – *Rh. dauricum*.

Данными исследованиями также было установлено, что биохимический состав надземных органов рододендронов обладал также выраженной зависимостью от генотипа. В этой связи особый научный и практический интерес представляет сравнительная оценка степени влияния генотипа и гидротермического режима сезона на содержание в сырьевых частях растений определявшихся соединений. В качестве критерия, определяющего приоритетное влияние на него того или иного фактора, был выбран кратный размер соотношения усредненных в таксономических рядах вечнозеленых и листопадных видов и в двулетнем цикле наблюдений коэффициентов вариации анализируемых признаков в сырьевых частях растений, приведенный в табл. 4.

Нетрудно убедиться, что в большинстве случаев влияние генотипа на исследуемые характеристики биохимического состава последних в среднем в 1,1–3,0 раза превышало таковое абиотических факторов, что свидетельствовало о высоком уровне устойчивости фармакопейных свойств сырьевых частей растений в районе интродукции. При этом наибольшим размером данного превышения (в 13,8–19,2 раза) отличались параметры накопления собственно антоцианов в соцветиях и дубильных веществ в плодах листопадных видов. Вместе с тем для ряда показателей было установлено, напротив, преобладание влияния на них гидротермического режима сезона. В частности, содержание фосфора, титруемых, аскорбиновой и фенолкарбоновых кислот в листьях вечнозеленых видов, как и содержание аскорбиновой кислоты, азота, антоциановых пигментов, но особенно эфирных масел и катехинов в ассимилирующих органах листопадных видов в большей степени зависело от абиотических факторов, нежели от генотипа. В соцветиях вечнозеленых видов аналогичная картина наблюдалась для параметров накопления азота, свободных органических кислот, растворимых сахаров, протопектина, лейкоантоцианов и катехинов, тогда как у листопадных видов доминирование влияния гидротермического режима сезона отмечено для содержания в генеративных органах азота, сухих и дубильных веществ, растворимых сахаров и гидропектина. Более выраженной зависимостью от абиотических

факторов, нежели от генотипа, характеризовались также параметры накопления фосфора, растворимых сахаров и гидропектина в плодах вечнозеленых видов, тогда как в плодах листопадных видов аналогичный спектр показателей был заметно шире и включал параметры накопления свободных органических, аскорбиновой и фенолкарбоновых кислот, гидро- и протопектина, флавонолов и жирных масел.

Вместе с тем в большинстве случаев общее содержание биофлавоноидов, как и их отдельных фракций, в надземных органах рододендронов, определяющее основную фармакопейную ценность лекарственного сырья представителей данного рода, в большей степени зависело от генотипа, нежели от гидротермического режима сезона, что при его использовании обуславливало довольно стабильный выход Р-витаминов. При этом биохимический состав соцветий и плодов листопадных видов в целом характеризовался более выраженным доминированием влияния на него генотипа, нежели абиотических факторов, по сравнению с генеративными органами вечнозеленых видов.

## Заключение

В результате сравнительного исследования уровня изменчивости в двулетнем цикле наблюдений количественных характеристик биохимического состава ассимилирующих и генеративных органов вечнозеленых и генеративных органов рододендронов, в том числе полувечнозеленого *Rh. dauricum*, 4 листопадных – *Rh. japonicum* и трех форм *Rh. luteum*, а также 4 вечнозеленых видов – *Rh. catawbiense*, *Rh. brachycarpum*, *Rh. smirnowii* и *Rh. fortunei*, было установлено, что большинству из них были присущи очень низкий, средний и повышенный уровни изменчивости (соответственно 28,7, 26,7 и 26,7 % показателей) и лишь для 10,7 % – средний, а для 7,3 % – очень высокий. При этом максимальная доля показателей с очень низким уровнем данной изменчивости отмечена в листьях и плодах растений, с низким – в соцветиях вечнозеленых видов, со средним – в генеративных органах на стадии цветения, а у вечнозеленых видов также и на стадии плодоношения, с повышенным – в соцветиях листопадных видов, с очень высоким – в соцветиях обеих групп рододендронов.

Показано, что наименее выраженные межсезонные различия в надземных органах рододендронов установлены для содержания в них сухих, дубильных и пектиновых веществ, макроэлементов и лейкоантоцианов, тогда как наиболее существенные – для параметров накопления в них аскорбиновой и фенолкарбоновых кислот, растворимых сахаров, катехинов, флавонолов и эфирных масел.

Установлено, что у листопадных видов зависимость биохимического состава надземной сферы в целом от гидротермического режима сезона имеет более выраженный, чем у вечнозеленых, характер при

наименьшем уровне данной зависимости у *Rh. fortunei* и наибольшей у *Rh. dauricum*. Наиболее устойчивым к нему оказался биохимический состав плодов рододендронов, особенно у вечнозеленых видов, тогда как наименее стабильным он был у соцветий листопадных видов.

Установлено, что зависимость от генотипа исследуемых характеристик биохимического состава надземных органов рододендронов в большинстве случаев превышала таковую от гидротермического режима сезона в среднем в 1,1–3,0 раза, что свидетельствовало о высоком уровне устойчивости фармакопейных свойств растений в районе интродукции, и должно было обеспечить довольно стабильный выход Р-витаминов. При этом биохимический состав соцветий и плодов листопадных видов в целом характеризовался более выраженным доминированием влияния на него генотипа, нежели абиотических факторов, по сравнению с генеративными органами вечнозеленых видов.

**Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (грант Б08-057).**

## Литература

1. Александрова, М.С. Рододендроны природной флоры СССР. М.: Наука, 1975. 112 с.
2. Swiderskia A., Murasb P., Koloczeka H. Flavonoid composition in frost-resistant *Rhododendron* cultivars grown in Poland // *Scientia Horticulturae*. 2004. Vol. 100, Is. 1–4. Pp. 139–151
3. Потрясай К.А., Маркарян А.А., Даргаева Т.Д., Сокольская Т.А. Рододендрон золотистый – перспективный источник создания лекарственных средств // *Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии*. 2009. № 6. С. 9–13
4. Bo-Nan Zhang, Yun-Long Hou, Bao-Jv Liu, Qing-Mei Liu, Guo-Fen Qiao The *Rhododendron dauricum* L. flavanoids exert vasodilation and myocardial preservation// *Iranian journal of pharmaceutical research*. 2010. Vol. 9, Is. 3. Pp. 303–311.
5. Кондратович Р.Я. Рододендроны в Латвийской ССР. Биологические особенности культуры. Рига: Зинанте, 1981. 332 с.
6. Рупасова Ж.А., Кутас Е.Н. Влияние способов размножения на химический состав листьев рододендрона (*Rhododendron* L.)// *Изв/ НАНБ, серия биол. наук*. 2000. № 3. С. 11–16.
7. Рупасова Ж.А., Володько И.К. Особенности сезонного накопления фенольных соединений в генеративных органах вечнозеленых и листопадных видов *Rhododendron* L. при интродукции в условиях Беларуси // *Вестник Витебскага дзяржаўнага ўніверсітэта*. 2012. № 3 (69). С. 30–35.
8. ГОСТ 8756.2-82. Методы определения сухих веществ. М., 1982. 5 с.
9. Ермаков А.И. Методы биохимического исследования растений. Л.: Агропромиздат, 1987. 430 с.
10. Плешков Б.П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1985. С. 110–112
11. Swain T., Hillis W. The phenolic constituents of *Prunus Domenstica*. 1. The quantitative analysis of phenolic constituents // *J. Sci. Food Agric*. 1959. Vol. 10, № 1. Pp. 63–68.
12. Скорикова Ю. Г., Шафтан Э.А. Методика определения антоцианов в плодах и ягодах // *Труды 3 Всесоюзного семинара по биологически активным (лечебным) веществам плодов и ягод*. Свердловск, 1968. С. 451–461.
13. Шнайдман Л.О., Афанасьева В.С. Методика определения антоциановых веществ// *Реферативные доклады и сообщения 9-й Менделеевский съезд по общей и прикладной химии*. 1965. № 8. С. 79–80.
14. Запрометов М.Н. Биохимия катехинов. М.: Наука, 1964. 325 с.
15. Мжаванадзе В.В., Таргамадзе И.Л., Драник Л.И. Количественное определение хлорогеновой кислоты в листьях черники кавказской (*V. arctostaphylos* L.) // *Сообщения АН Груз. ССР*. 1971. Т. 63, Вып. 1. С. 205–210.
16. Государственная фармакопея СССР. Общие методы анализа. Вып. 1. М., 1987. С.286–287.
17. ГОСТ 24027.2-80 Сырье лекарственное растительное. Методы определения влажности, содержания золы, экстрактивных и дубильных веществ, эфирного масла. М., 1999. С. 119–126.
18. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1973. 256 с.
19. Рупасова Ж.А., Сидорович Е.А., Игнатенко В.А., Рудаковская Р.Н. Формирование биохимического состава брусники обыкновенной в Беларуси. Минск: Белорусская наука, 1997. 303 с.

## References

1. Aleksandrova, M.S. Rododendrony prirodnoy flory SSSR [Rhododendrons of the natural flora of the USSR]. M.: Nauka [Moscow: Publishing house «Science»], 1975. 112 p.
2. Swiderskia A., Murasb P., Koloczeka H. Flavonoid composition in frost-resistant *Rhododendron* cultivars grown in Poland // *Scientia Horticulturae*. 2004. Vol. 100, Is. 1–4. Pp. 139–151.
3. Potryasay K.A., Markaryan A.A., Dargaeva T.D., Sokolskaya T.A. Rododendron zolotistyy – perspektivnyy istochnik sozdaniya lekarstvennykh sredstv [Rhododendron golden - a promising source making of medicinal agent]. *Voprosy biologicheskoy, meditsinskoy i farmatsevticheskoy khimii* [Problems of biological, medical and pharmaceutical chemistry]. 2009. № 6. Pp. 9–13.
4. Bo-Nan Zhang, Yun-Long Hou, Bao-Jv Liu, Qing-Mei Liu, Guo-Fen Qiao The *Rhododendron dauricum* L. flavanoids exert vasodilation and myocardial preservation// *Iranian journal of pharmaceutical research*. 2010. Vol. 9, Is. 3. Pp. 303–311.
5. Kondratovich R.Ya. Rododendrony v Latviyskoy SSR. Biologicheskie osobennosti kultury [Rhododendrons in

the Latvian SSR. Biological characteristics of culture]. Riga: Zinatne [Publishing house «Science»]. 1981. 332 p.

6. Rupasova Zh.A., Kutas Ye.N. Vliyanie sposobov razmnozheniya na khimicheskiy sostav listev rododendrona (*Rhododendron* L.) [Effect of methods of reproduction on the chemical composition of leaves of rhododendron (*Rhododendron* L.)]. Izvestiya NANB, seriya biologicheskikh nauk [Proceedings of NANB, Series of Biological Sciences]. 2000. № 3. Pp. 11–16.

7. Rupasova Zh.A., Volodko I.K. Osobennosti sezonno-gonakopleniya fenolnykh soedineniy v generativnykh organakh vечнозеленых и листопадных видов *Rhododendron* L. pri introduktsii v usloviyakh Belarusi [Features seasonal accumulation of phenolic compounds in the generative organs of evergreen and deciduous species of *Rhododendron* L. when introduced in Belarus]. Vesnik Vitebskogo dzyarzhavnaga universiteta [Proceedings the Vitebsk State University]. 2012. №3 (69). Pp.30–35.

8. GOST 8756.2-82. Metody opredeleniya sukhikh veshchestv [Methods for determination of dry matter]. M. [Moscow], 1982. 5 p.

9. Yermakov A.I. Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy [Methods of biochemical research of plants]. L.: Agropromizdat [Leningrad: Publishing house «Agropromizdat»], 1987. 430 p.

10. Pleshkov B.P. Praktikum po biokhimii rasteniy [Workshop on Plant Biochemistry]. M.: Kolos [Moscow: Publishing house «Ear»], 1985. Pp. 110–112.

11. Swain T., Hillis W. The phenolic constituents of *Prunus Domenstica*. 1. The quantitative analysis of phenolic constituents // J. Sci. Food Agric. 1959. Vol. 10, № 1. Pp. 63–68.

12. Skorikova Yu. G., Shaftan E.A. Metodika opredeleniya antotsianov v plodakh i yagodakh [Method of determination of anthocyanins in the fruit and berries]. Trudy 3 Vsesoyuznogo seminar po biologicheski aktivnym (lechebnym) veshchestvam plodov i yagod [Proceedings of the third All-Union Seminar on three biologically active

(therapeutic) substances of fruits and berries]. Sverdlovsk, 1968. Pp. 451–461.

13. Shnaydman L.O., Afanaseva V.S. Metodika opredeleniya antotsianovykh veshchestv [Method of anthocyanin compounds' determination]. Referativnye doklady i soobshcheniya 9-y Mendelevskiy sezd po obshchey i prikladnoy khimii [Review reports and 9<sup>th</sup> Mendeleev Congress on General and Applied Chemistry]. 1965. №8. Pp. 79–80.

14. Zaprometov M.N. Biokhimiya katekhinov [Biochemistry of catechins]. M.: Nauka [Moscow: Publishing house «Science»], 1964. 325 p.

15. Mzhavanadze V.V., Targamadze I.L., Dranik L.I. Kolichestvennoe opredelenie khlorogenovoy kisloty v listyakh cherniki kavkazskoy (*V. arctostaphylos* L.) [Quantitative determination of chlorogenic acid in the leaves of Caucasian bilberry (*V. arctostaphylos* L.)]. Soobshcheniya AN Gruzinskoy SSR [Reports of the Georgian SSR]. 1971. Vol. 63, № 1. Pp. 205–210.

16. Gosudarstvennaya farmakopeya SSSR. Obshchie metody analiza [State Pharmacopoeia of the USSR. General methods of analysis]. M. [Moscow], 1987. Vol. 1. Pp. 286–287.

17. GOST 24027.2-80 Syre lekarstvennoe rastitelnoe. Metody opredeleniya vlazhnosti, soderzhaniya zoly, ekstraktivnykh i dubilnykh veshchestv, efirnogo masla [Raw medicinal plant. Methods of determination of moisture, ash, extractives and tannins, essential oil.]. M. [Moscow], 1999. Pp. 119–126.

18. Zaytsev G.N. Metodika biometricheskikh raschetov. Matematicheskaya statistika v eksperimentalnoy botanike [Biometric calculation method. Mathematical Statistics in Experimental Botany]. M.: Nauka [Moscow: Publishing house «Science»], 1973. 256 p.

19. Rupasova Zh.A., Sidorovich Ye.A., Ignatenko V.A., Rudakovskaya R.N. Formirovanie biokhimicheskogo sostava brusniki obyknovennoy v Belarusi [Formation of the biochemical composition of Cowberry in Belarus]. Mn.: Belorusskaya nauka [Minsk: Publishing house «Belarusian Science»], 1997. 303 s.

## Информация об авторе

**Рупасова Жанна Александровна**, член-корр. НАН Беларуси, д-р биол. наук, проф., зав. лаб.

E-mail: J.Rupasova@cbg.org.by

**Володько Иван Казимирович**, канд. биол. наук, зам. директора

**Гончарова Людмила Владимировна**, канд. биол. наук, ученый секретарь

**Бубнова Анна Михайловна**, аспирант

**Решетников Владимир Николаевич**, академик НАН Беларуси, доктор биол. наук, проф., зав. отд.

**Титок Владимир Владимирович**, д-р биол. наук, директор

Государственное научное учреждение Центральный ботанический сад НАН Беларуси

220012, Беларусь, г. Минск, ул. Сурганова, 2В

## Information about the author

**Rupasova Zanna Aleksandrovna**, Dr. Sc. Biol., Head Laboratory

E-mail: J.Rupasova@cbg.org.by

**Volodko Ivan Kazimirivich**, Cand. Sc. Biol., Vice Director

**Goncharova Lyudmila Vasilievna**, Cand. Sc. Biol., Scientific Secretary

**Bubnova Anna Mikchailovna**, Post Graduate Student

**Reshetnikov Vladimir Nikolaevich**, Dr. Sc. Biol., Academition

NAS Belarus Republic

**Titok Vladimir Vladimirovich**, Dr. Sc. Biol., Director

State Science Institute Central Botanical Garden National

Academy of Sciences of Belarus Republic

220012, Belarus, Minsk, Surganova str., 2V



**Г.А. Аветисян**

канд. биол. наук., м. н. с.

E-mail: AvetisaynG@yandex.ru

**А.В. Бабоша**

канд. биол. наук, зав. лаб.

E-mail: phimmunitet@yandex.ru

Федеральное государственное бюджетное учреждение  
науки Главный ботанический сад им.Н.В. Цицина РАН,  
Москва

## Влияние обработки перекисью водорода и 3-амино-1,2,4-триазолом на развитие колоний мучнистой росы пшеницы

Исследовали влияние экзогенной обработки прооксидантами: перекисью водорода и 3-амино-1,2,4-триазолом, на число колоний возбудителя мучнистой росы *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *tritici* Marchal. на отделенных листьях пшеницы *Triticum aestivum* L. (сорт Заря). Для моделирования развития окислительного взрыва во времени исследуемые вещества вносили в среду инкубации листьев на ограниченный период (24 ч) в течение 1-х, 2-х или 3-х суток после инфицирования, а также на весь период эксперимента. Все варианты показали достоверное снижение числа колоний ( $p < 0,001$ ), однако степень ингибирования зависела от времени обработки относительно момента инфицирования. Действие обоих прооксидантов на разных этапах инфекционного процесса обладало аддитивным эффектом, вследствие чего варианты с постоянным присутствием исследуемых веществ на протяжении всего эксперимента показали наибольшую величину ингибирования. Среди вариантов с применением прооксидантов в течение ограниченного срока наиболее сильное ингибирование наблюдали в 1-е и 3-и сутки после инфицирования, а при обработке на 2-е сутки оно было минимальным. Высказано предположение о том, что основной причиной такого эффекта является различная чувствительность к ингибированию разных фаз развития *E. graminis*. При этом повторяющиеся периоды (1-е и 3-и сутки после инфицирования) более сильного ингибирующего действия могут соответствовать процессам, которые происходят при разделенном во времени проникновении первичных и вторичных инфекционных структур в растительную клетку или образовании первичных и вторичных гаусторий.

**Ключевые слова:** перекись водорода, 3-амино-1,2,4-триазол, амитрол, пшеница, мучнистая роса

**G.A. Avetisyan**

Cand. Sci. Biol., Junior Researcher

E-mail: Avetisyang@yandex.ru

**A.V. Babosha**

Cand. Sci. Biol., Head of Laboratory

E-mail: phimmunitet@yandex.ru

Federal State Budgetary Institution for Science  
Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS,  
Moscow

## Effecte of Exogenous Hydrogen Peroxide and 3-amino-1,2,4-triazole on Development of the Wheat Powdery Mildew Pathogen Colonies

The influence of exogenous treatment with pro-oxidants: hydrogen peroxide and 3-amino-1,2,4-triazole on development of *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *tritici* March. colonies on detached wheat leaves of *Triticum aestivum* L. (cv. Zarya) was investigated. To model development of oxidative burst in time the substances were added to incubation medium for a limited period (24h) at the 1st, 2nd or 3rd days after infection, and during the whole experiment. All treatments significantly decreased the number of the pathogen colonies ( $p < 0.001$ ). However, the degree of inhibition was dependent on the time of treatment relative to the moment of infection. The action of the pro-oxidants at different infectious stages had an additive effect. The greatest inhibition was at treatment during the whole experiment. Among the application of pro-oxidants for a limited period, significant inhibition was observed at the 1st and 3rd day after infection. The treatment at the 2nd day showed minimal effect. Thus, the sensitivity of different developmental stages of *E. graminis* to oxidative burst was different. The repeated periods (1st and 3rd days after infection) of the pro-oxidants sensitivity may correspond to separated in time penetrations into plant epidermal cells of primary and secondary infection structures or to the periods of development of primary and secondary haustoria.

**Keywords:** hydrogen, peroxide, 3-amino-1,2,4-triazole, amitrole, wheat, powdery, mildew

Мучнистая роса злаков распространена повсеместно, где выращивают зерновые культуры [1]. Возбудитель мучнистой росы *Erysiphe graminis* развивается на молодых активно вегетирующих частях растений: листьях, листовых влагалищах и стеблях. На абаксиальной

и адаксиальной сторонах листовых пластинок образуется бесцветный мицелий, вначале состоящий из отдельных колоний, а затем образующий более или менее плотное сплетение гиф, покрывающих сплошным белым налетом весь пораженный орган питающего растения [2, 3].

Поверхностная плотность колоний на начальных стадиях является удобным показателем, который позволяет оценить степень развития патогена и изменение восприимчивости растения-хозяина при различных воздействиях.

В данной работе исследовали влияние окислительного стресса на рост возбудителя мучнистой росы на листьях восприимчивой пшеницы. Окислительный стресс моделировали обработкой прооксидантами: перекисью водорода и 3-амино-1,2,4-триазолом (3-АТА).

Известно, что перекись водорода проявляет как непосредственное антимикробное действие [4, 5], так и является посредником активации иммунного ответа растения [6]. Обработка растений данным веществом увеличивала устойчивость к фитопатогенам [7, 8] и абиотическим стрессам [9, 10]. 3-Амино-1,2,4-триазол (3-АТА) был предложен в качестве ингибитора пероксидазы и каталазы, основных ферментов, утилизирующих перекись водорода в растениях [11–13], что должно приводить к увеличению концентрации этого вещества. Действительно, при обработке 3-АТА в концентрации 1 мМ количество перекиси водорода возрастало в листьях растения табака, инокулированных несовместимой расой *Phytophthora nicotianae* [14].

Для экспериментов были использованы растения мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L., сорта Заря, обладающего средней степенью восприимчивости, а также возбудитель мучнистой росы пшеницы *Erysiphe graminis* (syn. *Blumeria graminis* (DC) Speer. f. sp. *tritici* Marchal). Растения выращивали на растворе Кнопа в рулонах фильтровальной бумаги при температуре 20–22 °С и 16 ч фотопериоде. Отделенные листья инокулировали конидиями *E. graminis*, культуру которой поддерживали на восприимчивой пшенице. Инфицированный растительный материал (отделенные листья) обрабатывали водными растворами исследуемых соединений путем погружения в раствор нижней части листа. В контроле использовали дистиллированную воду. Для определения числа колоний патогена подсчитывали их количество с помощью бинокулярной лупы на абаксиальной и адаксиальной стороне 15 листьев для каждого экспериментального варианта. Вычисляли средние значения поверхностной плотности (число колоний в расчете на 1 мм<sup>2</sup>) и их ошибки. Оценку

достоверности различий средних проводили с использованием *t*-теста с неравными отклонениями. В *таблицах 1* и *2* приведены данные одного из двух независимых экспериментов, показавших очень близкие по числу колоний и величине эффектов результаты. Практически идентичные результаты были получены в этих экспериментах и при вычислении значений корреляции числа колоний на абаксиальной и адаксиальной сторонах одного листа. В *таблице 3* данные обоих экспериментов были объединены в одну выборку с повторностью 30.

Как показано нами ранее [15], перекись водорода и 3-АТА ингибируют развитие возбудителя мучнистой росы, что проявляется в уменьшении числа колоний и появлении аномалий развития. В экспериментах, результаты которых представлены в *таблицах 1* и *2*, исследуемые вещества вносили в среду инкубации отделенных листьев через определенные промежутки после инфицирования и на ограниченный период. По нашему мнению, такая схема может имитировать развитие окислительного взрыва во времени и его предполагаемый защитный эффект на разных стадиях патогенеза. В экспериментах использованы концентрации 5 мМ для перекиси водорода и 4 мМ, 10 мМ для 3-АТА – минимальные концентрации, которые проявили выраженный патоген-ингибирующий эффект в предварительных экспериментах.

Полученные данные (*таблицы 1* и *2*) свидетельствуют о сходных тенденциях во времени при действии обоих исследуемых веществ. Наибольшую активность как перекиси водорода, так и 3-АТА наблюдали при обработке в первые сутки после инфицирования. На вторые сутки происходило ослабление ингибирования, а на третьи сутки, ингибирующее действие вновь несколько усиливалось. Наиболее отчетливо эти закономерности проявлялись на адаксиальной стороне листа при обработке перекисью водорода и на обеих сторонах при использовании 10 мМ 3-АТА. В этих случаях при обработке листьев пшеницы в течение вторых суток после инфицирования число колоний достоверно ( $p < 0.001–0.02$ ) превышало аналогичные значения как для первых, так и для третьих суток. Существенно наличие статистической достоверности одновременно 2-х этих сравнений, поскольку позволяет выделить в динамике ингибирования фитопатогена активными формами кислорода 3 различные фазы. Однако во всех

**Таблица 1.** Влияние времени применения перекиси водорода (5 мМ) на развитие колоний мучнистой росы на адаксиальной и абаксиальной сторонах листьев пшеницы (число колоний в расчете на 1 см<sup>2</sup> и в % от контроля)

Время обработки, сут*	Адаксиальная сторона		Абаксиальная сторона	
	ед./см <sup>2</sup>	%	ед./см <sup>2</sup>	%
1	1,6±0,3	9,2	0,5±0,1	6,1
2	13,6±1,8	77,3	3,9±0,5	51,6
3	5,8±0,6	33,0	3,4±0,5	45,2
1–3 (на протяжении всего эксперимента)	0,2±0,1	1,0	0,06±0,03	0,8
контроль	17,5±1,4	100	7,5±0,8	100

\* Перекись водорода вносили в среду инкубации отделенных листьев на период 24 ч в 1-е, 2-е, 3-и сут после инфицирования.

**Таблица 2.** Влияние времени применения 3-амино-1,2,4-триазола на развитие колоний мучнистой росы на адаксиальной и абаксиальной сторонах листьев пшеницы (число колоний в расчете на 1 см<sup>2</sup> и в % от контроля)

Время обработки, сут*	Адаксиальная сторона		Абаксиальная сторона	
	ед./см <sup>2</sup>	%	ед./см <sup>2</sup>	%
4 мМ 3-АТА				
1	5,6±0,5	44,4	1,7±0,2	49,6
2	7,0±0,9	55,1	2,1±0,3	61,8
3	6,4±0,7	50,2	1,9±0,3	55,9
1–3 (на протяжении всего эксперимента)	5,3±0,5	41,9	1,5±0,1	44,1
контроль	12,7±0,7	100	3,5±0,4	100
10 мМ 3-АТА				
1	0,9±0,2	9,8	0,2±0,1	6,9
2	4,2±0,4	45,8	1,5±0,1	42,5
3	2,9±0,2	32,5	1,0±0,1	28,7
1–3 (на протяжении всего эксперимента)	0,4±0,1	4,5	0,10±0,05	2,9
контроль	9,1±0,7	100	3,5±0,3	100

\* 3-АТА вносили в среду инкубации отделенных листьев на период 24 ч в 1-е, 2-е, 3-и сут после инфицирования.

