

ГЕНОТИПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГИГАНТСКИХ БОРЩЕВИКОВ НА ТЕРРИТОРИИ ВИТЕБСКОЙ ОБЛАСТИ (НА ОСНОВАНИИ ДАННЫХ АНАЛИЗА IGS-ЛОКУСА)

С.В. Пантелеев*, П.С. Кирьянов*, Л.М. Мержвинский**,
П.Ю. Колмаков**, Ю.И. Высоцкий**, Г.Г. Пирханов**,
А.Ю. Леонов**, В.В. Василевич**, О.Ю. Баранов*

*Государственное научное учреждение «Институт леса НАН Беларуси»

**Учреждение образования «Витебский государственный университет
имени П.М. Машерова»

В настоящее время в природных условиях республики встречаются два аборигенных вида: борщевик сибирский (*H. sibiricum* L.) и борщевик обыкновенный (*H. spondylium* L.). Однако известно, что в Беларуси с середины 50-х годов XX века и на протяжении более 20 лет были подвержены интродукции более 10 видов борщевиков, включая *H. sosnowskyi*. Поэтому предположительно на территории страны расселены также борщевик Мантегаци (*H. mantegazzianum* Somm. et Levier.), борщевик Лемана (*H. lehmannianum* Bunge.), борщевик шероховато-окаймленный (*H. trachyloma* Fisch. et Mey) и борщевик персидский (*H. persicum* Desf.). При этом достоверные данные по распространению инвазивных видов *Heracleum* spp. и их гибридов отсутствуют. В связи с вышесказанным актуальным является изучение генотипических особенностей группы «гигантских борщевиков» на территории Беларуси.

Цель исследования – выявить особенности генетической структуры гигантских борщевиков в пределах Витебской области.

Материал и методы. Материалом послужили живые вегетативные органы гигантских борщевиков, собранные в Витебской области Республики Беларусь. Для выявления молекулярно-генетических различий среди изученных образцов борщевиков были использованы два типа подходов: а) анализ большого числа некодирующих локусов, дисперсно расположенных в ядерном геноме, характеризующихся низким аллельным полиморфизмом; б) анализ отдельных локусов, характеризующихся большим аллельным полиморфизмом. Степень генетической дифференциации рассчитывалась на основании усреднения значений, полученных для отдельных локусов, что отражает общую тенденцию в формировании отличий между их геномами. В качестве маркеров были использованы RAPD-локусы, аллельный полиморфизм которых описывается в виде диаллельной системы (доминантного аллеля «1» и рецессивного «0»). Полученные в ходе ПЦР ампликоны локусов IGS исследуемых растений были секвенированы с применением Applied Biosystems 3500 Genetic Analyzer (Thermo Fisher Scientific, США) согласно общепринятым методикам. Видовая идентификация осуществлялась в международном геномном банке Национального центра биотехнологической информации (NCBI, США).

Результаты и их обсуждение. Проведенное исследование двух регионов межгенного спейсера, примыкающих к генам 18S (обозначен как 18S-IGS) и к 28S (обозначен как 28S-IGS) рНК, позволило выявить несколько вариантов генотипов среди изученных образцов *Heracleum* spp. Отличительными характеристиками идентифицированных генотипов являлись различия как в структуре нуклеотидных последовательностей, так и специфика получаемых электрофоретических профилей, содержащих гомоморфные и гетероморфные спектры. Для выявления степени генетического полиморфизма применялся метод RAPD маркирования. Дендрограммы, построенные по методу полной связи, показали высокую степень генетической гетерогенности образцов. Выделены кластеры по межвидовой изменчивости.

Эксперимент по молекулярной идентификации принадлежности образцов к определенному таксону проводился на основе анализа канонических регионов рДНК: ITS и IGS. Только по межгенному спейсеру IGS (фрагмент ETS региона) исследуемые образцы гигантских борщевиков достоверно различимы. На основе анализа межгенного спейсера IGS ряд образцов был идентифицирован как вид. Анализ других образцов показал наличие альтернативной последовательности, что говорит о гибридизации. Проведенный в международных генетических базах данных анализ принадлежности вариантов I и II к тому или иному виду *Heracleum* продемонстрировал, что наибольший уровень сходства установлен с *H. freynianum* (NCBI MG772794.1) – 100%, с *H. lehmannianum* (NCBI MG772793.1) – 99,46%, с *H. afghanicum* (NCBI MG772792.1) – 99,46%, с *H. mantegazzianum* (NCBI FJ807509.1) – 99,46%. Однако следует отметить, что сравнительный анализ в базах данных (вследствие отсутствия полной информации для 18S-IGS) производился в относительно консервативной проксимальной (по отношению к гену 18S рНК) части 18S-IGS локуса (координаты 1–368 н.о., или 76% от величины последовательности), что может указывать только на их определенную родственность, но ни в коем случае не свидетельствует об идентичности с ними.