**Таблица 3** Зависимость коэффициента корреляции и отношения числа колоний на абаксиальной и адаксиальной сторонах листа от времени применения исследуемых веществ

Время обработки, сут	.. Перекись водорода (5 мМ)		3-АТА (4 мМ)		3-АТА (10 мМ)	
	Корреляция *	Отношение	Корреляция	Отношение	Корреляция	Отношение
1	0,64	0,27	0,91	0,30	0,85	0,20
2	0,07	0,31	0,85	0,29	0,78	0,33
3	0,79	0,58	0,85	0,27	0,79	0,30
контроль	0,40	0,43	0,70	0,25	0,87	0,38

\* При повторности n=30 граничные значения коэффициента корреляции для  $p=0,05$  равны 0,361

остальных вариантах эксперимента изменения были аналогичными по знаку, хотя и имели характер тенденции со значениями  $p>0.05$  для обоих или только для одного из приведенных выше сравнений.

Таким образом, при использовании соединений, моделирующих окислительный стресс, степень ингибирования развития колоний мучнисторосяного патогена зависит от времени обработки относительно момента инфицирования. Можно предположить, что основной причиной такого эффекта является различная чувствительность к ингибированию разных фаз развития *E. graminis*. При этом фазы, соответствующие 1-м и 3-м суткам после инфицирования, имеют большую чувствительность, или, наоборот, стадии развития грибного фитопатогена, протекающие на 2-е сутки, более устойчивы к ингибированию.

Как правило, в течение 1–2 суток после инокуляции происходит прорастание конидий, образование ап-прессория и гаустории. На 2–3 сутки можно наблюдать первые гифы и молодые колонии разного размера. За ростом гиф следует дифференциация гифальных лопастей и вторичных гаусторий. Очевидно, что ингибирование каждой из этих стадий должно снижать число видимых

невооруженным глазом колоний патогена. При этом появление первичных и вторичных инфекционных структур сопряжено с их проникновением в эпидермальные клетки растения-хозяина и разделено временным интервалом, который требуется для развития питающей структуры и роста гиф.

Темпы прохождения фаз развития различных инфекционных единиц мучнисторосяного патогена, возникающих из отдельных конидий, варьируют. Это приводит к тому, что на листьях больного растения можно одновременно наблюдать как прорастающие конидии, так и колонии различных размеров. Однако при искусственном инфицировании в лабораторных условиях, по крайней мере, в начальный период развитие патогена происходит относительно синхронно, и эти фазы достаточно хорошо отделены друг от друга. Повторяющиеся периоды более сильного ингибирующего действия могут соответствовать некоторым процессам, которые происходят при подобном разделенном во времени проникновении первичных и вторичных инфекционных структур в растительную клетку или образовании первичных и вторичных гаусторий. Возможность обнаружения различий в степени

ингибирования, по всей вероятности, связана с тем, что временной промежуток между разными фазами развития имеет тот же порядок, что и интервалы применения экзогенных веществ в эксперименте.

Действие обоих исследуемых прооксидантов на разных стадиях обладало аддитивным эффектом, вследствие чего варианты с постоянным присутствием исследуемых веществ на протяжении всего эксперимента показывали наибольшую величину ингибирования. Различия ингибирующей активности в разные промежутки времени при использовании перекиси водорода были заметно выше по сравнению с вариантами применения 3-АТА. При сравнении величины ингибирования числа колоний при обработке в 1-е сутки после инфицирования и постоянно, на протяжении всего эксперимента, в случае перекиси водорода получали достоверные величины  $p < 0.001$ . Наоборот, при обработке низкой концентрацией 3-АТА величина ингибирования мало зависела от продолжительности и времени обработки относительно момента инфицирования, и во всех экспериментальных вариантах число колоний составляло примерно половину от значений контроля. Одно из возможных объяснений – быстрое разложение перекиси водорода после окончания инкубации. При этом накопленное за 1-е или 2-е сутки количество более устойчивого 3-АТА, по видимому, действовало и в последующий период, когда патоген вновь оказывался чувствительным к ингибитору. В качестве альтернативной гипотезы можно предположить наличие у 3-АТА дополнительной патоген-ингибирующей активности, не связанной с обменом активных форм кислорода.

3-Амино-1,2,4-триазол (амитрол) принадлежит к группе триазолов и является действующим веществом препарата с гербицидной активностью [16]. При этом триазолы широко используются в сельском хозяйстве также в качестве фунгицидов, регуляторов роста растений и индукторов устойчивости растений к стрессам и патогенам [17, 18]. Обработка препаратами данной группы ингибирует биосинтез brassinosteroidов [19], этилена [20], изменяет уровень цитокининов [21] и абсцизовой кислоты (АБК) [22]. Фунгицидная активность производных триазола связана в основном с их влиянием на метаболизм стеролов [23].

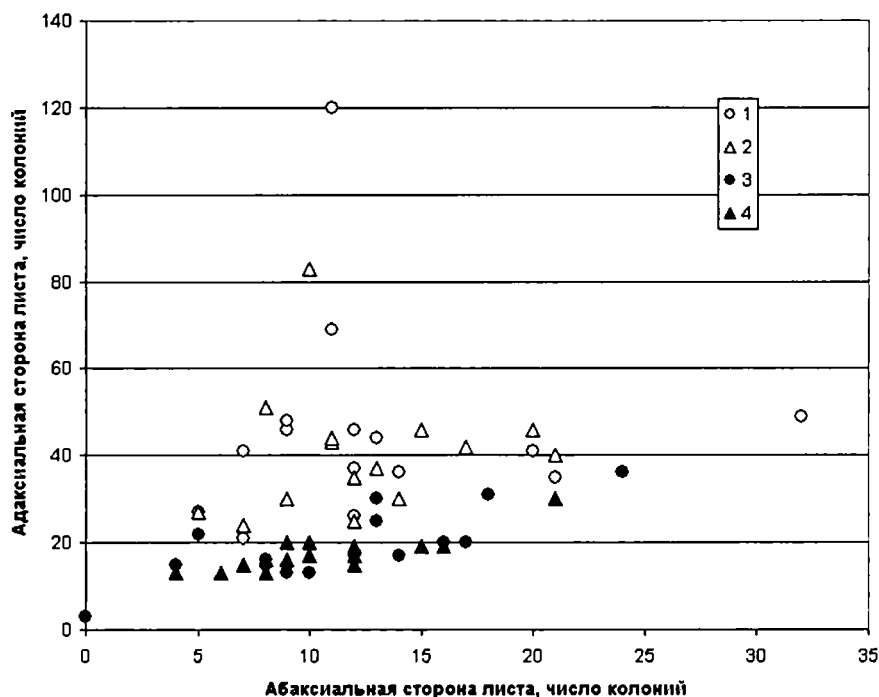
Поскольку вариант с обработкой низкой (4 мМ) концентрацией 3-АТА имеет достаточно выраженные особенности, можно предположить, что ингибирование роста примерно половины инфекционных единиц при применении этого вещества может быть связано с дополнительной фунгицидной активностью, которая имеет механизм действия, отличный от ингибирования перекисью водорода. В наших экспериментах такая активность, вероятно, проявлялась одинаково независимо от времени обработки и примерно в одинаковой степени при высокой и низкой концентрации 3-АТА. Свойства 3-АТА в качестве ингибитора разрушения перекиси, по-видимому, возникали только при более высокой концентрации (10 мМ). Это проявлялось в отчетливом сходстве динамики ингибирования числа колоний 10 мМ 3-АТА с динамикой действия перекиси

водорода. В пользу этого предположения свидетельствуют также полученные нами ранее данные о существовании определенных отличий в характере морфологических аномалий инфекционных структур *E. graminis* при обработке растений перекисью водорода и 3-АТА [14]. 3-АТА способствовал образованию утолщенных коротких гиф или, при более высоких концентрациях, множества укороченных зачатков гиф, не характерных для действия перекиси водорода.

Поскольку условием обнаружения дифференциального воздействия перекиси водорода на различные фазы развития мучнисторосяного фитопатогена является относительно высокая синхронность роста разных инфекционных единиц гриба, представляет интерес оценить степень схождения динамики развития *E. graminis* в разных клеточных компартментах или в разных частях растения. В наших экспериментах измерения проводили на различных поверхностях одного и того же листа. Очевидно, что в условиях различного влияния прооксидантов на разные фазы развития фитопатогена собственно степень синхронности будет влиять на показатель корреляции, который, таким образом, может служить для ее количественной оценки. Если листья, сходные по силе воздействия прооксиданта на адаксиальную и абаксиальную поверхности, составляют большую часть выборки, корреляция будет положительной и высокой по абсолютным значениям. Наличие же в выборке большого числа листьев, на которых динамика развития *E. graminis* на обеих сторонах сильно различается, будет способствовать уменьшению величины коэффициента корреляции.

Как видно из *таблицы 1*, динамика ингибирования числа колоний перекисью водорода имеет заметные отличия для колоний на абаксиальной и адаксиальной стороне листа. В случае абаксиальной стороны также заметно усиление ингибирования на 3-и сут по сравнению со вторыми, однако оно невелико по размерам, а средние значения поверхностной плотности колоний в этих вариантах статистически неразличимы.

В *таблице 3* представлены значения корреляции между числом колоний на абаксиальной и адаксиальной сторонах листа и зависимостью этого показателя от времени применения исследуемых веществ. Как видно из *таблицы*, в проведенных экспериментах как в контроле, так и в большинстве вариантов восприимчивость к патогену абаксиальной и адаксиальной сторон листа тесно связаны, что проявлялось в достоверной корреляции с высокими значениями коэффициента. Тем более вызывает удивление резкое снижение коэффициента корреляции до практически нулевых значений при обработке перекисью водорода на 2-е сутки после инфицирования, которое хорошо воспроизводилось в обоих экспериментах. Значения коэффициента в этом варианте достоверно отличались от значений, полученных при обработке как в 1-е, так и 3-и сутки (*таблица 3*). Из рисунка видно, что распределение числа колоний на обеих поверхностях листа не сильно отличается от нормального: высокие значения корреляции при обработке перекисью водорода на 3-й день после



**Рисунок.** Зависимость между числом колоний *E. graminis* на адаксиальной и абаксиальной сторонах одного листа в 2-х независимых экспериментах при обработке перекисью водорода.

1–эксперимент № 1, второй день после инфицирования;  
2–эксперимент № 2, второй день после инфицирования;  
3–эксперимент № 1, третий день после инфицирования;  
4–эксперимент № 2, третий день после инфицирования

инфицирования, а также низкие значения на 2-й день не связаны с наличием или отсутствием выбросов – отдельных точек на координатной плоскости, сильно удаленных от большей части экспериментальных данных.

Изменение величины отношения числа колоний на абаксиальной стороне листа к таковым на адаксиальной стороне (таблица 3) свидетельствует о различной степени ингибирования числа колоний в этих компартментах. Уменьшение величины отношения в вариантах обработки перекисью водорода и 10 мМ 3-АТА в 1-е сут после инфицирования свидетельствует об относительно более высоком ингибирующем действии этих веществ на развитие колоний на абаксиальной стороне листа. В последующие двое суток этот коэффициент увеличивался, достигая величины, превышающей уровень контроля. Это свидетельствует об относительном уменьшении ингибирования на абаксиальной стороне. Достоверность большинства этих изменений была подтверждена применением метода медиан, который использовали вместо *t*-теста вследствие достаточно хорошо выраженных отклонений статистических распределений для величины отношения от нормального закона.

Можно предположить, что развитие *E. graminis* на адаксиальной стороне листа происходит быстрее, и начало второй, нечувствительной к перекиси водорода стадии соответствует концу первых суток после инфицирования. Наоборот, на абаксиальной стороне значительная часть инфекционных единиц, по-видимому, продолжает

находиться на чувствительной стадии в момент обработки на 2-е и даже на 3-и сутки после инфицирования. Такая неоднородность реакции разных конидий патогена на обработку на абаксиальной стороне снижает коэффициент корреляции между числом колоний на обеих сторонах листа на 2-е сутки после инфицирования и приводит к отсутствию различий между данными 2-х и 3-х суток по числу колоний. Если верно предыдущее, то высокие значения коэффициента корреляции на 3-и сутки после инфицирования можно объяснить сохранением на абаксиальной стороне листа даже в этот период части конидий на ранних стадиях развития, соответствующих 1-м суткам, или очень короткой фазой нечувствительности к прооксидантам в промежутке между 2-ми и 3-ми сутками. Что же касается действия 3-АТА, то одинаково высокие значения корреляции во всех вариантах, вероятно, можно объяснить высокой долей ингибирования, не связанного с увеличением уровня перекиси водорода или других активных форм кислорода и оказывающего сходное влияние на рост колоний на обеих поверхностях листа независимо от фазы развития мучнисторосяного фитопатогена.

Данные величины коэффициента корреляции (таблица 3), по-видимому, являются косвенным подтверждением высказанных выше предположений о наличии в цикле развития мучнистой росы повторяющихся фаз с различной чувствительностью к прооксидантам и о существенной доле в ингибировании мучнистой росы 3-АТА активности, не связанной с синтезом активных форм кислорода.

Таким образом, обработки перекисью водорода и 3-АТА ингибировали развитие мучнисторосяного патогена, существенно снижали интенсивность образования колоний. Согласно современным представлениям, это могло быть результатом повышения устойчивости пшеницы к возбудителю мучнистой росы или непосредственного токсического воздействия на клетки фитопатогена. Полученное в наших опытах ингибирующее действие прооксидантов соответствует представлениям о защитной роли активных форм кислорода (АФК) при патогенезе.

Поскольку АФК обладают токсичностью не только по отношению к патогену, но и для самого растения-хозяина, в клетках растения их количество строго регулируется при участии антиоксидантных систем. Антиоксидантные защитные механизмы лимитируют продолжительность жизни АФК, защищая клетку от их вредного воздействия, поэтому увеличение количества перекиси водорода и других АФК ограничено во времени. Поскольку, развитие фитопатогена состоит из ряда качественно различных стадий, наряду с интенсивностью образования АФК время начала и время окончания окислительного взрыва, по-видимому, также играют важную, но до сих пор мало исследованную роль в регуляции иммунного ответа клетки хозяина.

#### Литература

1. Юрина Т.П., Умнов В.А., Караваев В.А., Солнцев М.К. Влияние мучнистой росы на физиологические процессы в листьях пшеницы // Физиология растений. 1992. Т. 39. С. 270–275.
2. Ячевский А.А. Ежегодник сведений о болезнях и повреждениях растений. СПб., 1909. 163 с.
3. Вавилов Н.И. Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов // Тр. селекц. станции при Моск. с/х институте. 1913. Вып. 1. С. 1–118.
4. Аверьянов А.А., Мерзляк М.Н., Рубин Б.А. Хемилюминесценция при окислении госсипола пероксидазой // Биохимия. 1978. Т. 43. С. 1594–1601.
5. Погосян С.И., Аверьянов А.А., Мерзляк М.Н., Веселовский В.А. Внеклеточная хемилюминесценция корней растений // Докл. АН СССР. 1978. Т. 239. С. 974–976.
6. Dat J.F., Foyer C.H., Scott I.S. Changes in salicylic acid and antioxidants during induced thermotolerance in mustard seedlings // Plant Physiol. 1998. Vol. 118. Pp. 1455–1461.
7. Hafez Y.M., Király Z. Role of hydrogen peroxide in symptom expression of barley susceptible and resistant to powdery mildew // Acta Phytopathol. Entomol. Hung. 2003. Vol. 38, № 3–4. Pp. 227–236.
8. Bacsó R., Hafez Y.M., Király Z., Király L. Inhibition of virus replication and symptom expression by reactive oxygen species in tobacco infected with Tobacco mosaic virus // Acta Phytopathol. Entomol. Hung. 2011. Vol. 46, № 1. Pp. 1–10.
9. Feng H., Li X., Duan J., Li H., Liang H. Chilling tolerance of wheat seedlings is related to an enhanced alternative respiratory pathway // Crop Sci. 2008. Vol. 48. Pp. 2381–2388.
10. Ishibashi Y., Yamaguchi H., Yuasa T., Iwaya-Inoue M., Arima S., Zheng S.-H. Hydrogen peroxide spraying alleviates drought stress in soybean plants // J. Plant. Physiol. 2011. Vol. 168, № 13. Pp. 1562–1567.
11. Asada K. The role of ascorbate peroxidase and monodehydroascorbate reductase in  $H_2O_2$  scavenging in plants. Oxidative Stress and the Molecular Biology of Antioxidant Defences // Ed. Scandalios, J.G. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, NY. 1997. Pp. 715–735.
12. Willekens H., Chamnongpol S., Davey M., Schraudner M., Langebartels C., Van Montagu M., Inze D., Van Camp W. Catalase is a sink for  $H_2O_2$  and is indispensable for stress defence in C3 plants // EMBO J. 1997. Vol. 16. Pp. 4806–4816.
13. Perez F.J., Rubio S.N. An improved chemiluminescence method for hydrogen peroxide determination in plant tissues // Plant Growth Regulation. 2006. Able A.J., Guest D.I., Mark W. Sutherland M.W. Hydrogen Peroxide Yields during the Incompatible Interaction of Tobacco Suspension Cells Inoculated with *Phytophthora nicotianae* // Plant Physiology. 2000. Vol. 124. P. 899–910.
14. Аветисян Г.А., Бабоша А.В. Роль окислительного стресса в патогенезе мучнистой росы пшеницы // Бюл. Гл. ботан. сада. 2009. Вып. 196. С. 158–165.
15. Able A.J., Guest D.I., Mark W. Sutherland M.W. Hydrogen Peroxide Yields during the Incompatible Interaction of Tobacco Suspension Cells Inoculated with *Phytophthora nicotianae* // Plant Physiol. 2000. Vol. 124. P. 899–910.
16. Singer S. R., McDaniel C. N. Transport of the Herbicide 3-Amino-1,2,4-Triazole by Cultured Tobacco Cells and Leaf Protoplasts // Plant Physiol. 1982. Vol. 69. Pp. 1382–1386.
17. Бармин М.И., Мельников В.В. Новые амино-1,2,4-триазолил и тетразолил алканы. СПб: СПГУТД, 2002. 240 с.
18. Davies T.D., Steffens G.L., Sankhla N. Triazole plant growth regulators // Horticultural reviews. 1988. Vol. 10. Pp. 63–105.
19. Yamamoto R., Demura T., Fukuda H. Brassinosteroids Induce Entry into the Final Stage of Tracheary Element Differentiation in Cultured Zinnia Cells // Plant Cell Physiol. 1997. Vol. 38. Pp. 980–983.
20. Sauerbrey E., Grossmann K., Jung J. Ethylene Production by Sunflower Cell Suspensions: Effects of Plant Growth Retardants // Plant Physiol. 1988. Vol. 87. Pp. 510–513.
21. Izumi K., Nakagawa S., Kobayashi M., Oshio H., Sakurai A., Takahashi N. Levels of IAA, Cytokinins, ABA and Ethylene in Rice Plants as Affected by a Gibberellin Biosynthesis Inhibitor, Uniconazole-P // Plant Cell Physiol. 1988. Vol. 29. Pp. 97–104.
22. Kraus T. E., Fletcher R. A. Paclobutrazol Protects Wheat Seedlings from Heat and Paraquat Injury. Is Detoxification of Active Oxygen Involved? // Plant Cell Physiol. 1994. Vol. 35. Pp. 45–52.
23. Maffi D., Cozzi F., Violini G., Bassi M., Conti G.G. Ultrastructural studies of the effects of tetraconazole on the barley-powdery mildew host pathogen complex // Mycol. 1995. Vol. 99 (7). Pp. 799–805.



## References

1. Yurina T.P., Umnov V.A., Karavaev V.A., Solntsev M.K. Vliyanie muchnistoy rosy na fiziologicheskie protsessy v listyakh pshenitsy [Effect of powdery mildew on the physiological processes in the leaves of wheat] // *Fiziologiya rasteniy* [Rus. Plant Physiol.] 1992. Vol.39. Pp. 270–275.
2. Yachevskiy A.A. Yezhegodnik svedeniy o boleznyakh i povrezhdeniyakh rasteniy [Annual data on diseases and injuries of the plants]. Spb. [Sankt-Peterburg], 1909. P. 163.
3. Vavilov N.I. Materialy k voprosu ob ustoychivosti khlebykh zlakov protiv paraziticheskikh gribov [Materials to the question of the stability of cereals against parasitic fungi] // *Tr. Selekt. stantsii pri M. s/kh institute* [Proc. Selection station of Moscow agricultural institute]. M. [Moscow]. 1913. Vol. 1. Pp. 1–118.
4. Averyanov A.A., Merzlyak M.N., Rubin B.A. Khemilyuminesentsiya pri okislenii gossypola peroksidazoy [Chemiluminescence in the oxidation of gossypol peroxidase] // *Biokhimiya* [Biochemistry]. 1978. Vol. 43. Pp. 1594–1601.
5. Pogosyan S.I., Averyanov A.A., Merzlyak M.N., Veselovskiy V.A. Vnekletochnaya khemilyuminesentsiya korney rasteniy [Extracellular chemiluminescence of plant roots] // *Doklady AN SSSR* [Reports of the Russian Academy of Sciences]. 1978. Vol. 239. Pp. 974–976.
6. Dat J.F., Foyer C.H., Scott I.S. Changes in salicylic acid and antioxidants during induced thermotolerance in mustard seedlings. // *Plant Physiol.* 1998. Vol.118. Pp. 1455–1461.
7. Hafez Y.M., Király Z. Role of hydrogen peroxide in symptom expression of barley susceptible and resistant to powdery mildew // *Acta Phytopathol.Entomol. Hung.* 2003. Vol.38, № 3–4. Pp. 227–236.
8. Bacsó R., Hafez Y.M., Király Z., Király L. Inhibition of virus replication and symptom expression by reactive oxygen species in tobacco infected with Tobacco mosaic virus. // *Acta Phytopathol. Entomol. Hung.* 2011. Vol. 46, № 1. Pp. 1–10.
9. Feng H., Li X., Duan J., Li H., Liang H. Chilling tolerance of wheat seedlings is related to an enhanced alternative respiratory pathway // *Crop Sci.* 2008. Vol. 48. Pp. 2381–2388.
10. Ishibashi Y., Yamaguchi H., Yuasa T., Iwaya-Inoue M., Arima S., Zheng S.-H. Hydrogen peroxide spraying alleviates drought stress in soybean plants // *J. Plant. Physiol.* 2011. Vol. 168, № 13. Pp. 1562–1567.
11. Asada K. The role of ascorbate peroxidase and monodehydroascorbate reductase in  $H_2O_2$  scavenging in plants. *Oxidative Stress and the Molecular Biology of Antioxidant Defences*. Ed. Scandalios, J.G. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, NY. 1997. Pp. 715–735.
12. Willekens H., Chamnongpol S., Davey M., Schraudner M., Langebartels C., Van Montagu M., Inze D., Van Camp W. Catalase is a sink for  $H_2O_2$  and is indispensable for stress defence in C3 plants // *EMBO J.* 1997. Vol. 16. Pp. 4806–4816.
13. Perez F.J., Rubio S.N. An improved chemiluminescence method for hydrogen peroxide determination in plant tissues. *Plant Growth Regulation.* 2006. Vol. 48. Pp. 89–95.
14. Avetisyan G.A., Babosha A.V. Rol okislitel'nogo stressa v patogeneze muchnistoy rosy pshenitsy [The role of oxidative stress in the pathogenesis of wheat powdery mildew] // *Byulleten GBS* [Bulletin GBS]. 2009. Iss. 196. Pp. 158–165.
15. Able A.J., Guest D.I., Mark W. Sutherland M.W. Hydrogen Peroxide Yields during the Incompatible Interaction of Tobacco Suspension Cells Inoculated with *Phytophthora nicotianae* // *Plant Physiol.* 2000. Vol. 124. P. 899–910.
16. Singer S. R., McDaniel C. N. Transport of the Herbicide 3-Amino-1,2,4-Triazole by Cultured Tobacco Cells and Leaf Protoplasts // *Plant Physiol.* 1982. Vol. 69. Pp. 1382–1386.
17. Barmin M.I., Melnikov V.V. Novye amino-1,2,4-triazolil i tetrazolil alkany [New amino-1,2,4-triazolyl and tetrazolyl alkanes]. SPb.: SPGUTD [Sankt-Peterburg: Publishing house «SPGUTD»]. 2002. P. 240.
18. Davies T.D., Steffens G.L., Sankhla N. Triazole plant growth regulators // *Horticultural reviews.* 1988. Vol. 10. Pp. 63–105.
19. Yamamoto R., Demura T., Fukuda H. Brassinosteroids Induce Entry into the Final Stage of Tracheary Element Differentiation in Cultured *Zinnia* Cells // *Plant Cell Physiol.* 1997. Vol. 38. Pp. 980–983.
20. Sauerbrey E., Grossmann K., Jung J. Ethylene Production by Sunflower Cell Suspensions : Effects of Plant Growth Retardants // *Plant Physiol.* 1988. Vol. 87. Pp. 510–513.
21. Izumi K., Nakagawa S., Kobayashi M., Oshio H., Sakurai A., Takahashi N. Levels of IAA, Cytokinins, ABA and Ethylene in Rice Plants as Affected by a Gibberellin Biosynthesis Inhibitor, Uniconazole-P. // *Plant Cell Physiol.* 1988. Vol. 29. Pp. 97–104.
22. Kraus T.E., Fletcher R.A. Paclobutrazol Protects Wheat Seedlings from Heat and Paraquat Injury. Is Detoxification of Active Oxygen Involved ? // *Plant Cell Physiol.* 1994. Vol. 35. Pp. 45–52.
23. Maffi D., Cozzi F., Violini G., Bassi M., Conti G.G. Ultrastructural studies of the effects of tetraconazole on the barley-powdery mildew host pathogen complex. // *Mycol.* 1995. Vol. 99 (7). Pp. 799–805.

## Информация об авторе

**Аветисян Гаянэ Акоповна**, канд. биол. наук, м. н. с.

E-mail: AvetisaynG@yandex.ru

**Бабоша Александр Валентинович**, канд. биол. наук, зав. лаб.

E-mail: phimmunitet@yandex.ru

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

127276, Российская федерация, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4

## Information about the author

**Avetisyan Gayane Akopovna**, Cand. Sc. Biol., Junior Researcher

E-mail: AvetisaynG@yandex.ru

**Babosha Aleksandr Valentinovich**, Cand. Sci. Biol., Head of Laboratory

E-mail: phimmunitet@yandex.ru

Federal State Budgetary Institution for Science Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS

127276, Russian Federation, Moscow, Botanicheskaya str., 4

# К 115-летию академика Н.В. Цицина

## посвящается серия работ

### отдела отдаленной гибридизации ГБС

Выдающийся ученый и крупный организатор науки, действительный член Академии наук СССР и ВАСХНИЛ Николай Васильевич Цицин за фундаментальный вклад в теорию и практику отдаленной гибридизации, созданию впервые в мире многолетних форм пшеницы был дважды удостоен звания Героя Социалистического Труда. Работы Николая Васильевича Цицина по отдаленной гибридизации внесли неоценимый вклад в развитие мировой фундаментальной и прикладной биологии в частности ботаники, генетики и селекции растений и животных. Разработанные и сформулированные им закономерности получения отдаленных гибридов и процесса формообразования при отдаленных

скрещиваниях не потеряли своей актуальности и в настоящее время. Развитие индустрии современных методов молекулярной биологии

позволяет сегодня использовать отдаленную гибридизацию, как мощный инструмент для комплексного анализа генома растений, эффективно исследовать важные для фундаментальной науки механизмы межгеномных взаимодействий при полиплоидизации чужеродных геномов, решать разнообразные проблемы, касающиеся эволюционных процессов формообразования, филогенетических взаимоотношений между родственными таксонами и, получать новые формы гибридов для селекционной практики. Понимание и изучение генетических процессов при отдаленных скрещиваниях приближает исследователей



всего мира к объяснению важнейшего явления - сетчатой эволюции, как одного из основных механизмов, приводящих к формированию новых видов и таксонов более высокого ранга среди высших растений. Гений Н.В. Цицина состоял в том, что почти сто лет назад, он смог предвидеть, проблемы с которыми вынуждено столкнуться человечество в наше время. Это стремительный рост народонаселения планеты, изменение климата, ухудшение экологии, распространение болезней и вредителей культурных злаков и как результат антропогенного воздействия ограниченность пищевых ресурсов. Он ясно представлял, что скрещивание растений, принадлежащих к разным видам и родам, отрывает широкие возможности для использования полезных свойств дикорастущих видов растений, дает возможность передать от них культурным видам - экологическую пластичность, устойчивость к неблагоприятным факторам среды, болезням и другие важные признаки и свойства. Его привлекала перспектива сочетания в одном генотипе различных хозяйственных признаков, заимствованных от представителей филогенетически далеких таксонов, а именно максимально эффективно осуществлять интрогрессию неисчерпаемого генетического потенциала диких видов в родственные, культурные виды. В Главном ботаническом саду под управлением Н.В. Цицина были выполнены обширные исследования по разработке теоретических основ и методов отдаленной гибридизации и созданию на этой основе новых перспективных форм и сортов. В частности, в результате гибридизации разных видов пшеницы (*Triticum aestivum*,  $2n=42$ , *T. durum*,  $2n=28$ ) с разными видами пырея (*Agropyron elongatum* (Host.) Beauv.,  $2n=70$  - восточноевропейский вариант;  $2n=14$  - западноевропейский вариант; *A. glaucum* (Desf.),  $2n=42$ ) впервые в мире получено уникальное разнообразие форм многолетних и отрастающих пшениц (ПППГ-промежуточных пшенично-пырейных гибридов), которые значительно отличаются от всех существующих ныне видов пшеницы. Эти формы были

описаны Н.В. Цициным, как новый синтетический вид *Triticum agropyrotriticum* Cicin с двумя подвидами: многолетние пшеницы ssp. *perenne* Cicin и ssp. *submittans* Cicin - отрастающие. Не перестает восхищать смелая идея Н.В. Цицина на базе Главного ботанического сада начать работу по отдаленной гибридизации животных, в частности крупного рогатого скота. И вновь замыслы Николая Васильевича оказались актуальными для современной действительности. Особенности диких видов крупного рогатого скота, смелый экспериментатор в области гибридизации, хотел закрепить в культурных породах. Для этих целей была проведена гибридизация между видами *Bos taurus* (европейский скот) и *Bos indicus* (зебу - горбатый скот). Впервые в мировой практике за пределами ареала разведения зебу, в условиях Нечерноземной зоны, было создано гибридное стадо на основе скрещивания чистопородных зебу из Азербайджана, Индии, Кубы, Новой Зеландии с чернопестрой породой. В заключение следует отметить, что идеи Николая Васильевича Цицина связанные с отдаленной гибридизацией успешно реализованы и продолжают развиваться не только в нашей стране, но и во всем мире. По мнению многих специалистов, будущее производство сельскохозяйственной продукции может стать более стабильным, если основные продовольственные культуры будут многолетними. Поэтому в США и других странах, таких как Канада, Австралия, Китай, в настоящий момент, активно притупили к исследованиям в области генетики и селекции многолетних: пшеницы, сорго, подсолнечника. Однако, исходя из прогнозов, только через 25-50 лет будет возможно реальное крупномасштабное создание высокоурожайных сортов многолетних зерновых с хорошими производственными показателями. Между тем в ГБС РАН уже создан генофонд ценных форм растений и животных, а предложенные публикации сотрудников отдела отдаленной гибридизации наглядно демонстрируют успехи научной школы академика Н.В. Цицина.

**Л.И. Глухова**

Н. С.

E-mail: gluxova.lubov@yandex.ru

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

**В.П. Упельник**

канд. биол. наук., зав. отд.

E-mail: vla-upelnik@yandex.ru

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,

Москва

## Апомиксис у видов пырея и его значение в эволюции злаков

По мере нарастания числа поколений инцукта (от  $I_0$  к  $I_5$ ), очевидно происходит гомозиготизация рецессивных генов, контролирующих апомиксис. Это привело к появлению у ряда линий стабильного наследуемого апомиксиса, вероятно обусловленного индуцируемым диплоидным партеногенезом и автономной апоспорией. Апомиксис, обнаруженный у сизого и удлиненного пырея, может значительно увеличить эффективность работ по отдаленной гибридизации у злаков, в первую очередь пшеницы, а также иметь большое значение в изучении эволюции названных видов, и вероятно представителей всего рода *Agropyron*. Обсуждаются различные гипотезы эволюционного значения апомиксиса.

**Ключевые слова:** инцукт, апомиксис, диплоидный партеногенез, автономная апоспория, эволюция, пырей: сизый и удлиненный.

**L.I. Glukhova**

Researcher

E-mail: gluxova.lubov@yandex.ru

Federal State Budgetary Institution for Science  
Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS

**V.P. Upelnik**

Cand. Sc. Biol., Head of Department

E-mail: vla-upelnik@yandex.ru

Federal State Budgetary Institution for Science Institute  
of Genetics named after N.I. Vavilov RAS,  
Moscow

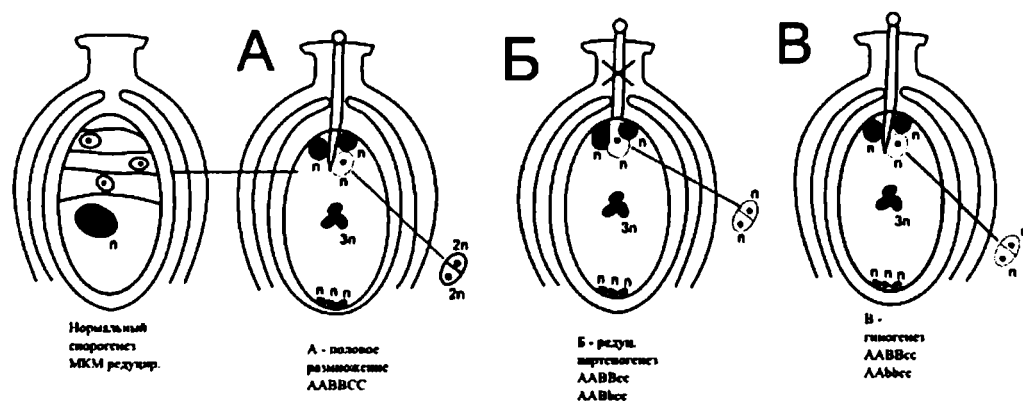
## Grey and Elongated Couchgrass Apomixis and Its Meaning in Cereals Evolution

In accordance with increase of number of generation of inbreed of species of a couchgrass, from  $I_0$  to  $I_5$  apparently, there was a process of homozygotation a recessive apomixis of genes, which on natural polation in latency. It was given in appearance in some of our lines stable exhibiting of tendency to a hereditary apomixis probably stipulated by an introduced diploid parthenogenesis and independent apospory. The apomixis found by us, for a grey and elongated couchgrass can considerably increase efficiency of works on a distant hybridization and selection of grasses, first all wheats. The apomixis can have major value in study of evolution of termed species and if possible also of all genus *Agropyron*. Different hypotheses consider evolutionary meaning of apomixis.

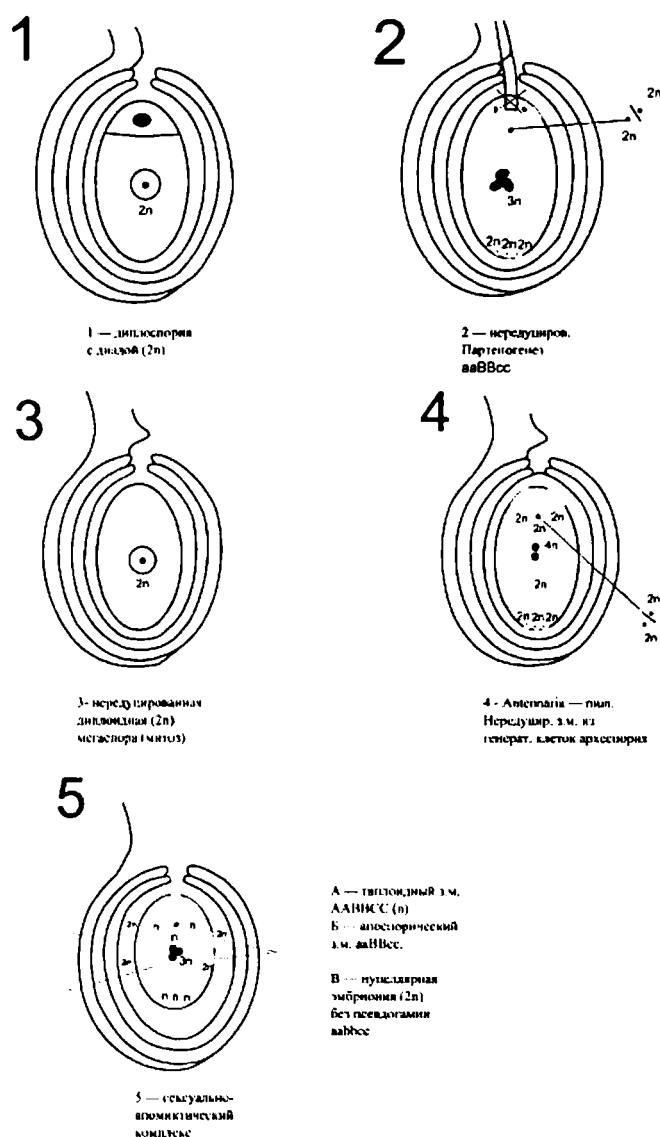
**Keywords:** apomixis, diploid parthenogenesis, independent apospory, evolution, couchgrass: grey and elongated.

В настоящее время во многих странах мира ведутся исследования, направленные на изучение теоретических и практических аспектов апомиксиса - типа семенного размножения растений, происходящего без слияния женской и мужской гамет (рис. 1, рис. 2). Семейство злаковых (*Poaceae*) среди покрытосеменных занимает второе место по распространению в нем апомиксиса, который на сегодняшний день описан в 55 родах и 125 видах, что составляет около 40% всех видов злаков. Изучению апомиксиса у злаков посвящено много работ [1, 2], однако сведения по изучению апомиксиса у пырея и в частности при его инцуктировании (принудительном самоопылении) мало-

численны [3]. Изучаемые виды пырея: сизый (*Agropyrum glaucum* Roem et Schult,  $2n=6x=42$ ) и удлиненный (*Agropyrum elongatum* (Host) Beauv.,  $2n=10x=70$ ), обладают косвенными признаками, характерными для апомиктов, а именно: имеют полиплоидную природу, являются многолетними перекрестниками, сочетают половое и вегетативное размножение [4]. В связи с этим в отделе отдаленной гибридизации Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина изучалась склонность к апомиксису отдельных генотипов в популяциях сизого и удлиненного пырея при инцуктировании ( $I_0$  -  $I_5$  поколения инцукта), а также в различных вариантах опыта: а) кастрация цветков



**Рисунок 1.** Редуцированный гаплоидный партеногенез с псевдогамией у пшеницы сизого и удлиненного  $I_3-I_5$



**Рисунок 2.** Нередуцированный партеногенез с псевдогамией: апомиксия, нуцеллярная эмбриония в  $I_1-I_5$  инкухты

с изоляцией и последующим опылением нежизнеспособной пылью различных злаков; б) кастрация цветков с изоляцией без опыления и контролем — изоляция колосьев без кастрации (за 2–4 дня до распускания цветков). В результате изучения инкухтированных линий сизого и удлиненного пырея в  $I_0-I_5$  поколениях выявлена генетически обусловленная склонность к апомиксису.

При этом выявлено, что

различные сочетания рецессивных аллелей, приводят к проявлению разных элементов апомиксиса [5], а именно: а) наследуемому диплоидному (партеногенез, апомиксия, полиэмбриония, с генотипами соответственно аавВсс и ааввсс); б) ненаследуемому гаплоидному с генотипом ААВВсс, дающему уродливых безхлорофильных карликовых растений (рис 1 Б). Апомиксис у пырея частичный (факультативный), так как существует наряду с половым размножением. Может быть, как индуцированный, так и автономный (то есть с участием пыльцы и без пыльцы); обусловлен не редукцией хромосом археспориальных клеток; вызванный эпигенетическими факторами. Возможное образование сексуально-апомиктического комплекса с одновременным развитием в одной семязпочке половых и апомиктических зародышевых мешков, приводит к явлению полиэмбрионии с зародышами разного происхождения и плоидности (рис. 2/5). При инкухтировании по мере увеличения числа поколений от  $I_0-I_5$  проявление апомиксиса усиливается, так как происходит постепенное увеличение уровня гомозиготности генов, контролирующих этот признак. Установлено, что в старших поколениях инкухты ( $I_3-I_5$ ) семенная фертильность линий возрастает и становится либо равной, либо превосходит семенную фертильность материнских форм (М.Ф). Это позволяет совместно с половым размножением, обеспечивать апомиктическим линиям более стабильный урожай в неблагоприятных условиях (засуха, заморозки, похолодание и другие). Данная особенность дает возможность использовать инкухтированные линии в селекционном процессе, в целях получения трансгрессивных форм пшеницы несущих гены апомиксиса, которые могут оказывать существенное влияние на усиление продукционного процесса у отдаленных гибридов, что несомненно увеличивает эффективность работ по отдаленной гибридизации и селекции. По мнению ряда исследователей [1, 2, 6, 7] апомиксис имеет ряд преимуществ перед половым размножением в плане использования его в практической селекции [6], а именно: а) апомиксис дает нерасщепляющееся, относительно константное, потомство у полученных гибридов, обеспечивает сохранность в течение ряда поколений выдающихся гетерозиготных форм, что способствует ускоренному получению

новых стабильных сортов и линий; б) его можно использовать для закрепления константности перспективных форм (в том числе с высоким качеством зерна, повышенной адаптивностью), а также для закрепления гетерозиса у гибридов  $F_2$ ; в) апомиксис совместно с амфимиксисом можно использовать для обеспечения стабильного урожая даже в условиях резко меняющейся экологии (воздействие, прежде всего, на плодовитость и семенную продуктивность растений), сглаживая ее негативное действие; г) апомиксис может быть использован систематиками для отличия филогенетических молодых семейств от более древних, различающихся соответственно большим или меньшим числом апомиктичных родов и видов, входящих в состав этих семейств; д) апомиксис позволяет повышать уровень сохранности генофонда растений при интродукции, так как обеспечивает стабильное семенное воспроизводство интродуцентов независимо от климатических аномалий. Изучение явления апомиксиса представляет очевидный интерес в эволюционном плане, поскольку многие апомиктичные виды процветают, имеют широкие ареалы и представлены большим числом разновидностей [6, 1]. Какова же эволюционная роль и место апомиксиса в живой природе? В ранних работах явлению апомиксиса не придавали большого значения. Апомикты считали аномалией, закрытыми системами, эволюционным тупиком, не обладающим потенциалом наследственной изменчивости и неспособным к прогрессивной эволюции [6]. Другие исследователи считали апомиксис одной из боковых ветвей эволюции, которая не заменяет путь прогрессивной эволюции, но, в то же время, не является эволюционным тупиком [8]. Апомикты, утратившие мейоз (частично или полностью) и, связанную с ним генетическую рекомбинацию, в сравнении с половыми формами считали в эволюционном плане не конкурентоспособными и бесперспективными, но приспособленными к крайне специализированным и очень устойчивым условиям внешней среды [8, 9]. При этом особи апомиктичной популяции представляли собой, как бы многочисленные слепки с одного генотипа, они лишены эволюционной пластичности и при смене условий уступают место видам с половым размножением [6]. Между тем существует иная концепция эволюционной роли апомиксиса [7]. В частности, генетические механизмы, компенсирующие отсутствие у апомиктов мейотической рекомбинации. Поэтому апомиксис относили к позитивной ступени эволюции покрытосеменных. Более того, выдвинуто предположение, что на определенном этапе эволюции апомиктичные виды вытеснят половые и на земле наступит эра апомиксиса. Большую популярность завоевала точка зрения, высказанная исследователями агамных растительных комплексов (сообществ половых и апомиктичных биотипов одного или нескольких видов) [1, 10]. По их мнению, основу агамных комплексов составляют факультативные апомикты. Они сохраняют способность к скрещиванию с половыми видами, необходимую для сохранения гетерозиготности и полиморфизма популяций. Используя апомиктичный и половой способ размножения, особи агамного комплекса обмениваются

генетическим материалом, как друг с другом, так и с половыми формами, способствуя, таким образом, созданию динамичной и гибкой системы размножения, обеспечивающей их процветание. Апомиксис при этом выполняет функцию механизма поддерживающего генетически не сбалансированные формы: гаплоиды, полиплоиды, анеуплоиды, гибриды которые иначе были бы обречены на бесплодие. Эволюционным потенциалом агамных комплексов обладают не облигатные, а факультативные апомикты. Они хорошо адаптируются и сохраняются, потому, что являются факультативно половыми (сочетают половое размножение с апомиктичным). У них выгодно сочетается механизм адаптации с механизмом изменчивости. Большинство популяций апомиктов характеризуется факультативным апомиксисом чаще псевдогамного типа. Облигатные же апомикты агамных комплексов являются скорее исключением. Д.Ф. Петров оценивал эволюционную роль апомиксиса более высоко [1]. Даже облигатные апомикты он не рассматривал в качестве эволюционного тупика и считал, что они участвуют в процессах видообразования. По его мнению апомиксис в сочетании с половым размножением способен обеспечить длительное существование вида при изменении условий окружающей среды и стать основой прогрессивной эволюции. Исходя из гипотезы рецессивных генов, контролирующих разные элементы апомиксиса [11], он утверждает, что накопление таких генов в популяции растений-перекрестников, переход их в гомозиготное состояние и затем их сочетание при гибридизации, приводят к появлению различных форм апомиктичного размножения. Последующая широко и далеко идущая миграция этих генов в соседние виды и роды приводит к появлению константных гетерозисных видов и разновидностей, легко заселяющих и закрепляющихся в ранее недоступных экологических нишах. Таким образом, по мнению ряда авторов [1, 7] апомиксис является одной из форм репродукции, воздействующей на темпы эволюционного процесса, так как оказывает существенное влияние на видообразование и, в связи с этим, повышает эффективность прогрессивной эволюции органического мира. Исходя из более поздних исследований большинство исследователей признают необходимость взаимодействия апомиксиса и амфимиксиса в процессе эволюции. За последнее десятилетие накоплены данные о полиморфизме апомиктичных популяций, что свидетельствуют о наличии у апомиктов эволюционного потенциала. Успехи молекулярной генетики позволяют оценивать происходящие преобразования геномов растений (дупликации генов, молекулярный дрейф, горизонтальный перенос генов, мобильные генетические системы), которые вероятно могут компенсировать отсутствие мейотической рекомбинации у апомиктов. Современная оценка эволюционной роли апомиксиса многообразна. Факультативный апомиксис предположительно сохраняет и воспроизводит ценные генотипы, расширяет границы геномной рекомбинации и генетического полиморфизма популяции, становится двигателем эволюционного процесса. Генетически несбалансированные формы (гаплоиды, анеуплоиды, нечетные

полиплоиды и другие), благодаря апомиксису могут стать основой для конструирования новых стабильных генотипов, которые с течением времени могут развиваться в новые виды, расширяя их многообразие [11]. Таким образом, современное представление об апомиксисе позволяет предположить его вспомогательную роль при образовании семян в условиях подавления полового процесса из-за экстремальных проявлений климата [2, 3]. Следует отметить, что взаимодействие механизмов апомиксиса и полового размножения (амфимиксиса) положительно сказывается на продуктивном процессе у изучаемых нами инцухтлиний пырея в экстремальных условиях. Использование обоих способов семенной репродукции делает апомиксичные популяции пырея более динамичными, гибкими, способствует процветанию агамных комплексов и расширению видообразования.

## Литература

1. Петров Д.Ф. Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск, 1988. 211 с.
2. Соколов В.А. и др. Третья международная конференция по апомиксису. Обзор докладов. // Генетика. 2008. Т. 44. С. 1570–1580.
3. Глухова Л.И., Семенов В.И. Изучение склонности к апомиксису у сизого и удлиненного пырея при инцухтировании. // Отдаленная гибридизация. Теория и практика. М.: МСХА, 2003. С. 81–93.
4. Поддубная-Арнольди В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 508 с.
5. Fertilization without Reduction in Guayule (*Parthenium Argentatum* Gray) and a Hypothesis as to the Evolution of Apomixis and Polyploidy. // Genetics. 1945. Vol. 30. Pp. 323–346.
6. Дубинин Н.П. Общая генетика. М., 1986. 396 с.
7. Хохлов С.С. Эволюционно-генетическая проблема апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 7–21.
8. Stebbins G.L., JR. Apomixis in the angiosperms // Botanical review. 1941. Vol. 7. Pp. 507–542.
9. Gustafsson A. Apomixis in Higher plants. Lunds Universitets Arskrift. Part 1. The Mechanism of Apomixis. Avd. 2. Bd. 42. № 3. Pp. 1–193.
10. Dijk P. Van, Damme J. Van Apomixis technology and the paradox of sex // Perspectives. 2000. Vol. 5. № 2. Pp. 81–84.
11. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2004. 145 с.

## References

1. Petrov D.V Apomixis v prirode i opite [Apomixis in nature and experiment]. Novosibirsk, 1988. 211 p.
2. Sokolov V.A. i dr. Tretya mezhdunarodnaya konferentsiya po apomiksizu. Obzor dokladov [Third apomixis international conference. Paper reviews. Genetika]. 2008. Vol. 44. Pp. 1570–1580.
3. Glukhova L.I., Semenov V.I. Izuchenie sklonnosti k apomiksizu u serogo i udlinennogo pirea pri intsuhtirovanii. Otdalennaya gibridizatsiya. Teoriya i praktika [Research of elongated and gray couchgrass inclination to apomixis in inbreeding. Distant hybridization digest. Theory and Practice]. Moscow: MDSC, 2003. Pp. 81–93.
4. Poddubnaya-Arnoldi V.A. Tsitoembriologiya pokritosemennih rastenii [Cytoembriology of angiosperms plants]. M.: Nauka [Moscow: Publishing House Science], 1976. 508 p.
5. Fertilization without Reduction in Guayule (*Parthenium Argentatum* Gray) and a Hypothesis as to the Evolution of Apomixis and Polyploidy. // Genetics. 1945. Vol. 30. Pp. 323–346.
6. Dubinin N.P. Obschaya genetika [General genetics]. Moscow: 1986. 396 p.
7. Khokhlov S.S. Evolutsionno-geneticheskaya problema apomiksisa u pokritosemennih rastenii // Apomiksisi i selektsiya [Evolutionary-genetic problem of apomixis of angiosperms plants. Apomixis and selection]. Moscow: 1970. Pp. 7–21.
8. Stebbins G.L., JR. Apomixis in the angiosperms // Botanical review. 1941. Vol. 7. Pp. 507–542.
9. Gustafsson A. Apomixis in Higher plants. Lunds Universitets Arskrift. Part 1. The Mechanism of Apomixis. Avd. 2. Bd. 42. № 3. Pp. 1–193.
10. Dijk P. Van, Damme J. Van Apomixis technology and the paradox of sex // Perspectives. 2000. Vol. 5. № 2. Pp. 81–84.
11. Shishkinskaya N.A., Yudakova O.J., Timov V.S. Populyatsionnaya embriologiya i apomiksisi u zlakov [Cereal polpulation embriology and apomixis]. Saratov: Izd. Saratovskogo Universiteta [Saratov: University of Saratov publishing], 2004. 145 p.

## Информация об авторах

**Глухова Любовь Ивановна**, н. с.  
E-mail: glukhova.lubov@yandex.ru  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН  
127276, Российская федерация, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4  
**Упельник Владимир Петрович**, канд. биол. наук., зав. отд.  
E-mail: vla-upelnik@yandex.ru  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН  
119991, Российская федерация, г. Москва, ул. Губкина, д. 3

## Information about the authors

**Glukhova Lyubov Ivanovna**, Researcher  
E-mail: glukhova.lubov@yandex.ru  
Federal State Budgetary Institution for Science Main Bonatical Garden named after N.V. Tsitsin RAS  
127276, Russian Federation, Moscow, Botanicheskaya str., 4  
**Upelnik Vladimir Petrovich**, Cand. Sc. Biol., Head of Department  
E-mail: vla-upelnik@yandex.ru  
Federal State Budgetary Institution for Science Institute of Genetics named after N.I. Vavilov RAS  
119991, Russian Federation, Moscow, Gubkina str., 3



**Е.В. Семенова**

канд. биол. наук, н. с.

E-mail: gbsran@yandex.ru

Федеральное государственное бюджетное  
учреждение науки Главный ботанический  
сад им. Н.В. Цицина РАН,  
Москва

## Изучение коллекции

**межлинейных гибридов неполных  
пшенично-пырейных амфидиплоидов,  
содержащих мей-гены *ph-1b*,  
по некоторым количественным признакам**

Исследован мейоз и некоторые количественные признаки (высота растений, длина колоса, тип колоса, число колосков в колосе, фертильность и озерненность колоса) у межлинейных гибридов  $F_5-F_7$  поколений, содержащих мей-ген *ph-1b* за три года (2010–2012). В мейозе (стадия М-1) наблюдались мультиваленты, (в основном кольцевые и цепочечные) биваленты, униваленты и *ph* – комплексы. Все они влияли на образование стерильной пыльцы. Образование мультивалентов и *ph* – комплексов свидетельствует о происходящей гомеологичной конъюгации между хромосомами пшеницы и пырея. Обсуждается связь мультивалентов в клетках и процентом стерильной пыльцы. Показана высокая вариабельность всех изучаемых признаков по годам.

**Ключевые слова:** неполные пшенично-пырейные амфидиплоиды, межлинейные гибриды, линии с геном *ph-1b*, мультиваленты, *ph* – комплексы.

**E.V. Semenova**

Cand. Sc. Biol., Researcher

E-mail: gbsran@yandex.ru

Federal State Budgetary Institution for Science  
Main Botanical Garden named  
after N.V. Tsitsin RAS,  
Moscow

**Studying of Interlinear Hybrids Collection  
of Incomplete Wheat-couch-grass  
Amphidiploids Comprising Meiotic  
Recombination Gene *ph-1b*  
Regarding Some Quantitative Traits**

Meiosis and some quantitative traits (height of plant, length of spike, type of spike, number of spikelets per spike, fertility and number of seeds per spike) of interlinear hybrids  $F_5-F_7$  generations comprising meiotic recombination gene *ph-1b* were investigated during three years (2010–2012). Meiotic configurations at metaphase I (multivalents, bivalents, univalents and *ph*-complexes) influenced formation of sterile pollen. Multivalent and *ph*-complexes formation gives evidence that homeologous conjugation between wheat and couch-grass chromosomes has taken place. Connection of fertility, number of seeds per spike with amount of multivalents per cell and sterile pollen percentage is discussed. High variability of all investigating signs depending on years is shown.

**Keywords:** incomplete wheat-couch-grass amphidiploids, interlinear hybrids, lines comprising meiotic recombination gene *ph-1b*, multivalent, *ph*-complexes.

В отделе отдаленной гибридизации ГБС РАН под руководством академика Н.В. Цицина были созданы разнообразные формы многолетней пшеницы. Они получены от скрещивания мягкой пшеницы *Tr. Aestivum* ( $2n=42$ ) с пыреями *Agropyron glaucum* ( $2n=42$ ) [syn. *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth, D.R. Dewey] [syn. *Agropyron intermedium* (Host) Blauvois and *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski] и *Agropyron elongatum* ( $2n=70$ ) (Host) Beauv. [syn. *Thinopyrum elongatum* (Host) Beauv, *Elytrigia elongata* (Host) Nevski] и содержат в своем геноме 56 хромосом (42 пшеничные + 14 пырейные). Многолетние пшеницы представляют собой новый вид растений, они имеют важное

практическое значение, так как могут быть использованы на зерно и на зеленый корм. Сотрудниками отдела ведутся обширные работы по изучению разнообразных свойств многолетних форм пшеницы, одним из которых является выявление транслокаций между пшеничными и пырейными хромосомами и может обеспечить расширение ее генофонда за счет чужеродных генов [4]. В настоящее время коллекция межлинейных гибридов неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов (НППАД <sup>ph-1</sup>) состоит из 103 линий  $F_1-F_7$  поколений. Целью работы является получение пшенично-пырейных гибридов с новыми признаками и использование их в селекционных и пырейными хромосомами [1].

В отделе создана коллекция межлинейных гибридов от скрещивания сорта Chinese Spring ( $2n=42$ , AABBDD), гомозиготного по мей-гену *ph-1b* ( $CS^{ph-1}$ ) с многолетними формами пшеницы 169, 26, 3202, 1063 ( $2n=56$ , AABBDDXX) [2]. Ген *ph-1b* расположен на длинном плече 5В хромосомы и он допускает гомеологичную конъюгацию хромосом пшеницы и пырея при образовании определенного процента рекомбинаций, в результате чего происходят переносы генов пырея в хромосомы пшеницы, что стимулирует новое перераспределение хромосом и содержащихся в них генов. Кроссинговер между различными хромосомами из различных геномов может привести к образованию новых групп сцепления, которые будут способны дать улучшенные генетические комбинации [3]. В настоящее время многими авторами используется рецессивная аллель *ph-1b* для скрещивания пшеницы с дикими сородичами: пыреем, эгилопами, элимусами и другими растениями. Ген *ph-1* позволяет конъюгацию гомеологов и интрогрессию в геном пшеницы генов устойчивости к бурой, стеблевой, желтой ржавчине, мучнистой росе и другим болезням. Передача *ph*-аллелей в современные интенсивные сорта пшеницы, приспособленных к местным условиям выращивания, может облегчить расширение ее генофонда за счет чужеродных генов.

## Растительный материал и методика

Растения НППАД  $^{ph-1}$  являются озимыми формами, поэтому посадка растений в грядки проводится весной яровизированными семенами. Семена замачивают в чашках Петри, сутки выдерживают при комнатной температуре, затем после наклеивания помещают в холодильник при  $t^{\circ}C + 6$ ,  $+8^{\circ}C$  и там выдерживают в течение месяца. Семена промывают в проточной воде 2 раза в неделю, затем в начале мая высаживают в грядки. Колосья в стадии «выхода в трубку» фиксируют для изучения мейоза, а в стадии «колошения» проводится сбор пыльцы в пергаментные пакетики для определения жизнеспособности. Для фиксации колосьев используется фиксатор Карнуа (6 ч. 96° спирта + 3 ч. Хлороформа + 1 ч. Ледяной уксусной кислоты). Зафиксированные колосья в течение суток выдерживают при комнатной температуре, затем промывают в двух порциях 70° спирта и помещают для хранения в холодильник. Изучение мейоза проводится в зимнее время. Изготавливают временные ацетокарминовые препараты и просматривают на микроскопе Opton (Germany) при увеличении  $20\times 40$ .

Также проводится изоляция колосьев для самоопыления с использованием клееных пергаментных изоляторов. Изучение количественных признаков проводили по лучшему колосу из каждой линии. Обозначения в таблице следующие: линии с индексом trw представляют собой межлинейные гибриды

(НППАД  $^{ph-1} \times$  НППАД  $^{ph-1}$ ); с индексом tr – простые гибриды ( $CS^{ph-1} \times$  НППАД); с индексом trs – простые гибриды, дважды скрещенные с многолетними формами [ $(CS^{ph-1} \times$  НППАД)  $\times$  НППАД]; с – означает самоопыление; св – свободное опыление. Номер с буквой «г» представлен материалом Гунькова Ю.П. (ГБС РАН) (Ботанич. 3  $\times$  3п 26); линии с обозначением «Ор» представляют материал Орловой А.М. (Ин-т цитологии и генетики СО РАН) – {[ (Мирон. юб.  $\times$  пыр. сиз.)  $\times$  Кавказ]  $\times 11$  св]  $\times 3$  с}.

## Полученные результаты и обсуждение

В таблице 1 представлены данные по некоторым количественным признакам (высота растения, длина колоса, тип колоса, число колосков в колосе, фертильность и озерненность колоса) межлинейных гибридов НППАД  $^{ph-1}$  за три года (2010–2012). По всем признакам у НППАД  $^{ph-1}$  наблюдался широкий размах изменчивости. Большинство количественных признаков полигенны, которые по величине фенотипического проявления варьируют в значительных пределах в зависимости от условий внешней среды. Анализ количественных признаков позволяет исследовать размах вариации на их поведение в зависимости от уровня кроссинговера в пределах определенных хромосом [3]. Из таблицы 1 видно, что четыре линии  $F_5-F_7$  (1, 1/1, 1/2, 1/3–1 trw) одного и того же происхождения в разные годы имели высокую фертильность колоса (93,6–100 %) за исключением 1/2 trw в 2010 году (68,8 %) и 1/3–1 trw в 2011 году (61,5 %) и довольно высокую озерненность (78,0–97,0 %). Колос линии 1/2 trw имеет более низкую озерненность (67,7 %), в этой линии наблюдалось 1–4 мультивалента и процент стерильной пыльцы составлял в 2010 году 69,8 %, в 2012 году – 72,6 %. Теоретически эти колосья должны бы быть стерильными, но у них наблюдается высокая фертильность (100 %) и озерненность (83,3 %). Примерно такая завязываемость семян у этой линии в 2011 году при проценте стерильной пыльцы 16,9. Такое не соответствие высокого процента стерильной пыльцы и высокой завязываемости семян пока трудно объяснить. Скорее всего, семена завязывались от свободного опыления. Такое же несоответствие наблюдается в линиях 67 trw в 2011 году (фертильность 87,5 %, озерненность 88,6 %, стерильность пыльцы 71,0 %) и в линии 112 trw (ферт. 88,9 %, озерн. 73,3 %, стерильность пыльцы 41,7 %). В остальных линиях фертильность и озерненность колосьев приблизительно соответствуют проценту стерильной пыльцы. Однако, у линий 7/1 trw, 4/1 trw, 71 trw, 83 trw, 110 trw, 112 trw, 114 trw, 115 trw, 205 trs имеется низкая фертильность и озерненность, а линия 111 trw полностью стерильная в 2010 году, а в 2011–2012 гг. у нее имеется завязываемость семян. Эти стерильные растения могут представлять

**Таблица 1.** Анализ некоторых количественных признаков колоса у межлинейных гибридов

№№, п/п	Линия	Происхождение	Год урожая	Высота растений, см	Длина колоса, см	Тип колоса	Главный колос				Цветков, шт.	Зерен, шт.	Озерненность, %	Мультивалентов в клетке, шт.	Стерильность пыльники, %
							Число колосков, шт.	Цветков, шт.	Зерен, шт.	Фертильн. %					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	1 trw	F <sub>5</sub> [(116trs×98/1/1trs)×4c]	2010	70	14	пш.	14	28	28	100,0	60	48	80,0	1–4	15,9
	«	F <sub>6</sub> [(«×)×5c]	2011	60	14	мн.	13	26	26	100,0	65	52	80,0	0–1	10,0
	«	F <sub>7</sub> {[(«×)×3c]×3cb}	2012	75	15	пш.	16	32	30	93,6	80	70	87,5	0–1	2,6
2	1/1 trw	F <sub>5</sub> [(116trs×98/1–1trs)×4c]	2010	82	17	мн.	14	28	28	100,0	65	63	97,0	1–3	5,1
	«	F <sub>6</sub> [(«×)×5c]	2011	60	13	мн.	12	24	24	100,0	50	41	82,0	0–3	13,4
	«	F <sub>7</sub> {[(«×)×3c]×3cb}	2012	82	17	мн.	16	30	30	100,0	69	56	81,2	2–4	13,9
3	1/2 trw	F <sub>5</sub> [(116trs×98/1–1trs)×4c]	2010	101	18	мн.	16	32	22	68,8	65	44	67,7	1–4	69,8
	«	F <sub>6</sub> [(«×)×5c]	2011	87	14	мн.	16	32	32	100,0	60	55	91,7	2–3	16,9
	«	F <sub>7</sub> {[(«×)×3c]×3cb}	2012	109	15	мн.	14	27	27	100,0	54	45	83,3	2–5	72,6
4	1/3–1 trw	F <sub>5</sub> [(116trs×98/1–1trs)×4c]	2010	84	19	мн.	16	32	30	93,8	70	67	95,7	4–5	11,7
	«	F <sub>6</sub> [(«×)×5c]	2011	70	13	мн.	13	26	16	61,5	50	39	78,0	1–3	8,9
	«	F <sub>7</sub> {[(«×)×3c]×3cb}	2012	95	17	мн.	16	32	30	93,8	105	90	85,7	3–4	5,6
5	3/2–1 trw	F <sub>5</sub> [(116trs×211/2–1–1trs)×4c]	2010	80	15	мн.	16	32	30	93,8	65	54	83,1	2–4	4,5
	«	F <sub>6</sub> [(«×)×5c]	2011	71	13	мн.	12	24	24	100,0	50	47	94,0	1–3	26,1
	3/2–1 trw	F <sub>7</sub> [(116trs×211/2–1–1trs)×6c]	2012	88	14	мн.	14	28	20	71,4	58	54	93,1	1–2	21,2
6	4/1 trw	F <sub>5</sub> [(116/3–1–1trs×96/1trs)×4c]	2010	79	17	мн.	15	30	9	30,0	60	25	41,7	3–6	14,9
	«	F <sub>6</sub> [(«×)×5c]	2011	78	15	мн.	16	32	24	75,0	55	43	78,2	3–5	25,6
	«	F <sub>7</sub> [(«×)×6c]	2012	82	17	мн.	14	24	8	33,3	48	14	29,2	1–3	15,8
7	6/2 trw	F <sub>5</sub> [(116/3–1–2trs×96/1–1trs)×4c]	2010	90	18	мн.	18	36	28	77,8	75	54	72,0	2–4	19,3
	«	F <sub>6</sub> [(«×)×5c]	2011	75	16	мн.	16	32	24	75,0	60	52	86,7	1–3	23,4
	«	F <sub>7</sub> [(«×)×6c]	2012	103	20	мн.	19	34	34	100,0	51	51	100,0	2–4	24,4
8	7/1 trw	F <sub>5</sub> [(116/3–1–2trs×96/2–1–1trs)×4c]	2010	82	18	мн.	21	42	10	23,8	85	13	15,3	3–4	23,3
	«	F <sub>6</sub> [(«×)×5c]	2011	84	11	мн.	18	36	26	72,2	70	40	57,1	2–4	21,9
	«	F <sub>7</sub> [(«×)×6c]	2012	95	23	мн.	18	36	12	33,3	54	36	66,7	1–3	23,0
9	9 trw	F <sub>5</sub> [(116/3–3trs×203/6trs)×4c]	2010	88	23	мн.	16	32	16	50,0	65	26	40,0	3–5	26,4
10	10 trw	F <sub>5</sub> [(207trs×116trs)×2c]	2010	101	22	мн.	19	38	24	63,2	80	50	62,5	2–5	18,9
11	27 trw	F <sub>4</sub> [(11/1tr×203/6trs)×3c]	2010	85	15	мн.	16	32	16	50,0	85	73	85,9	2–4	24,2
	«	F <sub>5</sub> [(«×)×4c]	2011	60	14	мн.	18	36	24	66,7	65	39	60,0	0–1	22,0
	«	F <sub>6</sub> [(«×)×5c]	2012	72	13	мн.	15	30	22	73,3	70	56	80,0	1–4	14,5

# Отдаленная гибридизация

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
12	27/1 trw	$F_4[(\llcorner \llcorner) \times 3c]$	2010	75	17	МН.	16	32	32	100,0	85	77	90,6	2-3	22,7
13	46 trw	$F_4[(207trs \times 11/3tr) \times 3c]$	2010	79	19	МН.	16	32	20	62,5	65	41	63,1	2-5	23,7
14	66 trw	$F_2[(4/3trw \times 68/5-1tr) \times c]$	2010	80	17	МН.	16	32	10	31,3	65	17	26,2	3-4	20,3
	«	$F_3[(4/3\llcorner \llcorner) \times 2c]$	2011	80	14	МН.	16	32	12	37,5	60	46	76,7	3-4	20,1
15	67 trw	$F_2[(7trw \times 1trw) \times c]$	2010	104	22	МН.	19	38	28	73,7	78	55	70,5	2-4	18,3
	«	$F_3[(\llcorner \llcorner) \times 2c]$	2011	54	20	МН.	16	32	28	87,5	70	62	88,6	3-4	71,0
	«	$F_4[(\llcorner \llcorner) \times 3c]$	2012	93	23	МН.	16	32	26	81,3	62	58	93,5	1-3	13,3
16	71 trw	$F_2[(7/2trw \times 1/5trw) \times c]$	2010	71	19	МН.	20	40	6	15,0	80	15	18,8	2-4	18,7
	«	$F_3[(\llcorner \llcorner) \times 2c]$	2011	72	16	МН.	15	30	12	40,0	55	27	49,1	1-2	24,7
	«	$F_4[(\llcorner \llcorner) \times 3c]$	2012	60	17	МН.	18	36	5	13,9	72	23	31,9	0-3	12,8
17	70/1 trw	$F_2[(7/1trw \times 116/3-3-1trw) \times c]$	2010	89	21	МН.	17	34	24	70,6	70	50	71,4	0-4	8,3
17	70/1 trw	$F_3[(7/1trw \times 116/3-3-1) \times 2c]$	2011	73	14	МН.	14	28	28	100,0	55	46	83,6	0-4	9,2
18	82 trw	$F_2[(26trw \times 27trw) \times c]$	2010	85	17	МН.	16	32	30	93,6	68	63	92,6	3-4	14,1
	«	$F_3[(\llcorner \llcorner) \times 2c]$	2011	75	16	МН.	16	32	22	68,8	68	65	95,6	2-3	18,2
19	83 trw	$F_2[(30trw \times 27trw) \times c]$	2010	72	14	МН.	16	32	0	0	65	8	12,3	2-4	26,4
	«	$F_3[(\llcorner \llcorner) \times 2c]$	2011	61	12	МН.	15	30	14	46,7	50	26	52,0	1-2	12,7
	«	$F_4[(\llcorner \llcorner) \times 3c]$	2012	74	15	МН.	16	32	12	37,5	52	34	65,4	1-2	15,4
20	110 trw	$F_1(31-1op \times F_3 9/2trwp.2)$	2010	75	13	МН.	14	28	1	3,6	56	3	5,4	1-3	18,5
	«	$F_2[(\llcorner \llcorner) \times cb.]$	2011	84	13	МН.	13	26	16	61,5	50	29	58,0	2-3	21,0
	«	$F_3\{[(\llcorner \llcorner) \times cb.] \times c\}$	2012	75	15	МН.	15	30	9	30,0	60	19	31,7	2-4	26,5
21	111 trw	$F_1(31-1op \times 207/2-1trs)$	2010	80	16	МН.	19	38	0	0	75	0	0	3-5	23,5
	«	$F_2[(\llcorner \llcorner) \times c]$	2011	81	15	МН.	20	40	22	55,0	60	27	45,0	2-3	22,4
	«	$F_3[(\llcorner \llcorner) \times 2c]$	2012	90	13	МН.	16	32	24	75,0	64	45	70,3	1-3	34,7
22	112 trw	$F_1(F_6 6^L \times 207trs)$	2010	80	20	МН.	22	44	3	6,8	90	3	3,3	2-4	30,4
	«	$F_2[(\llcorner \llcorner) \times c]$	2011	85	16	МН.	18	36	32	88,9	60	44	73,3	2-5	41,7
	«	$F_3[(\llcorner \llcorner) \times 2c]$	2012	83	16	МН.	19	38	36	94,7	86	74	86,0	0-2	13,1
23	113 trw	$F_1(F_6 7^L \times 207trs)$	2010	75	18	МН.	22	44	20	45,5	90	33	36,7	2-4	25,4
	«	$F_2[(\llcorner \llcorner) \times c]$	2011	75	14	МН.	18	36	32	88,9	60	46	76,7	1-4	23,5
	«	$F_3[(\llcorner \llcorner) \times 2c]$	2012	85	15	МН.	16	28	23	82,1	68	60	88,2	1-3	22,5
24	114 trw	$F_1(F_3 9^L \times 116/3-1-1trs)$	2010	90	20	МН.	24	48	2	4,2	96	5	5,2	1-4	25,0
	«	$F_2[(\llcorner \llcorner) \times c]$	2011	60	10	МН.	14	28	2	7,1	50	11	22,0	1-3	11,1
25	115 trw	$F_1(F_6 9^L \times 116/3-1-1trs)$	2010	75	15	МН.	15	30	1	3,3	60	1	1,7	1-5	30,0
26	96/1 trs	$F_{16}\{[(CS^{ph-1} \times F_1(Trifol.14 \times ППГ1) \times M-169) \times 2M-3202] \times 11cb\}$	2011	72	12	МН.	16	32	16	50,0	65	32	49,2	1-5	42,0
27	116/3-1-1trs	$F_{16}\{[(CS^{ph-1} \times F1(ППГ1 \times Trifol.14) \times M-169) \times 3п-26] \times 12cb\}$	2010	85	16	МН.	16	37	35	94,6	75	50	66,7	2-5	16,2

собой генетически несбалансированных интрогрессантов. Но в целом все-таки наблюдается тенденция увеличения завязываемости семян по мере возрастания поколения линий ( $F_5$ – $F_6$ – $F_7$ ). Изучение мейоза у линий НППАД<sup>ph-1</sup> (стадия М-1, метафаза первого деления) показало наличие в клетках мультивалентов, бивалентов, в основном открытого типа, унивалентов и *ph*-комплексов, это когда хромосомы перепутаны между собой и растянуты по всей клетке. В разных линиях НППАД<sup>ph-1</sup> наблюдалось от 20 до 84 % клеток с мультивалентами. Среди них в основном встречались кольцевые (27–58 %) и цепочечные (41–92 %) типы. Другие мультиваленты (восьмерки, типа сковороды, зигзагообразные, х-образные и другие) встречались в единичном числе. Наличие мультивалентов в мейозе свидетельствует о происходящей гомеологичной конъюгации между хромосомами пшеницы и пырея. Количество мультивалентов в клетке не связано пропорционально с процентом стерильной пыльцы. Есть линии (1, 1/1, 1/3–1 trw, 3/2–1 trw, 4/1 trw, 82 trw, 116 trs), у которых в клетках наблюдалось по 2–4 мультивалента, а процент стерильной пыльцы у них был низкий (4,5–16,9 %), а в тоже время фертильность и озерненность колоса высокая. Но большинство линий, у которых в клетках содержится по 2–5 мультивалентов, имели процент стерильной пыльцы, как у CS<sup>ph-1</sup>, т.е. примерно до 20–25 %, и довольно высокую фертильность и озерненность. Можно предположить, что такая изменчивость по проценту стерильной пыльцы связана с влиянием внешних условий. Нами представлены результаты по всем признакам за три года (2010–2012), в которые природные условия были разные (от прохладной и дождливой погоды до жаркой и засушливой). Внешние условия могут также влиять и на процесс мейоза, т.е. образование числа мультивалентов в клетках [5]. Но изменчивость линий НППАД<sup>ph-1</sup> по числу мультивалентов и проценту стерильной пыльцы зависит не только от погодных условий, а в основном от генотипа растения и от характера конъюгации хромосом [6]. Наблюдаемая изменчивость по мейозу и изучаемым количественным признакам говорит о нестабильности генома гибридов НППАД<sup>ph-1</sup>. Сотрудником научно-образовательного Центра молекулярной биотехнологии Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К.А. Тимирязева Крупинным П.Ю. были проведены молекулярно-генетические исследования семи линий НППАД<sup>ph-1</sup>: 116 trs, 211 trs, 207/2 trs, 98 trs, 96 trs, 197/2–1–2 trs, 67 trs. Было обнаружено, что линия 116 trs несет мутацию *ph-1b* и пшенично-пырейные транслокации. У остальных линий были выявлены пшенично-пырейные перестройки и число пшенично-пырейных хромосом варьировало [7].

## Выводы

1. Введение гена *ph-1* в геном многолетних форм (НППАД) пшеницы стимулировало гомеологичную конъюгацию хромосом пшеницы и пырея,

о чем свидетельствует образование в мейозе мультивалентов и *ph*-комплексов.

2. Обнаружена вариация по изученным количественным признакам в линиях  $F_5$ – $F_7$  по годам у межлинейных гибридов НППАД<sup>ph-1</sup>.

3. Выявлена широкая изменчивость между линиями по количеству образования мультивалентов и проценту стерильной пыльцы и влияние этих параметров на фертильность и озерненность колосов.

4. Молекулярно-генетические исследования показали наличие пшенично-пырейных перестроек в линиях НППАД<sup>ph-1</sup>, которые свидетельствуют о нестабильности генома и продолжающемся формообразовательном процессе.

5. Линии НППАД<sup>ph-1</sup> являются ценным материалом для отбора растений с высокой фертильностью и озерненностью колосов и могут использоваться для новых скрещиваний с пшеницей.

## Литература

1. Цицин Н.В. Многолетняя пшеница. М.: Наука, 1978. 288 с.
2. Семенова Е.В., Семенов В.И. Введение мейгена *ph-1* в 56-хромосомные неполные пшенично-пырейные амфидиплоиды // Проблемы интродукции растений и отдаленной гибридизации. Материалы докл. Международной конференции, посвященной 100 летию со дня рождения академика Н.В. Цицина. М.: РАСХН, 1998. С. 443–445.
3. Жученко А.А. Роль мейотической рекомбинации в эволюции и селекции растений // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: РАСХН, 2005. С. 102–179.
4. Лапочкина И.Ф. Чужеродная генетическая изменчивость и ее роль в селекции пшеницы // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: РАСХН, 2005. С. 684–740.
5. Любимова В.Ф. Влияние температуры и влажности воздуха на образование фертильной пыльцы, растрескивание пыльников и озерненность колосов у гибридов, обладающих пониженной плодовитостью // Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 155 с.
6. Семенова Е.В., Семенов В.И. Исследование конъюгации хромосом у гептаплоидных гибридов ( $2n=49$ , AABBDDX) между *Triticum aestivum* L. ( $2n=42$ , AABBDD) и *T. Agropyrotriticum* Cicin ( $2n=56$ , AABBDDXX), гомозиготных по мейотическому рекомбиногену *ph-1* // Отдаленная гибридизация. Современное состояние и перспективы развития. Тр. Межд. конф. по отдаленной гибридизации 16–17 декабря 2003 года. М.: МСХА, 2003. С. 238–241.
7. Крупин П.Ю. Молекулярно-цитогенетическая характеристика коллекции промежуточных пшенично-пырейных гибридов // Автореф. дис.... канд. биол. наук. М., 2011. С. 1–16.

## References

1. Tsitsin N.V. Mnogoletnyaya pshenitsa [Perennial wheat]. Moskva [Moscow]: Nauka [Science], 1978. 288 p.
2. Semenova E.V., Semenov V.I. Vvedenie meygena ph-1 v 56-hromosomnye nepolnye pshenichno-pyreynye amfidiploidy [Introductory Meige ph-1 in the 56-chromosome partial wheat-wheatgrass amphidiploids] // Problemy introduksii rasteniy i otdalennoy gibrizatsii. Materialy dokladov Mezhdunarodnoy konferentsii, posvyaschennoy 100 letiyu so dnya rozhdeniya akademika N.V. Tsitsina. M.: RASKHN, 1998. Pp. 443–445.
3. Zhuchenko A.A. Rol meioticheskoy rekombinatsii v evolyutsii i selektsii rasteniy [The role of meiotic recombination in the evolution and plant breeding] // Identifitsirovannyi genofond rasteniy v selektsii. Saint Petersburg: RASKHN, 2005. Pp. 102–179.
4. Lapochkina I.F. Chuzherodnaya geneticheskaya izmenchivost u eyo rol v selektsii pshenitsy [Alien genetic variation and its role in wheat breeding] // Identifitsirovannyi genofond rasteniy i selektsiya [Identified the gene pool of plants and breeding]. Saint Petersburg: RASKHN, 2005. Pp. 684–740.
5. Lyubimova V.F. Vliyaniye temperatury i vlazhnosti vozdukh na obrazovanie fertilnoy pyltsey, rastreskivaniye pylnikov i ozernennost kolosev u gibridov, obladayushchikh ponizhennoy plodovitostyu // Otdalennaya gibrizatsiya v semeystve zlakovykh [Influence of temperature and humidity on education

fertile pollen, cracking anther and head ears in hybrids, with low fecundity // Distant hybridization in the family of cereals]. M.: AN SSSR [Moscow: Publishing House of Academy of Science USSR], 1958. 155 p.

6. Semenova E.V., Semenov V.I. Issledovanie konjugatsii khromosom u geptaploidnykh gibridov ( $2n=49$ , AABBDDX) mezhdru *Triticum aestivum* L. ( $2n=42$ , AABBDD) i *T. Agropyrotriticum* Cicin ( $2n=56$ , AABBDDXX), gomozigotnykh po meioticheskomu rekombinogenu ph-1. [The study conjugation of chromosomes in geptaploidnyh hybrids ( $2n=42$ , AABBDDH) between *Triticum aestivum* L. ( $2n=42$ , AABBDD) and *T. agropyrotriticum* Tsitsin ( $2n=56$ , AABBDDHH) homozygous for meiotic rekombinogenic ph-1] // Otdalennaya gibrizatsiya [Distant hybridization]. Sovremennoe sostoyaniye i perspektivy razvitiya [Current status and development prospects]. Tr. Mezhd. konf. po otdalennoy gibrizatsii 16–17 dekabrnya 2003 [Proceedings of the International conference on distant hybridization 16–17 December 2003]. M.: MSXA, 2003. Pp. 238–241.
7. Krupin P.Yu. Molekulyarno-tsitogeneticheskaya kharakteristika kolleksii promezhutochnykh pshenichno-pyreynykh gibridov [Molecular and cytogenetic characterization of a collection of intermediate wheat-couch grass hybrids]. // Avtoreferat na soiskaniye ucheno-y stepeni kandidata biologicheskikh nauk [Avtoref. dis ... Cand. Biol. Sciences]. M.: 2011. Pp. 1–16 p.

## Информация об авторе

Семенова Елена Васильевна, канд. биол. наук, н. с.  
E-mail: gbsran@yandex.ru  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН  
127276, Российская федерация, г. Москва, ул. Ботани-  
ческая, д. 4

## Information about the author

Semenova Elena Vasilievna, Cand. Sc. Biol., Researcher  
E-mail: gbsran@yandex.ru  
Federal State Budgetary Institution for Science Main  
Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS  
127276, Russian Federation, Moscow, Botanicheskaya str., 4

**В.И. Белов**

канд. биол. наук, ст. н. с.

**Л.П. Иванова**

М. Н. С.

**С.В. Завгородний**

агроном

**В.П. Упельник**

канд. биол. наук, зав. отделом

Федеральное Государственное бюджетное  
учреждение науки Главный ботанический сад

им. Н.В. Цицина РАН,

Москва

## Селекционно-генетические ресурсы отрастающих промежуточных пшенично-пырейных гибридов ( $2n=56$ )

В статье приводится обзор достижений в селекции отрастающих октоплоидных пшенично-пырейных гибридов за последние годы. Новые сорта и гибриды обладают значительным превосходством по многим биологическим и хозяйственно ценным признакам, чем гибриды, полученные в период научно-исследовательской работы академиком Н.В. Цициным. Многие из них отличаются повышенной урожайностью вегетативной зеленой массы и более продуктивны по сбору зерна. По содержанию белка в зерне и клейковины в муке ежегодно превосходят стандартные сорта озимой пшеницы, а многие из них превосходят по хлебопекарным свойствам. Отобраны стабильные генотипы, имеющие хорошие показатели по степени перезимовки на 2–3 год жизни. Почти все новые ПППГ отличаются легкостью обмолота, резко сократилась ломкость колоса на отдельные членики, сохранены положительные характеристики по устойчивости к патогенам. Проводятся исследования по биоразнообразию ботанических разновидностей нового вида *T. agropyrotriticum* Cicin.

**Ключевые слова:** межгибридные скрещивания, многолетняя пшеница, промежуточные пшенично-пырейные гибриды (ПППГ,  $2n=56$ ), пырей сизый, пырей удлинённый.

**V.I. Belov**

Cand. Sc. Biol., Senior Researcher

**L.P. Ivanova**

Junior Researcher

**S.V. Zavgorodniy**

agronomist

**V.P. Upelnik**

Cand. Sc. Biol., Head of Department

Federal State Budgetary Institution for Science Main

Bonatical Garden named after N.V. Tsitsin RAS,

Moscow

## Selection and Genetic Resources of Growing Intermediate Wheat-couch-grass Hybrids ( $2n=56$ )

This article contains a review of achievements in selection of growing octoploid wheat-couch-grass hybrids for last years. New kinds and hybrids essentially surpass the hybrids earlier obtained by academician N.V. Cicin for many biological and economic characters. Most of them are noted for increased mass of vegetative green grass and grain yield capacity. All of them are superior to standard kinds of winter wheat in containing a great amount of protein in grain and gluten in flour, some of them are better for baking properties. The stable genotypes possessing good rate in survive the winter and keepind their lives for 2–3 years are selected. These forms are also good in immune resistance.

**Keywords:** remote crosses, perennial and ratooning wheat, intermediate wheat-wheatgrass hybrids (HHHG  $2n=56$ ), wheat grass dove, bluegrass extended

Успех современной селекционно-генетической работы с видами пшеницы может во многом зависеть от использования в качестве исходного материала представителей диких сородичей культурных злаков, в частности представителей рода *Agropyron*.

(*A. Elongatum* (Host) Beauv. (=syn. *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu and R.-C. Wang)  $2n=70$  восточноевропейский вариант и  $2n=14$  – западноевропейский вариант; *A. glaucum* (Desf. ex DC) Roem. and Schult. (=syn. *Thinopyrum intermedium* (Host.)

Barkworth and D.R. Dewey)  $2n=42$ ). В естественных природных условиях они характеризуются иммунитетом против грибных и бактериальных болезней, устойчивостью к неблагоприятным стрессовым факторам внешней среды, а некоторые из них отличаются высоким до 20–30 % содержанием белка и наличием очень упругой крепкой клейковины, пригодной для повышения качества зерна обычной пшеницы. Первые многолетние фертильные формы пшенично-пырейных гибридов 34085 и 23086 были получены в 1937 году в результате скрещивания яровой мягкой пшеницы Саратовская 62 с пыреем сизым (*Agropyron glaucum*,  $2n=42$ ) с применением однократного беккрасса пылью сорта озимой пшеницы Кооператорка и завершены самоопылением с применением пергаментных изоляторов [1]. В 1942 году по схеме скрещивания озимой пшеницы [(Лютесценс 329 х *A. glaucum*) х ржано-пшеничный гибрид 46/131] х самоопыление создана более совершенная форма многолетней пшеницы М2 [4]. Первые многолетние пшеницы академика Н.В. Цицина, 34085, 23086 оказались «двуручками» и обладали слабой зимостойкостью. М2 на второй год имела слабую перезимовку даже в благоприятные годы, и кроме того отличалась признаком выраженной мужской стерильностью [5]. Помимо этого они имели склонность к перекрестному опылению, теряли способность к отрастанию, а также другие признаки пырея, ценные в селекционном плане. В ходе многолетних исследований (1962–1975 гг.) установлено, что скрещиваемость озимой мягкой, твердой, зернокармальной и многолетней пшеницы с видами пырея сизого, удлиненного и гибридного осуществляется сравнительно легко, но процент завязывания гибридных семян варьирует в очень широких пределах в зависимости от вида пшеницы и вида пырея, участвующих в скрещиваниях [2, 3]. Главной отличительной биологической особенностью полученных гибридных форм (ПППГ – промежуточные пшенично-пырейные гибриды,  $2n=56$ ) является способность к регенерации, т.е. интенсивного отрастания новых побегов возобновления до глубокой осени после многократного скашивания на зеленую массу и уборки растений на зерно. В настоящий момент ПППГ следует считать новой нетрадиционной сельскохозяйственной культурой зернокармального использования и, соответственно, новым синтетическим видом мягкой пшеницы *Triticum agropyrotriticum* Cicin. В 1978 году был районирован первый сорт отрастающей зернокармальной пшеницы Отрастающая 38. В условиях Подмосковья за четыре года (1973–1976) было получено 390,0 ц/га зеленой массы или 210 ц/га сена. Урожай зерна в среднем за эти годы составил 16,8 ц/га с массой 1000 семян 29,1 г. Общий урожай сырого протеина за 4 года достиг величины 11,8 ц/га, тогда как у ржи сорта Гибридная 2–7,7 ц/га (стандарт кормовых

культур) [2]. Для создания более совершенных новых форм ПППГ с продуктивным колосом и наиболее полным совмещением желательных пшеничных и пырейных признаков была разработана рабочая схема межгибридных скрещиваний. Для получения гибридов первого поколения проводится подбор исходных родительских пар в коллекции исходного материала (более 5000 генотипов разных видов пырея) и большого числа сортов твердой и мягкой пшеницы. Как правило, все пырейные генотипы являются строго перекрестно опыляющимися растениями и отличаются полиморфизмом по различным показателям, что позволяет считать пырей ценным источником признаков, необходимых в селекционной работе с пшеницей. В результате изучения широкого формообразовательного процесса в младших поколениях установлено, что эффективность отбора стабильных элитных растений для дальнейших скрещиваний следует начинать в более поздних поколениях, а именно начиная с  $F_6$ . В 1980 году впервые при первоначальных скрещиваниях начали использовать генофонд инцухт – линий пырея сизого в целях повышения эффективности селекционного процесса. В процессе селекционной работы 1970–1985 гг. были созданы сорта М115, М470, М706, М62, М322, М1063, М169 и др. [6]. Все они существенно отличаются от первоначальных гибридов по ряду улучшенных хозяйственно полезных признаков, и в то же время имеют отрицательные характеристики, такие как позднеспелость, трудный обмолот, мелкозерность, высокорослость, склонность к полеганию и т.д. Несмотря на негативные особенности, эти формы были использованы в скрещиваниях в качестве доноров тех признаков, которые считались прогрессивными для селекции. Таким образом, в результате многолетних отборов было выделено три наиболее перспективных для полевого травосеяния сорта озимого типа развития М169, ЗП26, М3202. Эти сорта были переданы в Государственное сортоиспытание: Зернокармальная 169 (М169) в 1989 г, Останкинская (ЗП26) в 1991 г, Истра-1 (М3202) в 1994 г. [7, 8]. Сорта Зернокармальная 169 (М169) и Останкинская (ЗП26) не имеют существенных различий по морфологическим признакам, а именно растения светло-зеленые, без воскового налета, высотой 80–170 см. Облиственность высокая (60–70 %) и равномерная по всему растению. Колос белый, безостый, длиной 10–15 см, среднее число зерновок 40–70, на один колосок приходится 2,8–3,7 семян. Зерновка пшеничного типа, удлиненно-овальной формы с широкой, но не глубокой бороздкой. Зерна довольно плотно заключены в цветочных пленках, что иногда вызывает трудность обмолота. При этом Останкинская отличается от Зернокармальной 169 более крупным зерном (масса 1000 семян 25–30 г), легким обмолотом и отсутствием выраженной многолетности. В ходе



изучения степени и характера отрастания гибридов младших поколений после однократного скашивания в 1982 году было выделено элитное растение под селекционным номером 3202 (впоследствии сорт Истра-1). Оно выделялось высокой озерненностью, легким обмолотом колоса и хорошей перезимовкой на второй год вегетации. Дальнейшее изучение показало, что новый сорт Истра-1 обладает многими хозяйственно ценными и биологическими признаками и свойствами. По урожаю зеленой массы эти сорта значительно превосходят все ранее созданные, включая районированный сорт зерно-кормовой пшеницы «Отрастающая 38. В среднем за 6 лет (1984–1989гг) урожай зеленой массы составил свыше 500 ц/га, а во влажные 1984, 1987 годы – более 700 ц/га. Важно, что по урожаю сена сорта зерно-кормовой пшеницы имеют значимое превышение над основной кормовой культурой – рожью. Повышенный выход сена обеспечивается за счет более высокого содержания сухого вещества в весовой единице зеленой массы. Выход сена составляет в среднем 29 %, тогда как у ржи – 18 %. Содержание сырого протеина в сене, скошенном в начале колошения, по данным биохимической лаборатории ГБС РАН очень высокое. У сорта ЗП 26 в среднем за 6 лет оно составило 21,3 ц/га, значительно превысив озимую рожь, у которой этот показатель равен 11,9 ц/га. Сено на 5–7 % имеет повышенное содержание безазотистых экстрактивных веществ по сравнению с рожью. Солома ПППГ в кормовом отношении более ценная, чем у озимой пшеницы и ржи. В отличие от однолетних зерновых культур, солома в период созревания зерна остается в полужеленом состоянии, с включением в нее большого количества отросших, дополнительно молодых побегов возобновления, что приводит к увеличению в соломе белка до 5–6 % и БЭВ более 30 %. Средний урожай зерна за 1984–1989 годы составил у М169 – 30 ц/га, ЗП 26 – 21,2 ц/га, а наивысший 38,8 ц/га и 33,1 ц/га, соответственно. Семена средней крупности, масса 1000 семян 25–30 г. Следует отметить, что по хозяйственно ценным свойствам в течение многих лет выделяется сорт М 3202 (Истра 1). За 20 лет (1990–2009гг.) выращивания в экспериментальных посевах средний урожай зерна составил 26,2 ц/га. Сорт отличается высоким содержанием белка в зерне (16–19 %) и хорошими муко-

мольно-хлебопекарными качествами. По результатам исследований на зимостойкость, проведенных в лаборатории НИИСХ ЦЧП им. В.В. Докучаева в 1995–1996 годах сорт М 3202 (Истра 1) признан самым морозостойким сортом России. По данным ВНИИ биологической защиты растений сорт относится к крайне устойчивым к фузариозу и является уникальным по минимальному уровню накопления дезоксиниваленола (ДОН). На основании полученных данных сорт М 3202 (Истра 1) предполагается рекомендовать для использования в системе Государственного испытания в качестве сорта-стандарта при испытании ПППГ, в качестве новой сельскохозяйственной культуры. В настоящее время в стадии изучения находятся отрастающие многоукосные гибриды, полученные в результате сложных межсорт-овых и межгибридных скрещиваний с участием многих форм озимой – мягкой (селекции ГБС) и твердой пшеницы (Черномор, Парус, Коралл одесский и др.) [11] с тремя видами пырея, прошедших многократные отборы. Следует отметить, что гибриды разных комбинаций скрещивания по степени сохранения живых растений после второй перезимовки существенно различаются между собой. Полевые наблюдения последних лет свидетельствуют, что все промежуточные октоплоидные ПППГ условно можно разделить на 3 группы. К первой группе следует отнести гибридные комбинации, растения которых во все годы имеют хорошее весеннее отрастание на второй год вегетации: 4015 (К6969), 1760 (К7890), 548 (К8624), М3202, 249, 24, 1416 и 1451, где на 1 м<sup>2</sup> приходится 30–50 и выше растений. Вторую группу занимают растения, у которых отрастание почти отсутствует. Это фактически однолетние, выровненные стабильные сорта с хорошим послеуборочным отрастанием ярового типа в течение всего вегетационного периода (М12 (К6998), 4082 (К5635), ЗП26 (К186) 186 (К6106), 192 (К7220)) и др. Большинство ПППГ (М209 (К8720), 2087 (К5543), 4044 (К5939), 5542 (К6109) и др.) по числу живых растений после двух зимних периодов занимают промежуточное положение. Степень перезимовки на второй год во многом зависит от характера зимних условий и от длительности стадии яровизации молодых побегов. Среди новых перспективных отрастающих гибридов с хорошо выраженной многолетностью выделяется

Таблица 1. Элементы структуры колоса перспективных форм ПППГ за 2007–2012 гг.

ПППГ	Длина колоса, см	Число колосков, шт	Число зерновок, шт	Масса 1000 семян	Высота растений, см
4015	10–14	17–20	50–70	27–29	127–145
12	12–16	16–22	54–62	30–33	100–145
548	12–18	18–24	48–55	30–36	120–140
4082	12–18	18–23	46–68	32–36	120–140
5542	10–14	17–20	50–63	30–35	100–160

**Таблица 2.** Урожай зеленой массы и зерна (ц/га) перспективных форм ПППГ за 2007–2012 гг.

Годы	Зеленая масса					Зерно				
	4015	12	548	4082	5542	4015	12	548	4082	5542
2006	716	792	–	–	764	34,0	50,0	–	–	–
2007	–	–	238	333	290	–	27,5	16,2	18,4	23,0
2008	712	–	858	908	857	22,9	29,4	24,0	22,1	21,0
2009	468	471	562	495	463	20,0	34,0	37,4	24,4	24,0
2010	–	207	–	319	312	–	26,8	–	20,4	23,6
2011	150	240	126	302	266	–	31,0	21,2	20,1	21,8
2012	–	210	–	293	312	–	10,8	–	9,5	11,2
среднее	511,5	384	446	441,6	466,2	25,6	29,9	24,7	19,1	20,7

ПППГ-4015. По ботанической разновидности относится к *var. luteolum Cicin* [9]. Колос белый, безостый, крупный, длиной 14–16 см, рыхлый (плотность 14–16), цилиндрический. Лицевая сторона шире боковой. Колосовые чешуи в средней части колоса удлинённо-ланцетной формы, средней ширины с выраженной нервацией. Плечо средней величины, скошенное. Киль колосковой чешуи выражен четко, килевой зубец по всей длине колоса выражен слабо. Элементы структуры колоса представлены в табл. 1.

Зерновка пшеничного типа удлинённо-овальной или удлинённо-яйцевидной формы с широкой, но не глубокой бороздкой. Продуктивная кустиность варьирует в широких пределах и зависит от почвенных, метеорологических условий и способа посева. На одном растении в среднем развивается 7–12 колосьев с 4–16 подгонами. По урожаю зеленой массы и зерна не уступает стандарту ПППГ М3202 (Истра 1). (табл. 2).

У М3202 урожай зеленой массы за этот период в среднем составил 654 ц/га (459–872 ц/га). Урожай зерна у ПППГ 4015 за 2005–2012 гг. в среднем был 25,6 ц/га. У М3202 – около 30,0 ц/га. Обмолот зерна удовлетворительный. Содержание белка в зерне колебалось за 2009–2012 гг. 14,14–15,73 %, тогда как в зерне озимой пшеницы сорта Московская 39 – 9,98–12,48 %. По данным технологической лаборатории отдела отдаленной гибридизации почти все ПППГ по содержанию клейковины в муке превосходят озимые сорта пшеницы Заря и Московская 39 (табл. 3). За 4 года 2009–2012 гг. содержание клейковины у 4015 составил 35,5 %. Московская 39 – 30,6 %. Хлебопекарные качества пшенично-пырейного гибрида 4015 по общей оценке превосходят сорт озимой пшеницы Московская 39. Основным достоинством ПППГ 4015 является высокая зимостойкость с хорошо выраженной способностью к многолетнему образу жизни, которые особенно ярко проявились в 2007–2012 годах. Подобные свойства наблюдаются у новых пшенично-пырейных гибридов, комбинаций скрещивания 1416

(К6602), 1514 (К7890), 1797 (К7890), 1735 (К8889) и др. полученных с участием сортов озимой пшеницы Ульяновка, Снегиревка, Заря, Донская полукарликовая и зернокармликовой пшеницы ПППГ 169, 26, 1063, 3202 и др. В 2003–2005 годах в контрольном питомнике впервые была выделена отращающая форма № 12 (К6998), которая отличалась устойчивостью против полегания, скороспелостью, выравненностью стеблестоя и стабильно высоким урожаем семян [10]. Разновидность *var. luteolum Cicin* – имеет белый, безостый, неопушенный колос с красным зерном. Лицевая сторона шире боковой. Колос крупный 11,7 см (9,6–13,6 см), рыхлый, плотность за 2004–2012 гг. – 13,5, веретеновидной формы с хорошо выраженной нервацией. Зубец короткий, тупой. Плечо в средней части колоса прямое. Средней ширины, в нижней части – скошенное, в верхней – приподнятое. Киль выражен четко. В верхней части колоса цветковые чешуи имеют небольшие заострения. Зерно овально-удлинённое с бороздкой, средних размеров. Среднее число зерен 58,1 с массой 1000 семян 32,4 г (табл. 1). Урожайность зерна хорошая, в среднем за 7 лет составила 29,9 ц/га (табл. 2). У М3202 за эти годы в среднем – 26,4 ц/га. Содержание белка в зерне высокое 14,48–19,89 %. Хлебопекарные свойства зерна хорошие, содержание сырой клейковины в муке 41,6–47,8 %, объемный выход хлеба 580–710 мл (табл. 3). Общая оценка выпечки на уровне сорта озимой пшеницы Московская 39. По урожаю зеленой массы уступает сорту М3202 – колебания по годам составили 210–792 ц/га. Средняя высота растений 125 см (100–145). В течение всего вегетационного периода отличается дружным послеуборочным отрастанием побегов ярового типа. Совокупная селекционная ценность сорта ПППГ-12 состоит в его достоверных преимуществах по зимостойкости, устойчивости к полеганию, скороспелости, легкости обмолота и удовлетворительными хлебопекарными свойствами. Особенно высокие результаты по урожаю зеленой массы и зерна за 2007–2009 годы получены у высокобелкового ПППГ-548. В качестве кормовой

**Таблица 3.** Технологические свойства зерна ПППГ (среднее значение за 2009–2012 гг.)

ПППГ	Содержание белка в зерне, %	Содержание клейковины в муке	Объемный выход хлеба, куб.см	Общая оценка
	Среднее за 2009–2012 гг.	Среднее за 2009–2012 гг.	Среднее за 2009–2012 гг.	Среднее за 2009–2012 гг.
4015	14,86 (14,14–15,73)	35,5 (34,0–37,7)	627 (570–660)	3,8 (3,1–4,4)
12	15,56 (14,54–16,36)	38,3 (34,2–41,7)	600 (540–690)	3,8 (3,5–4,3)
548	14,89 (13,28–15,62,)	34,7 (28,4–41,2)	647 (580–740)	4,2 (3,9–4,4)
4082	14,56 (13,40–15,62)	38,7 (37,0–42,6)	602 (500–720)	3,7 (3,2–4,3)
5542	14,73 (13,79–16,25)	35,8 (34,1–37,1)	626 (530–730)	4,0 (3,6–4,1)
Оз. пш. Моск. 39	11,28 (9,98–12,48)	30,6 (26,0–34,8)	552 (400–730)	3,4 (2,3–4,4)

культуры ПППГ-548 начали изучать в 2001 г., где за 2 укоса получено 394 ц/га зеленой массы при стандарте – 242 ц/га. Ботаническая разновидность *var. luteolum Cicin*. Лицевая сторона колоса шире боковой. Колос белый, безостый, крупный (12–18 см), рыхлый (Д13–16), цилиндрической формы. Колосовая чешуя слабо яйцевидно-ланцетной формы со средне выраженной нервацией. Зубец короткий, острый по всей длине колоса. Плечо в основном узкое, скошенное, особенно в нижней части колоса. Киль выражен четко по всей длине чешуи. Внешняя цветковая чешуя оканчивается очень коротким заострением. Число колосков 18–24 с 4–6 цветками. В нижней части колоса колоски расположены реже. Средняя высота растений 120 см (табл. 1). Зерновка удлинненно-овальная с бороздкой средней глубины. Урожай зеленой массы варьировал в пределах 126–856 ц/га. Зерна – 16,2–37,4 ц/га с массой 1000 воздушно-сухих семян 35–37 г и содержанием белка в зерне 13,28–16,30 %. При этом содержание белка в зерне сорта-стандарта озимой пшеницы Московская 39 составляло 9,98–12,48 %. Хлебопекарные свойства ПППГ 548 по общей оценке были выше (3,9–4,4 балла), чем у озимой пшеницы Московская 39 (2,3–4,4 балла). Содержание клейковины составило 28,4–41,2 %, у Московская 39 – 26,0–34,8 %. Объемный выход хлеба за последние 4 года 580–740 куб.см, у Московская 39 – 400–730 куб.см (табл. 3). Мука содержит значительное количество каротиноидных пигментов, придающих хлебу желтоватый оттенок.

Послеукосное отрастание очень хорошее и дружное, большинство новых побегов возобновления ежегодно сохраняют способность к перезимовке на второй год вегетации. Среди современных, отрастающих октоплоидных пшенично-пырейных гибридов, по урожаю зеленой массы выделен № 4082.

Ботаническая разновидность *var. luteolum Cicin*, колос белый, безостый, крупный (13–16 см), рыхлый. Лицевая сторона колоса шире боковой. Среднее число колосков 18–24 с 5–6 цветками. Колосовая чешуя удлинненно-ланцетная. Плечо прямое по всей длине колоса с коротким зубцом. Внешняя цветковая чешуя имеет заострение от 2 мм в нижней части колоса, до 6–7 мм в верхней. Киль развит отчетливо по всей длине чешуи. Нервация выражена хорошо. Зерно красное, удлинненно-овальное с бороздкой средней глубины. Высота растений в среднем 130 см (табл. 1). Урожай зерна в среднем составил 21,9 ц/га (18,4–25,4). Число зерен в колосе в среднем за шесть лет 54,0 (45–67) с массой воздушно-сухих семян 35,2 г (29,7–37,9), натура зерна 754–791 г/л. Содержание белка в зерне от 13,4 до 15,62 %. Содержание клейковины в муке в 2009 г. – 42,6 % (Заря – 32,0 %), а по объему хлеба показатели в пределах 500 мл. Общая оценка хлебопекарных свойств 3,2 балла, считается вполне удовлетворительной, у озимой пшеницы Заря – 3,5 балла (табл. 3). Хорошо развита побегообразовательная способность как после многократного скашивания, так и после уборки на зерно. Средний урожай зеленой массы за три года составлял 579 ц/га (333–908 ц/га), у стандарта – 521 ц/га (232–872 ц/га). Наличие белка в сене первого укоса урожая 2009 года – 11,75 %, в сене второго укоса – 8,25 %, в 2011 году соответственно 7,66 и 10,69 %. Содержание белка в сене, убранном после уборки на зерно (при выеоте стеблестоя 60–70 см) составило 9,63 %. В 2007 году в благоприятных погодных условиях проявились потенциальные возможности этой формы. Обилие осадков и теплая погода позволили получить урожай зеленой массы после третьего укоса (3 октября) – 58 ц/га, а после уборки на зерно впервые было получено дополнительно 80 ц/га

зеленой массы. Следует отметить, что комфортные погодные условия в сентябре–октябре способствуют ускорению дружного отрастания новых побегов как после уборки на зерно, так и после многократных укосов. Высота отрастания колеблется от 40 до 80 см и зависит от генотипов. У гибридов 3202, 4015, 548, 209, 1514, 1416, 77, 1797, 2087 и др. после уборки на зерно высота отрастания варьирует от 20 до 50 см. По урожаю зеленой массы и зерна ПППГ 5542 (К6109) довольно часто превосходил ПППГ 4082 и не уступал стандарту М3202 и ЗП26. Разновидность *var. luteolum Cicin*. колос цилиндрический, пшенично-промежуточного типа, белый, безостый, сравнительно крупный (10–13 см). Среднее число колосков 18 (17–20). Плотность колоса 15,8 (14,6–17,8). Колоски ромбовидной формы с 5–6 цветками. Колосовой стержень не ломкий с легким обмолотом зерна. Колосковые чешуи средней ширины, скошенные с нижней части колоса. Цветковые чешуи средней длины и ширины с короткими остевидными заострениями, которые у верхних достигают 2 мм. Число зерен 55,0 (51–60). Зерно средней крупности, удлиненно-овальной формы со средней и не глубокой бороздкой. Зародыш зерна небольшой, хохолок четко выражен. Урожай зерна – 20,15 ц/га (11,2–24,0 ц/га) Содержание белка в зерне за 6 лет (2003–2009 гг.) в среднем 16,32 % (13,22–18,44 %). Генотип достаточно высокорослый 135 см (96–160 см). За последние 4 года урожай зеленой массы составил 340 ц/га (266–495 ц/га) (табл. 2). Содержание белка в сене первого укоса урожая 2009 года было 11,88 %, во втором – 9,8 %. В 2011 году 9,44 и 10,06 %, соответственно. По хлебопекарным оценкам превышает стандарт озимую пшеницу (табл. 3). В стадии экспериментального изучения находятся новые гибридные формы, полученные в последние годы в результате сложной гибридологической работы. Многие гибриды старших поколений гетерогенны и характеризуются широким полиморфизмом по морфологическим признакам колоса и разнообразием по биологическим и полезно-хозяйственным свойствам. Среди них отобраны уникальные генотипы с колосом свыше 100 зерен с 7–10 цветками в колоске, с массой 1000 семян до 40–45 г, с разной окраской и формой зерна (К 6577, 6578, 5864, 8230, 6547 и др.) [10]. Например, ПППГ 1451 имеет ярко зеленый окрас перикарпа, что придает зерну не характерный для пшеницы зеленый цвет. Показано, что мука полученная из такого зерна обладает хорошими хлебопекарными свойствами. Очень важно, что эта форма достаточно хорошо сохранилась на третий год вегетации после двух зимних периодов (2011 и 2012 гг.). Благодаря наличию высокоэффективных пырейных генов, большинство ПППГ обладают групповым иммунитетом к твердой и пыльной

головне, бурой и стеблевой ржавчине, мучнистой росе и другим патогенным грибам. Необходимо подчеркнуть, что результаты селекционно-генетической работы в области создания многолетней и отрастающей пшеницы не имеют аналогов в мировой практике. Эти исследования могут быть по праву отнесены к одним из самых приоритетных направлений современной генетики и селекции злаков.

## Литература

1. Цицин Н.В. Что дает скрещивание пшеницы с пыреем. М.: Сельхозгиз, 1937. С. 46.
2. Цицин Н.В. Многолетняя пшеница. М.: Наука, 1978. С. 75; 151–153.
3. Любимова В.Ф., Белов В.И. Гибридизация одолетней мягкой и многолетней пшеницы с видами пырея и степень фертильности гибридов в  $F_1$ . // В сб. Проблемы отдаленной гибридизации. М.: Наука, 1979. С. 66–76.
4. Цицин Н.В. Опыты с многолетней пшеницей. // В сб. Отдаленная гибридизация растений. М.: Сельхозгиз, 1954. С. 247.
5. Любимова В.Ф. Мужская стерильность и формирование многопестичных цветков у многолетней пшеницы М2. // Бюлл. Главного ботанического сада, 1968. Вып. 70. С. 26–33.
6. Любимова В.Ф., Белов В.И. Биологические особенности многолетней пшеницы и использование сельскохозяйственно ценных признаков. // Сб. Теоретические и практические аспекты отдаленной гибридизации. М.: Наука, 1986. С. 38–50.
7. Любимова В.Ф., Белов В.И. Сорты зернокармной пшеницы Зернокармная 169, Зернокармная 26. // Рекомендации по возделыванию зернокармной пшеницы. М.: Гл. бот. сад АН СССР, 1990. С. 12.
8. Белов В.И. Селекция кормовых пшенично-пырейных гибридов на октоплоидном уровне. // Бюлл. ГБС. М.: Наука, 1997. Вып. 174. С. 147–151.
9. Цицин Н.В. Новый вид и новые разновидности пшеницы. // Гибриды отдаленных скрещиваний и полиплоиды. Изд-во АН СССР, 1963. С. 25–30.
10. Белов В.И., Иванова Л.П., Лузина Л.Н., Сыренова С.Ж. Разнообразие пшенично-пырейных гибридов на октоплоидном уровне. // Материалы международной конференции Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов. М.: ОНТИ, 2005. С. 52–53.
11. Белов В.И., Иванова Л.П., Упелниек В.П. Биоразнообразие ботанических разновидностей гибридов пшеницы х пырей ( $2n=56$ ). Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования. // Материалы всероссийской научной конференции с международным участием, посвященная 80-летию со дня рождения академика Л.Н. Андреева, 5–7 июля 2011 г. М., 2011. С. 50–54.

## References

1. Tsitsin N.V. Chto dayot skreschivanie pshenitsy s pyreem [Which makes crossing wheat with couch grass]. Moskva [Moscow]: Selkhozgiz, 1937. P. 46.
2. Tsitsin N.V. Mnogoletnyaya pshenitsa [Perennial wheat]. Moskva [Moscow]: Nauka [Science], 1978. Pp. 75, 151–153.
3. Lyubimova V.F., Belov V.I. Gibrizatsiya odnoletney myagkoy i mnogoletney pshenitsy vidami pyreya i stepen fertilnosti gibridov v  $F_1$  [Hybridization annual and long-term soft wheat grass species and the degree of fertility of hybrids in  $F_1$ ]. V sb. Problemy otdal'yonnoy gibrizatsii [In the book. Problems of hybridization]. Moskva [Moscow]: Nauka [Science], 1979. Pp. 66–76.
4. Tsitsin N.V. Opyty s mnogoletney pshenicey. [Experiments with perennial wheat]. V sd. Otdal'yonnaya gibrizatsiya rasteniy [Distant hybridization of plants]. M.: Selkhozgiz, 1954. P. 247.
5. Lyubimova V.F. Muzhskaya sterilnost i formirovaniye mnogopestichnykh tsvetkov u mnogoletney pshenitsy M2 [Male sterility and the formation mnogopestichnykh fromers of perennial wheat M2]. Bull. Glavnogo botanicheskogo sada [Bull. Main Botanical Garden], 1968. Vol. 70. Pp. 26–33.
6. Lyubimova V.F., Belov V.I. Biologicheskie osobennosti mnogoletney pshenitsy i ispolzovanie selskokhozyaystvenno cennykh priznakov [Biological features and of a multi-year pshenitsy agriculturally important traits]. Sd. Teoreticheskie i prakticheskie aspekty otdal'yonnoy gibrizatsii [Col. Theoretical and practical aspects of hybridization]. M.: Nauka [Science], 1986. Pp. 38–50.
7. Lyubimova V.F., Belov V.I. Sorta zernokormovoy pshenitsy Zernokormovaya 169, Zernokormovaya 26 [Zernokormovoy wheat varieties Zernokormovaya 169, 26 zernokormovaya]. // Rekomendatsii po vozdeleyvaniyu zernokormovoy pshenitsy [Rekommendations vozdeiovaniyu zernokormovoy wheat]. M.: Gl. bot. sad AN SSSR [Botanical Garden of USSR Academy of Sciences], 1990. P. 12.
8. Belov V.I. Seleksiya kormovykh pshenichno – pyreynykh gibridov na oktoploidnom urovne [Selection of feed-rshenichno pyreynykh hydrids on the oktoploid level]. Byull. GBS. M.: Nauka [Science], 1997. Vol. 174. Pp. 147–151.
9. Tsitsin N.V. Novyy vid i novye raznovidnosti pshenitsy [A new look and new varieties of wheat]. V sd. Gibridy otdalennykh skreschivaniy i polyploidy. Izd. AN. SSSR [In the Sun. Hybrids remote crossing and polyploids. Publisher of the USSR], 1963. Pp. 25–30.
10. Belov V.I., Ivanova L.P., Luzina L.N., Syrenova S.Zh. Raznoobrazie pshenichno-pyreynykh gibridov na oktoploidnom urovne [Variety of wheat-couch grass hybrids on the octoploid level]. Materialy mezhdunarodnoy konferentsii Botanicheskie sady kak tsentry sokhraneniya bioraznoobraziya i ratsionalnogo ispolzovaniya rastitelnykh resursov [Proceedings of the international conference Botanical gardens as the center of biodiversity conservation and management of plant resources]. M.: ONTI, 2005. Pp. 52–53.
11. Belov V.I., Ivanova L.P., Upelnik V.P. Bioraznoobrazie botanicheskikh raznovidnostey gibridov pshenitsy x pyrey ( $2n=56$ ) [Biodiversity botanical species hybrids of wheat x wheatgrass ( $2n=56$ )]. Botanicheskie sady v sovremennom mire: teoreticheskie i prikladnye issledovaniya [Botanical gardens in the world: theoretical and applied issledovaniyayu]. Materialy vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyaschennoy 80-letiyu so dnya rozhdeniya akademika L.N. Andreeva [Proceedings of the All-Russian Scientific Conference with international participation on the 80<sup>th</sup> anniversary of the birth of L. Andreeva]. Moscow, 2011. Pp. 50–54.

## Информация об авторах

**Белов Виталий Иванович**, канд. биол. наук, ст. н. с.  
**Иванова Любовь Петровна**, м. н. с.  
**Завгородний Сергей Владимирович**, агроном  
**Упелник Владимир Петрович**, канд. биол. наук, зав. отделом  
 E-mail: gbsran@yandex.ru  
 Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН  
 127276, Российская федерация, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4

## Information about the authors

**Belov Vitaliy Ivanovich**, Cand. Sc. Biol., Senior Researcher  
**Ivanova Lyubov Petrovna**, Junior Researcher  
**Zavgorodniy Sergey Vladimirovich**, agronomist  
**Upelnik Vladimir Petrovich**, Cand. Sc. Biol., Head of Department  
 E-mail: gbsran@yandex.ru  
 Federal State Budgetary Institution for Science Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS  
 127276, Russian Federation, Moscow, Botanicheskaya str., 4

**С.П. Долгова**

канд. с/х наук, ст. н. с.

**П.О. Лошакова**

канд. биол. наук, н. с.

E-mail: antonloshakov@yandex.ru

**Л.П. Калмыкова**

н. с.

Федеральное Государственное бюджетное учреждение науки  
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,  
Москва

## Морфологические признаки и качество зерна гибридов неполных пшенично- пырейных амфидиплоидов с видами родов *Elytrigia* Desv. и *Elymus* L.

Обосновывается возможность использования гибридов *Triticum agropyrotriticum* Cicin (неполного пшенично-пырейного амфидиплоида, НППАД) с видами родов *Elytrigia* Desv. (*Elytrigia intermedia* (Host) Nevski) и *Elymus* L. (*Elymus canadensis* L., *Elymus farctus* (Viv.) Runemark ex Melderis), полученных в Главном ботаническом саду РАН, в качестве промежуточного звена при гибридизации диких видов злаков с культурной мягкой пшеницей для обогащения генофонда пшеницы. Основное внимание уделено технологическим свойствам зерна гибридов. Утверждается, что интрогрессия генетического материала указанных диких видов в неполный пшенично-пырейный амфидиплоид не оказывает отрицательного влияния ни на морфобиологические характеристики неполного пшенично-пырейного амфидиплоида, ни на качество его зерна. По морфологии и технологическим свойствам зерна гибриды близки материнским формам (НППАД).

**Ключевые слова:** гибриды, *Elytrigia intermedia*, *Elymus canadensis*, *Elymus farctus*, качество зерна, мука, тесто, клейковина, белок.

**S.P. Dolgova**

Cand. Sc. Agr., Senior Researcher

**P.O. Loshakova**

Cand. Sc. Biol., Researcher

E-mail: antonloshakov@yandex.ru

**L.P. Kalmykova**

Researcher

Federal State Budgetary Institution for Science  
Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS,  
Moscow

## Morphological Characteristics and Grain Quality of Hybrids IWWAD with Species of the Genera *Elytrigia* Desv. and *Elymus* L.

The article explains the use of hybrids *Triticum agropyrotriticum* Cicin (incomplete wheat-wheatgrass amphidiploids, IWWAD) with species of the genera *Elytrigia* Desv. (*Elytrigia intermedia* (Host) Nevski) and *Elymus* L. (*Elymus canadensis* L., *Elymus farctus* (Viv.) Runemark ex Melderis), obtained in the Main Botanical Garden of Academy of Sciences, as an intermediary for the hybridization of wild cereal species with cultural soft wheat to enrich the gene pool of wheat. The focus is on the technological properties of grain hybrids. Argued that introgression of genetic material of these wild species into the wheat-wheatgrass amphidiploid has no negative effect on either morphobiological characteristics of incomplete wheat-wheatgrass amphidiploids, nor the quality of its grain. The morphology and technological properties of grain hybrids are close to maternal forms (IWWAD).

**Keywords:** hybrid, *Elytrigia intermedia*, *Elymus canadensis*, *Elymus farctus*, quality of grain, flour, dough, gluten, protein.

В связи с увеличением численности населения нашей планеты, ухудшающейся экологической обстановкой и постоянной угрозой голода, сохраняется актуальность исследований, направленных на повышение продуктивности культурной пшеницы. Ученые считают, что эта проблема может быть решена с помощью отдаленной гибридизации. «Именно отдаленная гибридизация дает возможность передать от

дикорастущих растений к культурным... ценнейшие свойства и качества» [1]. Скрещивание пшеницы с пыреем (*Elytrigia* Desv.) осуществляется относительно легко [2], а с родом *Elymus* L. – сложнее и для получения гибридных растений необходимо культивировать гибридные зародыши на искусственной питательной среде.[3]. Мы предположили, что неполный пшенично-пырейный амфидиплоид (НППАД),

иначе именуемый многолетней пшеницей, *Triticum agropyrotriticum* Cicin ( $2n=56$  AABBDDXX), можно использовать как промежуточную ступень в гибридизации диких видов злаков с пшеницей, т.к. известно, что гибридизация однолетних пшениц с многолетними осуществляется легко [2]. Данная статья посвящена изучению гибридов, полученных в результате скрещивания НППАД с тремя видами диких многолетних злаков, относящихся к родам *Elytrigia* Desv. и *Elymus* L. При гибридизации НППАД использовался в качестве материнского растения. Опылителями служили *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski ( $2n=42$ ) – пырей средний, *Elymus canadensis* L. ( $2n=28$ ) – пырейник канадский и *E. farctus* (Viv.) Runemark ex Melderis ( $2n=70$ ). Первый из перечисленных видов различными авторами называется по-разному. В одних работах это *Agropyron glaucum* (Desf. ex DC) Roem. et Schult (syn. *A. intermedium*) [4], в других – *Elymus hispidus* [5], *Thinopyrum intermedium* [6] или *Elytrigia intermedia* [7]. В монографии «Многолетняя пшеница» (1978) [2] род пырей традиционно называют *Agropyron* Gaertn. В настоящей статье мы, ориентируясь на классификацию, предложенную Цвелевым и Пробатовой [7], отказываемся от названия вида *Elymus hispidus*, которое применялось нами в прошлых публикациях [8], и называем его *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski (*Agropyron glaucum* (Desf. ex DC.) Roem et Schult – *Elymus hispidus* (Opiz.) Meld. – *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth et Dewey – *Trichopyrum intermedium* (Host) A. Löve) – пырей средний. По поводу названия вида *Elymus canadensis* разночтений у разных авторов нет. Что касается вида *Elymus farctus*, то мы сохраняем принятое для него название *Elymus farctus* (Viv.) Runemark ex Melderis (syn. *Elytrigia farcta* (Viv.) Holub = *Thinopyrum junceiforme* (A. Love & D. Love) = *Agropyron junceum* (L.) Beauv. ssp. *mediterraneum* Simonet & Guinechet). Описываемая гибридная комбинация НППАД х *Elytrigia intermedia* интересна тем, что, насколько нам известно, ранее не осуществлялась, так как при скрещивании пшеницы с пыреем обычно растения  $F_1$  скрещивают с пшеницей для восстановления фертильности и придания

гибридам культурных черт [2]. Гибридизация НППАД с р. *Elymus* также предпринята впервые. Растения, являющиеся объектами нашего изучения, были получены в 2000 г. из семян от гибридизации 1998–1999 гг. Числа хромосом, которые они имели в  $F_1$ , отличались от теоретически ожидаемых значений (суммарное значение величин гаплоидных наборов хромосом обоих родителей). В последующих поколениях прослеживалась тенденция к образованию 56-хромосомных растений. [9]. Эти гибриды имеют хорошую фертильность, всхожесть семян и не нуждаются в беккроссировании. По биологии развития и морфологическим признакам они сходны с НППАД. Отбор проводился по величине колоса, толщине соломины и габитусу куста с изоляцией лучших колосьев в первом и втором поколениях. В последующих поколениях изоляцию проводили в отдельных случаях. Таблица 1 дает представление о некоторых морфологических характеристиках растений 5–6 поколений урожая 2012 г. При гибридизации культурной пшеницы с дикорастущими сородичами потомству передаются неудовлетворительные технологические свойства зерна дикарей [10]. Определяющими характеристиками качества зерна пшеницы являются содержание белка, количество клейковины и ее качество. Поэтому при отдаленных скрещиваниях необходимо тестировать потомство по признакам качества зерна. Для передачи ценных свойств дикарей в мягкую пшеницу используют различные методы. В КНИИСХ были созданы геномно-замещенные формы, у которых геном D мягкой пшеницы сорта Аврора был замещен на геномы *Ae. speltoides*, *Ae. charonensis*, *Ae. umbellulata*, *Ae. uniaristata*, *Agropyron glaucum*. Эти формы, имея с мягкой пшеницей одинаковый уровень плоидности, сохраняя ценные свойства диких сородичей, легко скрещиваются с пшеницей. На их основе получены цитологически стабильные интрогрессивные линии, сочетающие высокое содержание белка с устойчивостью к болезням. Лучшие показатели по качеству зерна имели линии с генетическим материалом от *Ae. speltoides* и *A. glaucum* (18 % белка и 40 % клейковины). С использованием полученных линий создано 5 сортов озимой

**Таблица 1.** Основные количественные морфологические показатели гибридных комбинаций

Гибридная комбинация	Число образцов (шт.)	Высота растений (см)	Длина колоса (см)	Число колосков в колосе (шт.)
M62 х <i>Elytrigia intermedia</i>	23	<u>112–140</u> 127,7	<u>12–16</u> 14,3	<u>18–23</u> 20,8
M3202 х <i>Elymus canadensis</i>	23	<u>75–118</u> 97,1	<u>8,5–17</u> 12	<u>12–20</u> 17,4
ЗП26 х <i>E. canadensis</i>	2	90	<u>9–14</u> 11,5	<u>15–19</u> 17
M169 х <i>E. farctus</i>	1	138	15	22
В числителе – предельные значения признака, в знаменателе – средние значения				

мягкой пшеницы [11–13]. В лаборатории хромосомной инженерии злаков ИЦиГ СО РАН получены иммунные линии мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 с комплексной устойчивостью к патогенам. Донором служил амфидиплоид *T. timopheevi* x *Ae. squarrosa* (= *T. tauchi*). По качеству зерна – содержанию сырой клейковины, общего белка и по физическим свойствам теста – они превышали сорт Саратовская 29 [14]. Помимо положительных результатов в создании интрогрессивных форм с генетическим материалом дикорастущих злаков, приведенных выше, учли следующее обстоятельство, касающееся рода *Elymus*. В эндосперме пырейников обнаружено наличие белков, сходных с высокомолекулярными субъединицами глютеина пшеницы [15]. Следовательно, можно предположить, что используемые в наших исследованиях виды пырейника (*Elymus*) не окажут негативного влияния на качество клейковины гибридов, полученных с участием НППАД. Целью нашего исследования было выявление влияния видов родов *Elymus* и *Elytrigia* на показатели качества зерна гибридов от скрещивания промежуточных пшенично-пырейных гибридов многолетнего типа М62 и М3202 и зернокармального типа ЗП26 с *Elytrigia intermedia*, *Elymus canadensis* и *E. farctus*. Материалом для исследования послужило зерно линий, выделенных из гибридов разных поколений. Исследование включало определение физических свойств зерна, содержания белка в нем, сырой клейковины в муке, физических свойств теста на фаринографе и хлебопекарных достоинств. Массу 1000 зерен, натуру, стекловидность определяли по общепринятым методикам. Содержание суммарного белка – калориметрическим феноловым методом, показатель седиментации муки микро (0,5 г муки) и макрометодом (3,2 г муки) в 2 % растворе ледяной уксусной кислоты. Содержание сырой клейковины в муке определяли путем отмывания вручную 10 г навески муки под слабой струей водопроводной воды. Физические свойства теста оценивали на фаринографе, согласно инструкции, прилагаемой к прибору. Пробную выпечку хлеба проводили по следующей рецептуре – мука 100 г, сахар 4 г, соль – 1,3 г, дрожжи прессованные – 3 г, бромат калия – 0,001 % от массы муки. Во время брожения делали две перебивки теста: первую через 90 мин., вторую спустя 150 мин. от начала брожения. Расстойка теста в формах до готовности, выпечка хлеба в течение 20 мин при  $t = 230\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Качество хлеба определяли

методом глазомерной оценки физических свойств мякиша (цвет, пористость, эластичность), внешнего вида хлеба и измерения объемного выхода хлеба. Исходя из небольшого количества материала у линий, выделенных из второго поколения гибридов комбинации скрещивания М62 x *E. intermedia*, определяли следующие показатели: крупность зерна (масса 1000 зерен), содержание белка в зерне, показатель седиментации муки. У гибридов светло-красное зерно, выполненное, удлиненное, крупное. Масса 1000 зерен от 32 до 40 г. Содержание белка в зерне хорошее – 14 %. Седиментационная характеристика муки, являясь косвенным показателем, свидетельствует о хорошем качестве клейковины (6,8–7,8 мл), а, следовательно, и о хороших хлебопекарных свойствах. Материнская форма М62 отличается высокобелковостью, средней силой муки и хорошими хлебопекарными свойствами [16]. У гибридов зерно крупнее, чем у М62, с меньшим содержанием белка, но по величине показателя седиментации их можно считать равноценными. Таким образом, гибриды М62 x *E. intermedia* имеют выполненное крупное зерно с хорошим содержанием белка и по косвенным показателям их можно отнести к группе пшениц с хорошими хлебопекарными свойствами. Следовательно, *E. intermedia* не оказал отрицательного влияния на качество зерна М62 [17]. Оценка зерна линий комбинаций М3202 x *E. canadensis* и ЗП26 x *E. canadensis* показала, что качество зерна у гибридов этих комбинаций хорошее. Однако линии с М3202 имеют лучшие показатели по количеству белка и числу седиментации. Содержание белка у линий с М3202 колеблется от 13,0 до 15,45 %, у линий с ЗП26 – от 12,14 до 13,85. Если принять во внимание, что качество зерна гибридов близко материнской форме, то такие результаты вполне закономерны. М3202 имеет лучшее качество зерна, чем ЗП26. В благоприятные годы этот сорт способен давать зерно, соответствующее категории пшениц-улучшителей, тогда как ЗП26 по качеству оценивается как филлер [18]. Таким образом, качество зерна гибридов как с *E. intermedia*, так и с *E. canadensis* близко материнским формам, имеющим хорошие хлебопекарные свойства. По полной технологической схеме было исследовано зерно линии 1879 (Л1879) урожая 2011 г., выделенной из комбинации скрещивания М3202 x *E. canadensis*. В таблице 2 приводится характеристика физико-химических показателей зерна Л1879 в сравнении с материнской формой М3202 и стандартным сортом

**Таблица 2.** Физико-химические показатели зерна линии 1879 (2011 г.)

Образец	Масса 1000 зерен, г	Натура, г/л	Общая стекловидность, %	Содержание белка, %
Озимая пшеница Московская 39	48,5	798	65	11,40
М3202	27,4	763	47	15,22
Л1879	28,5	761	41	14,65



**Таблица 3.** Реологические свойства теста из муки линии 1879 (2011 г.)

Образец	ВПС, %	Время образования / устойчивость теста, мин.	Степень разжижения теста, е.ф.	Валориметрическая оценка, е.в.
Московская 39	58,9	3,0/0	95	46
М3202	54,3	4,5/0,5	20	58
Л1879	55,9	3,5/0,5	60	52

**Таблица 4.** Характеристика хлебопекарных свойств линии 1879 (2011 г.)

Образец	Объемный выход хлеба, см <sup>3</sup>	Внешний вид, балл	Пористость мякиша, балл	Общая хлебопекарная оценка, балл
Московская 39	620	4,2	3,5	3,5
М3202	720	4,7	3,5	3,9
Л1879	730	4,7	4,5	4,4

озимой пшеницы Московская 39. Зерно Л1879, как и М3202, красное, удлиненное по форме, не крупное, среднестекловидное, со средней натурной массой. По физическим показателям зерна, определяющим мукомольные свойства, они уступают сорту Московская 39. Однако, и М3202, и Л1879 характеризуются высоким содержанием белка, которое определяет питательную ценность продукта. По этому признаку обе формы на 3–4 % превышают Московскую 39. По важнейшим признакам – содержанию клейковины и ее качеству – Л1879 имеет высокие показатели: 34,0 % при 34,6 % у М3202. У обеих форм качество клейковины I группы. По количеству клейковины, а также ее качеству они превосходят Московскую 39, у которой содержание клейковины в муке составило 31 %, а качество оценено II группой. По реологическим свойствам теста Л1879 близка М3202, они входят в одну качественную группу и по результатам оценки урожая 2011 г. классифицируются как ценные пшеницы (таблица 3). По величине валориметрической оценки, устойчивости теста, степени разжижения теста они превосходят Московскую 39. Однако следует отметить, что Л1879 имеет, как и М3202, более низкую водопоглатительную способность муки (ВПС), оказывающую существенное влияние на хлебопекарные свойства. По результатам пробной выпечки хлеба хлебопекарные свойства Л1879, как и М3202, оцениваются как хорошие при вполне удовлетворительных у Московской 39 (таблица 4). По объемному выходу хлеба Л1879 близка М3202 и по этому показателю они значительно превышают озимую пшеницу. Хлеб Л1879 и М3202 имеет хорошую форму и светло-коричневую корку. Мякиш хлеба светлый с желтоватым оттенком, пористость мелкая, равномерная. И хотя общая хлебопекарная оценка у Л1879 выше, чем у М3202 (4,4 против 3,9 балла), они входят в одну группу пшениц – хорошие хлебопекарные свойства (3,8–4,4 балла). Таким образом, Л1879 по основным показателям качества зерна (содержание белка и клейковины,

физические свойства теста, хлебопекарные достоинства) близка материнской форме М3202, которая характеризуется высокобелковостью, хорошей силой муки, хорошими и отличными хлебопекарными свойствами. Исходя из изложенного, можно заключить, что интрогрессия генетического материала видов *E. intermedia* и *E. canadensis* в *Triticum agropyrotriticum* не оказала отрицательного влияния на технологические свойства последней. Сохранились и высокобелковость и хорошие хлебопекарные свойства. Что же касается биоморфологической характеристики гибридов, некоторые нарушения наблюдались лишь в первом-втором поколениях. Следовательно, полученные гибриды можно использовать в селекции пшеницы для передачи ценных свойств дикорастущих злаков как промежуточное звено.

## Литература

1. Цицин Н.В. Проблемы отдаленной гибридизации // Проблемы отдаленной гибридизации. М.: Наука, 1979. С. 5–20.
2. Цицин Н.В. Многолетняя пшеница. М.: Наука, 1978.
3. Bao-Rong Lu, Roland von Bothmer. Production and cytogenetic analysis of the intergeneric hybrids between nine *Elymus* species and common wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Euphytica*. 1991. Vol. 58. P. 81–95.
4. Размахнин Е.П. Сенофонд пырея сизого как источник расширения биоразнообразия пшеницы. // Вестник ВОГиС. 2008. Т. 12, № 4. С. 701–709.
5. Jiang J., Friebe B. and Gill B.S. Recent advances in alien gene transfer in wheat. // *Euphytica* 1994 Vol. 73. P. 199–212.
6. Cox T.S. Deeping the wheat gene pool. // *J. Crop Prod.* 1998. Vol. 1. Pp. 1–25.
7. Цвелёв Н.Н., Пробатова Н.С. Роды *Elymus* L., *Elytrigia* Desv. *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski и *Leymus* Hochst. (Poaceae: Triticeae) во

флоре России. // Комаровские чтения. 2010. Вып. 57. С. 5–102.

8. Лошакова П.О. Отдаленные гибриды между *Triticum agropyrotriticum* Cicin и *Elymus* L. // Плодоводство и ягодоводство России. 2009. Т. 21. С. 428–431.

9. Лошакова П.О., Семенова Е.В. Гибридизация многолетней пшеницы с элимусом (*E. hispidus*). // V съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров. 2009. Ч. 1. С. 220.

10. Bochev B. The genus *Aegilops* – possibilities and perspectives of utilization in the breeding of high quality wheat cultivar. // Proc. of 7<sup>th</sup> Word Cereal Genet. And Breed. Congr. Prague, 1983. Pp. 237–242.

11. Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян Э.Р., Кекало Н.Ю. Использование генофонда диких сородичей для улучшения мягкой пшеницы. // Отдаленная гибридизация. Современное состояние и перспективы развития. М.: МСХА, 2003. С. 82–83.

12. Бебякина И. В., Давоян Э.Р., Давоян О.Р. Создание и изучение серий замещенных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops umbellulata* и *Agropyron glaucum* // Съезд генетиков и селекционеров, посвященный 200-летию со дня рождения Чарльза Дарвина. V съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров. Ч. 1. М.: РГАУ-МСХА, 2009. С. 180.

13. Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян О.Р., Зинченко А.Н. Давоян Э.Р., Кравченко А.М., Зубанова Ю.С. Синтетические формы как основа для сохранения и использования генофонда диких сородичей мягкой пшеницы. // Вавиловский журнал Генетики и селекция. 2012. Т. 16, № 1. С. 44–51.

14. Лайкова Л.И. Арбузова В.С., Попова О.М., Ефремова Т.Т., Емцова М.В. Влияние чужеродного материала интрогрессивных линий мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 на количественные признаки и качество зерна. // Съезд генетиков и селекционеров, посвященный 200-летию со дня рождения Чарльза Дарвина. V съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров. Ч. 1. М.: РГАУ-МСХА, 2009. С. 261.

15. Обухова Л.В., Генералова Г.В., Агафонов А.В., Кумарёв В.П., Попова Н.А., Гулевич В.В. Сравнительное молекулярно-генетическое исследование глютенинов пшеницы и пырейника. // Генетика. 1997. Т. 33, № 8. С. 1174–1178.

16. Долгова С.П., Белов В.И. Технологические свойства зерна многолетней пшеницы. // Проблемы отдаленной гибридизации. М.: Наука, 1979. С. 206–213.

17. Калмыкова Л.П., Долгова С.П., Лошакова П.О. Качество зерна гибридов пшеницы с *Elymus* L. и *Leymus* Hochst. // Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования. Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 80-летию

со дня рождения академика Л.Н. Андреева. М.: КМК, 2011. С. 92–104.

18. Долгова С.П., Кузнецова Н.Л., Калмыкова Л.П. Технологические свойства зерна промежуточных пшенично-пырейных гибридов (зернокармальной пшеницы, 2n=56) // Отдаленная гибридизация. Результаты исследований. М.: МСХА, 2001. С. 92–104.

## References

1. Tsitsin N.V. Problemy otдалennoy gibrizatsii. [Problems of distant hybridization]. // Problemy otдалennoy gibrizatsii [Problems of distant hybridization]. М.: Nauka, [Moscow: Science], 1979. Pp. 5–20.

2. Tsitsin N.V. Mnogoletnyaya pshenitsa [Perennial wheat]. М.: Nauka [Moscow: Science], 1978.

3. Bao-Rong Lu, Roland von Bothmer. Production and cytogenetic analysis of the intergeneric hybrids between nine *Elymus* species and common wheat (*Triticum aestivum* L.) // Euphytica. 1991. Vol. 58. Pp. 81–95.

4. Razmakhnin Ye.P. Genofond pyreya sizogo kak istochnik rasshireniya bioraznoobraziya pshenitsy [Gene pool as a source of wheatgrass bluish expanding biodiversity wheat]. // Vestnik VOGiS [Herald VOGiS]. 2008. Vol. 12, № 4. Pp. 701–709.

5. Jiang J., Friebe B. and Gill B.S. Recent advances in alien gene transfer in wheat. // Euphytica. 1994. Vol. 73. P. 199–212.

6. Cox T.S. Deeping the wheat gene pool. // J. Crop Prod. 1998. Vol. 1. Pp. 1–25.

7. Tsvelev N.N., Probatova N.S. Rody *Elymus* L., *Elytrigia* Desv. *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski i *Leymus* Hochst. (Poaceae: Triticeae) vo flore Rossii [Genera *Elymus* L., *Elytrigia* Desv. *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski and *Leymus* Hochst. (Poaceae: Triticeae) in the flora of Russia] // Komarovskie chteniya [Read Komarovsky]. 2010. Vol. 57. Pp. 5–102.

8. Loshakova P.O. Otdalennye gibridy mezhdu *Triticum agropyrotriticum* Cicin i *Elymus* L. [Distant hybrids between *Triticum agropyrotriticum* Cicin and *Elymus* L.] Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii [Fruit and berry Russia]. 2009. Т. 21. Pp. 428–431.

9. Loshakova P.O., Semenova Ye.V. Gibrizatsiya mnogoletney pshenitsy s elimusom (*E. hispidus*) [Hybridization with perennial wheat elimusom (*E. hispidus*)]. V siezd Vavilovskogo obshchestva genetikov i selektsionerov [V Congress of the Vavilov Society of Geneticists and Breeders]. 2009. Part 1. Pp. 220.

10. Bochev B. The genus *Aegilops* – possibilities and perspectives of utilization in the breeding of high quality wheat cultivar. // Proc. of 7<sup>th</sup> Word Cereal Genet. And Breed. Congr. Prague, 1983. Pp. 237–242.

11. Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Kekalo N. Yu. Ispolzovanie genofonda dikikh sorodichey dlya uluchsheniya myagkoy pshenitsy [Using the gene

pool of wild relatives to improve wheat]. Otdalennaya gibridizatsiya. Sovremennoe sostoyanie i perspektivy razvitiya [Distant hybridization. Current state and prospects of development]. M.: MSKhA, 2003. Pp. 82–83.

12. Bebyakina I. V., Davoyan E.R., Davoyan O.R. Sozdanie i izuchenie seriy zameshchennykh liniy myagkoypshenitsy s geneticheskim materialom *Aegilops umbellulata* i *Agropyron glaucum* [Development and study of a series of substituted wheat lines with genetic material *Aegilops umbellulata* and *Agropyron glaucum*] // Siezd genetikov i selektsionerov, posvyashchenny 200-letiyu so dnya rozhdeniya Charlza Darvina. V siezd Vavilovskogo obshchestva genetikov i selektsionerov [Congress of geneticists and breeders dedicated to the 200<sup>th</sup> anniversary of the birth of Charles Darwin. V Congress of the Vavilov Society of Geneticists and Breeders]. Part 1. M.: RGAU-MSKhA, 2009. Pp. 180.

13. Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan O.R., Zinchenko A.N. Davoyan E.R., Kravchenko A.M., Zubanova Yu.S. Sinteticheskie formy kak osnova dlya sokhraneniya i ispolzovaniya genofonda dikikh sorodichey myagkoy pshenitsy [Synthetic forms as a basis for the conservation and utilization of the gene pool of wild relatives of whea]. Vavilovskiy zhurnal Genetika i selektsiya [Vavilov journal Genetics and breeding]. 2012. Vol. 16, № 1. Pp. 44–51.

14. Laykova L.I. Arbuzova V.S., Popova O.M., Yefremova T.T., Yemtsova M.V. Vliyanie chuzherodnogo materiala introgressivnykh liniy myagkoypshenitsy sorta Saratovskaya 29 na kolichestvennye piznaki i kachestvo zerna [Effect of foreign material introgression lines of common wheat varieties Saratov 29 quantitative piznaki and grain quality]. Siezd genetikov i selektsionerov, posvyashchenny 200-letiyu so dnya rozhdeniya Charlza Darvina. V siezd Vavilovskogo obshchestva genetikov i selektsionerov [Congress of geneticists and

breeders dedicated to the 200<sup>th</sup> anniversary of the birth of Charles Darwin. V Congress of the Vavilov Society of Geneticists and Breeders]. Part. 1. M.: RGAU-MSKhA, 2009. Pp. 261.

15. Obukhova L.V., Generalova G.V., Agafonov A.V., Kumarev V.P., Popova N.A., Gulevich V.V. Sravnitelnoe molekulyarno-geneticheskoe issledovanie glyuteninov pshenitsy i pyreynika [Comparative molecular genetic study of wheat glutenin and pyreynika]. Genetika [Genetics]. 1997. Vol. 33, № 8. Pp. 1174–1178.

16. Dolgova S.P., Belov V.I. Tekhnologicheskie svoystva zerna mnogoletney pshenitsy [Tehnological properties perennial wheat grain]. Problemy otdalennoy gibridizatsii [Problems of distant hybridization]. M.: Nauka [Moscow: Science], 1979. Pp. 206–213.

17. Kalmykova L.P., Dolgova S.P., Loshakova P.O. Kachestvo zerna gibridov pshenitsy s *Elymus* L. i *Leymus* Hochst. [Grain quality wheat hybrids with *Elymus* L. and *Leymus* Hochst.] Botanicheskie sady v sovremen-nom mire: teoreticheskie i prikladnye issledovaniya. Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoy 80-letiyu so dnya rozhdeniya akademika L.N. Andreeva [Botanical Gardens in the modern world: theoretical and applied research. All-Russian Scientific Conference with international participation, dedicated to the 80<sup>th</sup> anniversary of academician L.N. Andreeva]. M.: KMK, 2011. Pp. 92–104.

18. Dolgova S.P., Kuznetsova N.L., Kalmykova L.P. Tekhnologicheskie svoystva zerna promezhutochnykh pshenichno-pyreynykh gibridov (zernokormovoy pshenitsy, 2n=56) [Technological properties of the intermediate grain wheat-couch grass hybrids ((grain feed wheat, 2n=56)). Otdalennaya gibridizatsiya. Rezultaty issledovaniy [Distant hybridization. research results]. M.: MSKhA, 2001. Pp. 92–104.

## Информация об авторах

**Долгова Светлана Петровна**, канд. с/х наук, ст. н. с.

**Лошакова Павла Олеговна**, канд. биол. наук, н. с.

E-mail: antonloshakov@yandex.ru

**Калмыкова Любовь Петровна**, н.с.,

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

127276, Российская федерация, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4

## Information about the authors

**Dolgova Svetlana Petrovna**, Cand. Sc. Agriculture, Senior Researcher

**Loshakova Pavla Olegovna**, Cand. Sc. Biol., Researcher

E-mail: antonloshakov@yandex.ru

**Kalmykova Lyubov Petrovna**, Researcher

Federal State Budgetary Institution for Science Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS

127276, Russian Federation, Moscow, Botanicheskaya str., 4

**С.М. Градсков**

канд. с-х наук, ст. н. с.

**С.В. Завгородний**

агроном

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Главный ботанический сад, им. Н.В. Цицина

**В.П. Упельник**

канд. биол. наук, зав. отделом

E-mail: [vla-upelnik@yandex.ru](mailto:vla-upelnik@yandex.ru)

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,

Москва

## Дивергентные формы вторичных гексаплоидных озимых тритикале (× *Triticosecale* Wittm., A<sub>1</sub>AB<sub>1</sub>BRR, 2n=6x=42)

В поздних поколениях гибридов от скрещивания октоплоидных и гексаплоидных тритикале (*Triticosecale* Wittmak) отобраны дивергентные формы гексаплоидных тритикале с фенотипами колосьев близкими к исходным родительским видам (*Triticum aestivum*, *T. durum*, *Secale cereale*), которые представляют интерес для селекции тритикале: на высокую продуктивность зерна – АД805 и АД1605, зимостойкость и качество зерна – АД1405. Особый интерес для селекции на высокую продуктивность зерна представляет низкорослая форма АД 805 (фенотип колоса близкий к *T. aestivum*), имеющая длинный колос (0,15 м) с большим числом колосков (28) и зерновок (71), с массой (3,1 г) и крупностью (0,0514 г). Данная форма может быть рекомендована для использования в программах по созданию гетерозисных гибридов.

**Ключевые слова:** тритикале, дивергенция, фенотип, колос, зерновка, зимостойкость, урожай зерна, *T. aestivum*, *T. durum*, *S. cereale*.

**S.M. Gradskov**

Cand. Sc., Agricult., Senior Researcher,

**S.V. Zavgorodny**

agronomist

Federal State Budgetary Institution for Science

Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS

**V.P. Upelnik**

Cand. Sc. Biol., Head of Department

E-mail: [vla-upelnik@yandex.ru](mailto:vla-upelnik@yandex.ru)

Vavilov Institute of General Genetics of RAS,

Moscow

## Divergent Forms of Secondary Hexaploids Winter Triticale (× *Triticosecale* Witt., A<sub>1</sub>AB<sub>1</sub>BRR, 2n=6x=42)

In the latest generations of hybrids by crossing octoploid and hexaploid triticales (*Triticosecale* Wittmak) selected divergent forms of hexaploid triticales with phenotypes ears close to the original parent species (*Triticum aestivum*, *T. durum*, *Secale cereale*), which are of interest for breeding triticales: the high productivity of grain – AD805 and AD1605, cold resistance and grain quality – AD1405. Of special interest for breeding for high productivity of grain is stunted form of AD805 (phenotype ear close to the *T. aestivum*), which has a very long spike (0,15 m) with a large number of spikelets (28) and grains (71), with a great mass of their (3,1 g) and particle size (0,0514 g). It can be used to produce hybrids. Form AD 1605 (phenotype ear close to *S. cereale*) allocated by the number of spikes (27), number of grains (55), their weight (2,9 g) and size (0,0522 g). Form AD1405 (phenotype ear close to the *T. durum*) is allocated on winter hardiness, resistance to *Fusarium nivale*, grain quality, can be used in breeding for hardiness, as triticales and durum wheat.

**Keywords:** triticales, divergence, phenotype, ear, weevil, winter hardiness, the grain harvest, *T. aestivum*, *T. durum*, *S. cereale*.

Тритикале новая продовольственная и кормовая сельскохозяйственная культура полученная синтетически человеком сравнительно недавно в результате объединения геномов двух родов *Triticum* L. (A,B,D) и *Secale* L. (R). Первый пшенично-ржаной гибрид был описан шотландским ботаником С.А. Вильсоном в 1875 г. при изучении биологии опыления пшеницы и ржи [1], а уже в 1970 г. в Канаде был передан в сельскохозяйственное производство

первый яровой сорт гексаплоидного тритикале Rosner [2]. Филогенез тритикале проходил быстрыми темпами, за короткий период был синтезирован полиплоидный ряд – тетраплоидных, гексаплоидных и октоплоидных форм, получены однолетние (яровые, озимые и двуручки) и многолетние формы [3]. В различных коллекциях мира хранится около 16000 образцов тритикале, из них в генетических банках Европы около 11700. Наиболее важными

признаны коллекции ВИР (Санкт-Петербург, Россия) и CIMMYT (Международный центр по селекции кукурузы и пшеницы, Мексика). В настоящее время коллекция ВИР содержит около 4000 образцов из 49 стран мира, в основном это гексаплоидные формы (90 %), а также октоплоидные (7 %) и тетраплоидные формы (3 %). При синтезе тритикале были использованы различные виды полиплоидного ряда пшеницы. Из диплоидных пшениц с геномом  $A^b$  – однозернянка дикая бейотийская (*T. boeoticum*) и однозернянка культурная (*T. monosocum*). Среди тетраплоидных с геномом  $A^bB$  – в гибридизацию привлекались дикие и культурные полбы (*T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. karwinscheevii*), пшеницы (*T. durum*, *T. turgidum*, *T. aethiopicum*, *T. persicum*, *T. polonicum*, *T. araraticum*), а с геномом  $A^bB$  – пшеница Тимофеева (*T. timopheevii*). Из гексаплоидных с геномом  $A^bBD$ , плетчатые виды – спельта (*T. spelta*) и пшеница маха (*T. macha*), а также голозерные – пшеница мягкая (*T. aestivum*), пшеница компактум (*T. compactum*) и пшеница шарозерная (*T. sphaerococcum*). В качестве опылителя привлекали рожь посевную (*S. cereale*) и дикорастущий многолетний вид ржи горной (*S. montanum*) и его экологические подвиды (*S. africanum*, *S. kuprijanovii*, *S. dalmaticum*) [4]. По международной ботанической номенклатуре ICBN (International Code for Botanical Nomenclature) всему полиплоидному и гетероплазматическому видовому ряду амфидиплоидов пшеницы с рожью дано самостоятельное таксономическое родовое название *×Triticosecale* Wittmak. Становление тритикале как кормовой и зернофуражной культуры произошло на гексаплоидном уровне. Современные гексаплоидные тритикале представлены относительно стабильными амфидиплоидами ( $AAB-BRR$ ,  $2n=6x=42$ ), включающими геномы  $A$  и  $B$  мягкой и твердой пшеницы и диплоидный набор генома  $R$  ржи, среди которых встречаются образцы с хромосомными замещениями из генома  $D$  ( $R/D$ ) или разного рода транслокациями. В Государственный Реестр селекционных достижений допущенных к использованию на 2013 внесено 64 сорта тритикале (56 озимых и 8 яровых). По фенотипу колоса тритикале похожи на *T. durum* [5] или занимают промежуточное положение между *T. durum* и *S. cereale* с уклонением в сторону пшеницы [6, 7]. Наиболее часто встречаются остистые формы с белым колосом и остями, неопушенными колосковыми чешуями и опушением соломины под колосом. У озимых гексаплоидных тритикале в сравнении с яровыми больше форм с красным колосом, красными остями; безостых, с неопушенными колосковыми чешуями и отсутствием опушения соломины под колосом. В настоящее время в селекции озимых гексаплоидных тритикале остаются актуальными проблемы повышения зимостойкости, продуктивности зерна, улучшения качества зерна (увеличение натурной массы, содержания белка, клейковины, снижения активности  $\alpha$ -амилазы), получение толерантных к болезням форм, так как потенциал культуры реализуется не в полной мере. Основные методы создания исходного материала – внутривидовая, межвидовая, межродовая гибридизация и мутагенез. В скрещивании привлекаются не только коллекционные образцы, но

и перспективные формы, характеризующиеся новыми сочетаниями коадаптивных комплексов генов. При этом особое внимание уделяется созданию популяций с высокой степенью гетерогенности и продолжительным периодом рекомбинационных процессов. В последнее время одним из направлений в селекции тритикале является использование явления гетерозиса для создания высокопродуктивных гибридов [8–14]. Для получения гетерозисных гибридов необходимы контрастные формы, изучению которых посвящена данная работа. Описание полученных форм проводили по Международному классификатору СЭВ рода *Triticum* L. [15]. В старших поколениях гибридов от скрещивания октоплоидных и гексаплоидных тритикале был проведен отбор колосьев по фенотипу колоса близкому к родительским видам *Triticum aestivum* L., *T. durum* Desf. и *Secale cereale* L. Отбор проводился по соотношению ширины лицевой и боковой стороны колоса [4]. У *S. cereale* – лицевая часть колоса уже боковой, *T. durum* – равна или шире боковой и у *T. aestivum* – лицевая часть шире боковой. Потомства колосьев были изучены по комплексу признаков. В результате многолетнего изучения были выделены три формы, описание и характеристики которых приводятся ниже: АД805 (рис. 1) – фенотип колоса близкий к *T. aestivum* L. (лицевая часть колоса шире боковой). Форма куста в период кущения развистая. Высота растений 1 м (обусловлена доминантным

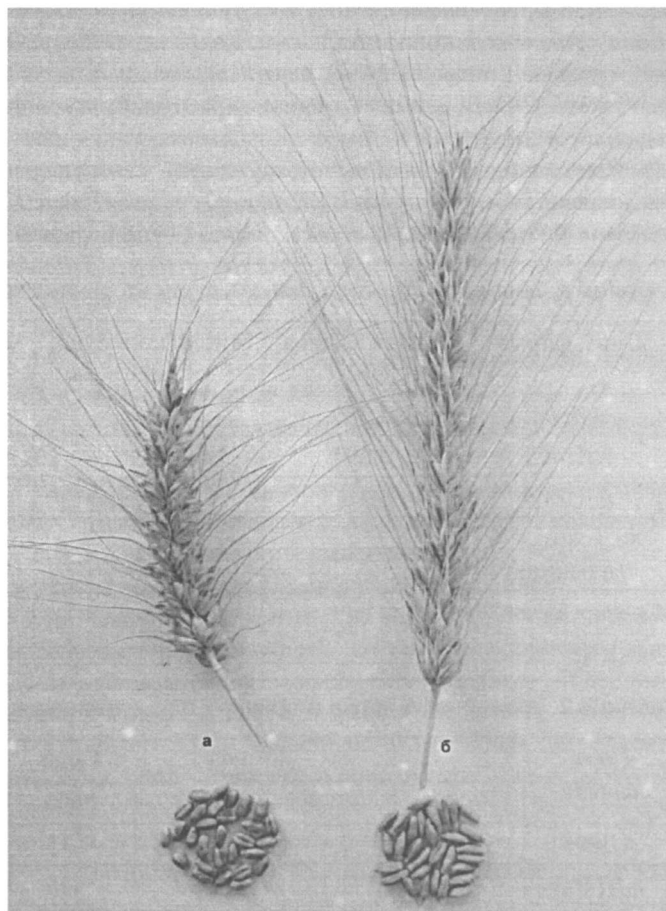
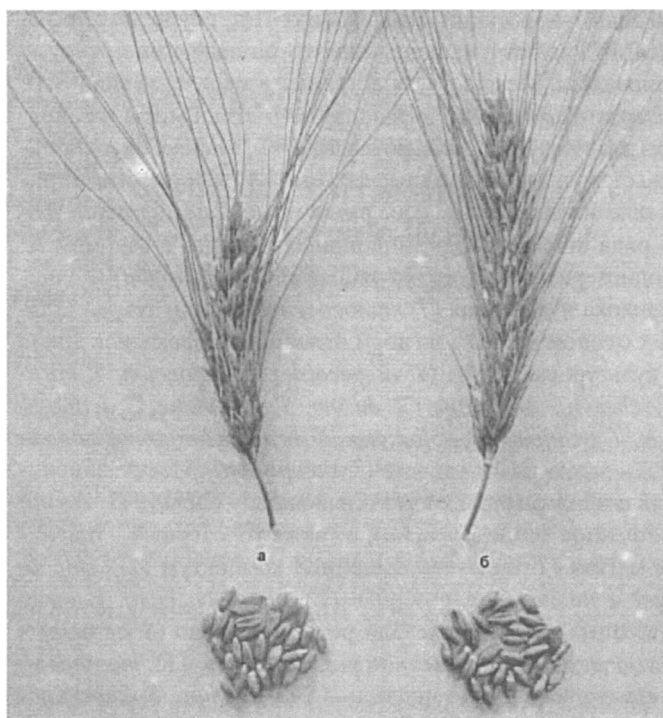


Рисунок 1. Колосья и зерновки: а) *T. aestivum* – сорт Эри-троспермум 507; б) *Triticosecale* – сорт АД805



геном короткостебельности *H1*, полученным от ржи). Соломина под колосом имеет сильное опушение. Колос веретеновидный, очень длинный ( $>0,15$  м), рыхлый, белый, остистый, поникающий, ломкость колосового стержня слабая. Ости длинные, белые, слабоизогнутые (расположены под углом  $45^\circ$  к колосовому стержню). Колосковая чешуя нежная, удлинненно-овальная, плечо отсутствует, не опушенная, килевой зубец заостренный. Колос с большим числом колосков (28) и очень большим числом зерновок (70), с большой массой ( $>3$  г) и крупных (масса 1000 зерновок 51 г) (табл. 1). Зерновка длинная, как у ржи, красная, слабо морщинистая, бороздка средняя узкая. Выколашивается на 2 дня позже сорта Виктор (St) и 4 дня позже сорта А/Д 3/5. Растения устойчивы к мучнистой росе (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Golovin.), желтой (*Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici* Eriks. et Henn.), стеблевой ржавчине (*P. graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks et Henn.); толерантны к бурой ржавчине (*P. triticea* Rob et Desm. f. sp. *tritici* Eriks et Henn.). Средняя урожайность зерна за годы изучения (2006–2012) –  $6,94 \text{ Mg/га}^{-1}$ , с размахом варьированием  $2,39\text{--}9,32 \text{ Mg/га}^{-1}$  (табл. 2). Потенциальная продуктивность зерна до  $15 \text{ Mg/га}^{-1}$ . Степень перезимовки средняя, в экстремальные годы – слабая.

АД1405 (рис. 2) – фенотип колоса близкий к *T. durum* Desf. (лицевая часть колоса равна боковой). Форма куста в период кущения стелющаяся. Растения высокорослые – 1,35 м. Положение колоса в фазу полной спелости от полу стоячего до горизонтального. Колос веретеновидный, средней длины (0,094 м), плотный, красный, остистый, ломкий. Ости длинные, прямые, красные. Соломина под колосом опушения не имеет. Колосковая чешуя нежная, удлинненно-овальная, плечо отсутствует, не опушенная, килевой зубец заостренный. Колос со средним числом колосков (23), с большим числом зерновок (44), с большой



**Рисунок 2.** Колосья и зерновки: а) *T. durum* – сорт Безенчукская 139; б) *Triticosecale* – сорт АД1405

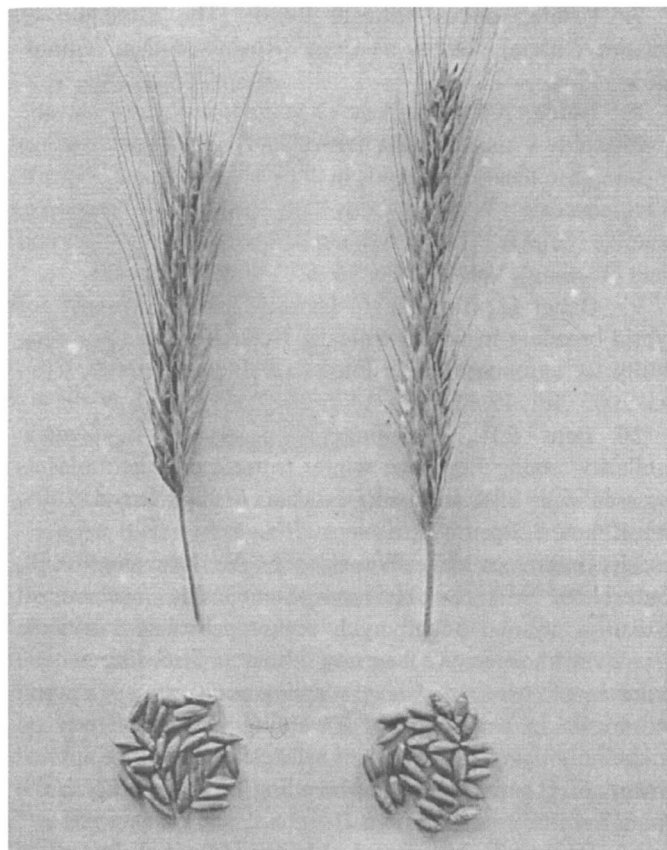
массой (2 г) и крупностью (масса 1000 зерновок 47 г) (табл. 1). Зерновка удлинненная, красная, с гладкой матовой поверхностью и средней узкой бороздкой. Выколашивается одновременно с озимой пшеницей и раньше сорта Виктор (St). Растения обладают устойчивостью к патогенам: снежной плесени (*Fusarium nivale* Ces.), мучнистой росе (*B. graminis* f. sp. *tritici* Golovin.), желтой ржавчине (*P. striiformis* West. f. sp. *tritici* Eriks. et Henn.), стеблевой

**Таблица 1.** Элементы структуры колоса форм вторичных тритикале

Сорт, форма	Длина колоса, м	Число колосков, шт.	Число зерновок, шт.	Масса зерновок, г	Масса 1000 зерновок, г
АД805	0,150	28	71	3,1	51,4
АД1405	0,094	23	44	2,1	47,1
АД1605	0,112	27	55	2,9	52,2
Московская 39 (пшеница)	0,080	14	32	1,6	48,4
Снегиревская 28 (рожь)	0,120	31	49	2,3	47,8

**Таблица 2.** Урожайность зерна вторичных форм тритикале,  $\text{Mg/га}^{-1}$

Сорт, форма	Годы							Средняя	+ к АД3/5
	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012		
АД805	7,93	6,49	8,21	9,32	2,39	7,47	6,77	6,94	0,36
АД1405	8,80	7,33	7,80	9,46	4,71	5,50	5,55	7,02	0,44
АД1605	9,78	8,16	7,83	8,04	5,35	7,16	6,03	7,62	1,04
АД3/5	8,28	7,35	6,12	8,87	4,55	5,13	5,80	6,58	-



**Рисунок 3.** Колосья и зерновки: а) *S. tsitsinii* – сорт Снегуревская 28; б) *Triticosecale* – АД1605 (Нелли)

ржавчине (*P. graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks. et Henn.). К бурой ржавчине (*P. triticea* Rob. et Desm. f. sp. *tritici* Eriks. et Henn.) толерантны. Средняя урожайность зерна за годы изучения (2006–2012) – 7,02 Мг/га<sup>-1</sup>, с размахом варьирования 4,71–9,46 Мг/га<sup>-1</sup> (табл. 2). Обладает высокой зимостойкостью и засухоустойчивостью.

АД 1605 (рис. 3) – фенотип колоса близкий к *S. cereale* L. (лицевая сторона колоса уже боковой). Форма куста в период кущения развалистая. Растения высокорослые (1,5 м). Соломина под колосом опушена. Положение колоса в фазу полной спелости горизонтальное. Колос веретеновидный, длинный (0,11 м), плотный, белый, неопушенный, полуостистый, ломкий. Ости прямые, короткие, белые, расположены в верхней части колоса. Колосковая чешуя промежуточной текстуры, удлинено-овальная, плечо отсутствует, не опушенная, килевой зубец заостренный. Колос с большим числом колосков (27), с большим числом зерновок (55), очень большой массой зерновок (2,9 г), большой крупности (масса 1000 зерновок 52 г) (табл. 1). Зерновка удлинённая, красная, слабо морщинистая. Выколашивается одновременно с озимой пшеницей и раньше сорта Виктор (St). Растения обладают устойчивостью к патогенам: снежной плесени (*F. nivale* Ces.), мучнистой росе (*B. graminis* f. sp. *tritici* Golovin.), желтой ржавчиной (*P. striiformis* West. f. sp. *tritici* Eriks et Henn.), стеблевой ржавчиной (*P. graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks. et Henn.). К бурой ржавчине (*P. triticea* Rob. et Desm.

f. sp. *triticea* Eriks. et Henn.) толерантны. Средняя урожайность зерна за годы изучения (2006–2012) – 7,62 Мг/га<sup>-1</sup>, с размахом варьирования 5,35–9,78 Мг/га<sup>-1</sup>. Зимостойкость выше St. По результатам конкурсного испытания в 2010 г. передан в Государственное испытание под названием Нелли. Полученные дивергентные формы вторичных гексаплоидных тритикале представляют значительный практический интерес в статусе новых сортов, а также могут быть успешно использованы в качестве исходного материала в селекции на зимостойкость, короткостебельность, продуктивность и качество зерна. В частности, формы АД805 и АД1605, представляют несомненный интерес в селекции на высокую продуктивность. Форма АД1405 – в селекции на зимостойкость и качество зерна, причем, не только тритикале, но и озимой твердой пшеницы. Необходимо отметить, что за счет высокого уровня дивергенции, созданные формы могут успешно использоваться для получения гетерозисных гибридов F<sub>1</sub>.

## Литература

1. Wilson A. Wheat and rye hybrid // Edinburgh Bot. Soc. Trans. 1876. Vol. 12. Pp. 286–288.
2. Larter E.N., Schebeski L.D., McGinnis R.C. et al. Rosner a hexaploid triticales cultivar // Canad. J. Plant. Sci. 1970. Vol. 50. № 1. Pp. 43–45.
3. Поспелова Л.С., Комаров Н.М., Соколенко Н.И. Агроэкологические аспекты отдаленной гибридизации // Отдаленная гибридизация. Современное состояние и перспективы развития. Труды Международной конференции по отдаленной гибридизации. М., 2003. С. 199–204.
4. Куркиев У.К., Куркиев К.У. Создание, изучение и перспективы использования генофонда тритикале ВНИИР // Тезисы докладов III Вавиловской международной конференции. Идеи Н.И. Вавилова в современном мире. Санкт-Петербург, 2012. С. 175.
5. Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В. и др. Пшеницы мира. Л.: Агропромиздат, 1987.
6. Махалин М.А. Межродовая гибридизация зерновых колосовых культур. М.: Наука. 1992.
7. Каталог сортов тритикале России. Ростов-на-Дону, 2003.
8. Гордей А.И., Люсиков О.М. Гетероплазматические амфидиплоиды в системе рода Тритикале (*×Triticosecale* Wittm.). // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 166. Санкт-Петербург, 2009. С. 56–65.
9. Oetter G., Tams S.H., Utz H. F. et al. Prospect for hybrids bridging in winter triticales: Heterosis and combining ability for agronomic traits European elite germplasm. // Crop Sci. 2005. Vol. 45. № 4. Pp. 1476–1482.
10. Tasm S.H., Melchinger A.E., Bauer E. Genetic similarity among European winter triticales elite germplasms assessed with SSR and pedigree data. // Plant Breed. 2005. Vol. 124. №. 3. Pp. 154–160.
11. Грабовец А.И., Фоменко М.А., Крохмаль А.В. Кадушкина В.П. Селекционно-генетические особенности создания высоко адаптивных сортов пшеницы и тритикале в условиях меняющегося климата. // Труды по прикладной

ботанике, генетике и селекции. Санкт-Петербург, 2009. С. 512–519.

12. Fischer S., Möhring J., Maurer H.P. et al. Impact of genetic divergence on the ratio of variance due to specific vs. general combining ability in winter triticales. // Crop Sci. Vol. 49. Pp. 2119–2122.

13. Fischer S., Maurer H.P., Würschum T. et al. Development of heterotic groups in Triticales. // Crop. Sci. 2010. Vol. 50. № 2. Pp. 584–590.

14. Орловская О.А., Корень Л.В., Хотылева Л.В. Оценка генетического полиморфизма образцов яровой тритикале (*×Triticosecale* Wittmack) посредством RAPD- и ISSR-маркеров // Вавиловский журнал генетики и селекции. / Генетические ресурсы пшеницы. Т. 16. № 1. 2012. С. 279–284.

15. Международный классификатор СЭВ рода *Triticum* L. Л.: ВИР, 1984.

7. Katalog sortov triticales Rossii [The catalogue of Triticales Russia]. Rostov-na-Dony [Rostov-on-Don region]. 2003. 159 p.

8. Gordei A.I., Lyusikov O.M. Geteroplazmaticheskie amfidiploidy v sisteme roda Triticales (*×Triticosecale* Wittm.) [Heteroplasmic amphidiploids in the system of genus Triticales (*×Triticosecale* Wittm.)]. Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii [Bulletin of applied botany, of genetics and plant breeding]. Vol. 166. Pp. 56–65.

9. Oetter G., Tams S.H., Uts H.F., et al. Prospect for hybrid breeding in winter triticales: Heterosis and combining ability for agronomic traits European elite germplasm. Crop Sci. 2005. Vol. 45. № 4. Pp. 1476–1482.

10. Tams S.H., Melchinger A.E., Bauer E. Genetic similarity among European winter triticales elite germplasms assessed with SSR and pedigree data. // Plant Breed. 2005. Vol. 124. № 3. Pp. 154–160.

11. Grabovets A.I., Fomenko M.A., Krokmal A.B., Kadushkina V.P. Selektionno-geneticheskie osobennosti sozdaniya vysoko adaptivnykh sortov pshenitsy i triticales v usloviyakh menayushchegosay klimata [Breeding-genetic features of creation high adaptivity cultivars of wheat and tricales in conditions of a varying climate]. Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii [Bulletin of applied botany, of genetics and plant breeding]. St-Peterburg, 2009. Pp. 512–519.

12. Fischer S., Möhring J., Maurer H.P. et al. Impact of genetic divergence on the ratio of variance due to specific vs. general combining ability in winter triticales. Crop Sci. Vol. 49. Pp. 2119–2122.

13. Fischer S., Maurer H.P., Würschum T. et al. Development of heterotic groups in Triticales. // Crop Sci. 2010. Vol. 50. № 2. Pp. 584–590.

14. Orlovskaiy O.A., Koren L.V., Khotyleva L.V. Otsenka geneticheskogo polimorfizma obraztsov ayrovoiy triticales (*×Triticosecale* Wittmak.) posredstvom RAPD- i ISSR-markeroov [Evaluation of genetic polymorphism of spring triticales accession (*×Triticosecale* Wittmack) based on RAPD and ISSR markers]. Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii [Vavilov journal of genetics and breeding]. Geneticheskie resursy pshenitsy [Genetics resource of wheat]. Vol. 16. № 1. Pp. 279–284.

15. Mezhdunarodniy klassifikator SEV roda *Triticum* L. [The international comecon list of destriptors for the genus *Triticum* L.]. Л.: ВИР, 1984. 86 p.

## References

1. Wilson A. Wheat and rye hybrid // Trans. and Proc. Bot. Soc. Edinburgh. 1876. Vol. 12. Pp. 286–288.

2. Larter E.N., Schebeski L.D., McGinnis R.C. et al. Rosner a hexahloid triticales cultivar // Canad. J. Plant. Sci. 1970. Vol. 50. № 1. Pp. 43–45.

3. Pospelova L.S., Lomarov N.M., Socolenco N.I. Agroekologicheskie aspekty otdalennoy gibridizatsii. Sovremennoe sostoyanie i perspektivy razvitiya. [Agroecology aspects intergenetic hybridization. Intergenetic hybridization. Contemporary condition and perspective of development]. Trudy Mezhdunarodnoy konferentsii po otdalennoy gibridizatsii [Bulletin of International conference of intergenetic hybridization]. Moskva [Moscow], 2003. Pp. 199–204.

4. Kurkiev U.K., Kurkiev K.U. Sozdanie, izuchenie i perspektivy ispolzovaniya genofonda triticales VNIIR [Creation, study and prospects of utilization of triticales gene pool in VIR]. Tezisy dokladov III Vavilovskoy mezhdunarodnoy konferentsii. Idei N.I. Vavilova v sovremennom mire [Abstracts III Vavilov international conference]. Sankt-Petersburg, 2012. P. 175.

5. Dorofeev V.F., Udachin H.A., Semenova L.V. i dr. Pshenitsy mira [Wheats of worlds]. Л.: Agropromizdat, 1987. 560 p.

6. Makhalin M.A. Mezhdurovaia gibridizatsiya zernoovykh kolosovykh kultur [Intergenetic hybridization of cereal crops]. Moskva: Nauka [Moscow: Nauka], 1992. 239 p.

## Информация об авторах

Градсков Сергей Матвеевич, канд. с-х наук, ст. н. с.  
Завгородний Сергей Владимирович, агроном  
Упельник Владимир Петрович, канд. биол. наук, зав. отделом

E-mail: vla-upelnik@yandex.ru

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад, им. Н.В. Цицина  
127276, Российская федерация, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4

## Information about the authors

Gradskov Sergey Matveevich, Cand. Sc., Agricult., Senior Reseacher,  
Zavgorodny Sergey Vladimirovich, agronomist  
Upelnik Vladimir Petrovich, Cand. Sc. Biol., Head of Department

E-mail: vla-upelnik@yandex.ru

Federal State Budgetary Institution for Science Main Bonatical Garden named after N.V. Tsitsin RAS  
127276, Russian Federation, Moscow, Botanicheskaya str., 4





## Памяти Наталии Владимировны Трулевич (13.12.1931–26.09.2013)

*«Ты наставник и учитель  
Аспирантов попечитель  
Ты талант и работага  
Есть в душе твоей отвага  
И в научном мире ты  
Большой достигла высоты»*

**В.И. Гостев**

26 сентября 2013 г. в Москве на 82-м году ушла из жизни Наталья Владимировна Трулевич, известный ботаник, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник отдела флоры Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук.

Наталья Владимировна родилась 13 декабря 1931 г. в Ленинграде в семье научных работников. В 1950 г. она окончила среднюю школу № 353 им. А.С. Пушкина г. Москвы, а в 1955 г. – с отличием факультет естествознания Московского государственного педагогического института им. В.И. Ленина.

Научная жизнь Наталии Владимировны была связана со Средней Азией. Будучи студенткой, она начала работать в 1954–1957 гг. на базе Тянь-Шанской высокогорной физико-географической станции Института географии АН СССР. Первые ее научные публикации посвящены изучению возрастного состава популяции высокогорных растений. После обучения в аспирантуре под руководством профессора Алексея Александровича Уранова блестяще защитила кандидатскую диссертацию по теме: «Возобновительные процессы на сухостепных пастбищах Внутреннего Тянь-Шаня». Активно принимала участие во Всесоюзных совещаниях по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий.

С 1958 г. вся ее последующая научная деятельность была связана с Главным ботаническим садом им. Н.В. Цицина РАН.

Огромный труд вложен Наталией Владимировной в создание экспозиции флоры Средней Азии, куратором которой она являлась с 1958 по 1963 гг. Под ее руководством был создан уникальный фрагмент тяньшанского ельника, были изучены приспособительные особенности растений высокогорной флоры в природе и опыте интродукции.

Основная научная деятельность Н.В. Трулевич связана с интродукцией растений природной флоры СССР. Она руководила группой кураторов ботанико-географических экспозиций ГБС РАН, а с 1988 по 2002 гг. – отделом флоры.

Работу в ботаническом саду Наталья Владимировна сочетала с интенсивной экспедиционной деятельностью. Основным районом исследований явился Внутренний Тянь-Шань. Маршруты экспедиций пролегали практически по всей стране – Западный Тянь-Шань, Джунгария, Тарбагатай, Горно-Алтайская автономная область, Карпаты, Приморский край, Камчатка, Сахалин, Курильские острова, острова залива Петра Великого, Якутия, Кольский

полуостров, Ленинградская, Тверская, Московская области. В 1970 г. Н.В. Трулевич принимала участие в работе Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Во всех экспедициях она собирала живые растения и семена для пополнения коллекционного фонда ГБС РАН.

Опыт работы по интродукции растений в ботаническом саду и основательное знание биологии видов в природе позволили Наталии Владимировне разработать новые направления в теории интродукции растений и в 1984 г. успешно защитить докторскую диссертацию «Эколого-фитоценоотические основы интродукции растений природной флоры СССР». Ею было сформулировано понятие интродукционной устойчивости растений как интегральный показатель биологического состояния растений в новых условиях существования. Значительное внимание Н.В. Трулевич обращала на разработку стратегии сохранения редких и исчезающих видов растений в культуре и природе.

Наталья Владимировна была членом Ученого совета ГБС РАН, членом двух специализированных советов – ГБС РАН и ТСХА, членом экспертного совета ВАК по биологическим наукам.

Н.В. Трулевич опубликовано более 130 научных работ по популяционной биологии и интродукции растений, охране редких видов растений. Ее монография «Эколого-фитоценоотические основы интродукции растений» стала настольной книгой для ботаников, занимающихся интродукцией растений.

Наталья Владимировна внесла огромный вклад в подготовку квалифицированных специалистов для ботанической науки России. В ботанических учреждениях нашей страны работают ее ученики – доктора и кандидаты наук.

Мы вспоминаем Наталию Владимировну Трулевич как доброго, скромного, очень интеллигентного и преданного науке человека.

*к.б.н., зам. директора ГБС РАН А.Н. Швецов,  
д.б.н., гл.н.с. Л.С. Плотникова,  
к.б.н., ст.н.с. Р.З. Саодатова,  
к.б.н., ст.н.с. В.Г. Шатко,  
д.б.н. Н.Д. Кожеевникова,  
д.б.н., проф., Н.С. Данилова,  
к.б.н. С.З. Борисова*

## ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ СТАТЕЙ

1. При направлении материалов для публикации в журнале необходимо заполнить карточку «Сведения об авторе» (на русском и английском языках). Пример. Адрес регистрации: 111222, Москва, ул. генерала Авдеева, дом 2, корпус 4, квартира 444. 111222, Moscow, street of General Avdeeva, the house 2, building 4, apartment 444.

### СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ

Фамилия \_\_\_\_\_

Имя \_\_\_\_\_

Отчество \_\_\_\_\_

Дата и место рождения \_\_\_\_\_

Адрес регистрации (прописки) по паспорту с указанием почтового индекса \_\_\_\_\_

Адрес фактического проживания с указанием почтового индекса \_\_\_\_\_

Контактная информация (домашний, служебный и мобильный телефоны, электронный адрес) \_\_\_\_\_

Название организации (место работы (учебы)) вместе с ведомством, к которому она принадлежит, занимаемая должность, адрес организации с указанием почтового индекса \_\_\_\_\_

Ученая степень и звание (№ диплома, аттестата, кем и когда выдан) \_\_\_\_\_

2. Объем статьи не должен превышать 20 страниц машинописного текста. Текст необходимо набирать в редакторе Word шрифтом № 12, Times New Roman; текст не форматируется, т.е. не имеет табуляций, колонок и т.д. Статьи должны быть свободны от сложных и громоздких предложений, математических формул и особенно формульных таблиц, а также промежуточных математических выкладок. Нумеровать следует только те схемы и формулы, на которые есть ссылка в последующем изложении. Все сокращения и условные обозначения в схемах и формулах следует расшифровать, размерности физических величин давать в СИ, названия иностранных фирм и приборов – в транскрипции первоисточника с указанием страны.

3. Отдельным файлом должны быть присланы аннотация и ключевые слова на русском и английском языках. В аннотации полностью должна быть раскрыта содержательная сторона публикации и полученные результаты (выводы). Аннотация должна иметь объем от 100 до 250 слов. После аннотации дается перечень ключевых слов – от 5 до 10.

4. Список использованной литературы (лишь необходимой и органически связанной со статьей) составляется в порядке упоминания и дается в конце статьи. Ссылки на литературу в тексте отмечаются порядковыми цифрами в квадратных скобках, а именно: [1, 2]. Желательно, чтобы список литературы содержал не менее 10–12 источников, в том числе как минимум – 3 зарубежные публикации (желательно из трех стран) в данной области за последние 5–10 лет. Список литературы представляется на русском, английском языках и латинице (романским алфавитом). Вначале дается список литературы на русском языке, имеющийся в нем зарубежные публикации – на языке оригинала. Затем приводится список литературы в романском алфавите, который озаглавляется References и является комбинацией англоязычной [перевод источника информации на английский язык дается в квадратных скобках] и транслитерированной частей русскоязычных ссылок. В конце статьи приводится название статьи, фамилия, имя, отчество автора (ов), ученая степень, ученое звание, должность и место работы, электронный адрес хотя бы одного из авторов для связи и точный почтовый адрес организации (место работы автора) на русском и английском языках, при этом название улицы дается транслитерацией. Список литературы следует оформлять в соответствии с Международными стандартами:

## ПРАВИЛА РЕЦЕНЗИРОВАНИЯ СТАТЕЙ

Любая статья, поступающая в редакцию журнала, независимо от личности автора (ов) направляется рецензенту, крупному специалисту в данной области.

Статья рецензенту передается безличностно, т.е. без указания фамилии автора (ов), места работы, занимаемой должности и контактной информации (адреса, телефона и E-mail адреса).

Рецензент на основе ознакомления с текстом статьи обязан в разумный срок подготовить и в письменной форме передать в редакцию рецензию, в обязательном порядке содержащую оценку актуальности рассмотренной темы, указать на степень обоснованности положений, выводов и заключения, изложенных в статье, их достоверность и повизну. В конце рецензии рецензент должен дать заключение о целесообразности или нецелесообразности публикации статьи.

При получении от рецензента отрицательной рецензии статья передается другому рецензенту. Второму рецензенту не сообщается о том, что статья была направлена рецензенту, и что от него поступил отрицательный отзыв. При отрицательном результате повторного рецензирования статья снимается с рассмотрения и об этом сообщается автору (ам).

Автору (ам) редакция направляет копии рецензии без указания личности рецензента.

В исключительных случаях, по решению редакционной коллегии, при получении от двух рецензентов отрицательного отзыва, статья может быть опубликована. Такими исключительными случаями являются: предвзятое отношение рецензентов к рассмотренному в статье новому направлению научного нововведения; несогласие и непризнание рецензентами установленных автором фактов на основе изучения и анализа экспериментальных данных, результатов научно-исследовательских, опытно-конструкторских и других работ, выполненных на основании и в рамках Национальных и государственных программ и принятых заказчиком; архивных и археологических изысканий, при условии предоставления автором документальных доказательств и т.д.