Заключение. Гигантские борщевики являются генетически и экологически пластичными, хорошо создающими гибриды биологическими объектами, имеющими большое значение как инвазивные виды чужеродной флоры. Их генетическая гетерогенность отражается в особенностях морфологии и экологии образовавшихся популяций гигантских борщевиков и способствует быстрому расширению инвазий.

Ключевые слова: гигантские борщевики, инвазивные виды, молекулярная идентификация, генотип, RAPD диагностика, секвенирование, межгенный спейсер.

GENOTYPE FEATURES OF GIGANTIC HOGWEED ON THE TERRITORY OF VITEBSK REGION (BASED ON IGS-LOCUS ANALYSIS DATA)

S.V. Panteleyev*, P.S. Kiryanov*, L.M. Merzhvinski**,
P.Yu. Kolmakov**, Yu.I. Vysotski**, G.G. Pirkhanov**,
A.Yu. Leonov**, V.V. Vasilevich**, O.Yu. Baranov*

*State Scientific Establishment "Institute of Forest of the NASc of Belarus"

**Education Establishment "Vitebsk State P.M. Masherov University"

At present there are two aborigine species of hogweed in the natural conditions of the Republic: *H. sibiricum* L. and *H. sphondylium* L. However, since the late 1950-ies for more than 20 years more than 10 species of hogweed were known to be introduced in Belarus, including *H. sosnowskyi*. That is why *H. mantegazzianum* Somm. et Levier, *H. lehmannianum* Bunge.), *H. trachyloma* Fisch. et Mey and *H. persicum* Desf. are supposed to populate the territory of the country. At the same time, there are no reliable data on the distribution of invasive species of *Heracleum* spp. and their hybrids. The upper mentioned makes it possible to conclude that a study of genotype features of the group of gigantic hogweed on the territory of Belarus is current.

The research purpose is to identify features of the genetic structure of gigantic hogweed within the limits of Vitebsk Region.

Material and methods. The material was live vegetative organs of gigantic hogweed which were collected in Vitebsk Region of the Republic of Belarus. To find out molecular-genetic differences among the studied samples of hogweed two types of approaches were used: a) an analysis of a big number of non-coding locuses which are dispersed in the nuclear genome and characterized by low allelic polymorphism; b) an analysis of some locuses which are characterized by big allelic polymorphism. The degree of genetic differentiation was estimated on the basis of the average values obtained for individual locuses, which reflects the general tendency in the formation of differences among their genomes. RAPD locuses were used as markers, allelic polymorphism of which is described as a diallelic system (the dominant allele "1" and the recessive "0"). The obtained in the course of PCR amplicones of locuses IGS of the studied plants were sequenced using Applied Biosystems 3500 Genetic Analyzer (Thermo Fisher Scientific, the USA) according to generally accepted methods. The species identification was made in the International Gene Bank of the National Center for Biotechnological Information (NCBI, the USA).

Findings and their discussion. The study of two regions of transgenic spacer which join genes 185 (indicated as 185-IGS) and 285 (indicated as 285-IGS) of RNA made it possible to find out several variants of genotypes among the studied samples of *Heracleum* spp. The outstanding characteristics of the identified genotypes were the differences both in the structure of nucleotide sequences and the specificity of the obtained electrophoresis profiles which contained homomorphic and heteromorphic spectrums. To identify the degree of genetic polymorphism RAPD marking method was used. Dendrograms built according to the method of complete link demonstrated a high degree of genetic heterogeneity of the samples. Cross-species changeability clusters were found out.

The experiment of molecular identification of sample attribution to a certain taxon was based on the analysis of canonic regions of pDNA: ITS and IGS. The samples of gigantic hogweed reliably differed only according to transgene spacer IGS (fragment ETS region). Based on the analysis of transgene spacer IGS a number of samples were identified as a species. The analysis of other samples showed the presence of an alternative sequence, which means hybridization. The analysis of the attribution of variants I and II to this or that *Heracleum* species which was conducted in international genetic data bases showed that the greatest likeness was identified with *H. freynianum* (NCBI MG772794.1) – 100%, with *H. lehmannianum* (NCBI MG772793.1) – 99,46%, with *H. afghanicum* (NCBI MG772792.1) – 99,46%, with *H. mantegazzianum* (NCBI FJ807509.1) – 99,46%. However, it should be mentioned that the comparative analysis in data bases (due to the lack of complete information for 185-IGS) was conducted only in rather conservative proximal (in relation to gene 185 pRNA) part of 185-IGS locus (coordinates 1–368 n.o., or 76% of the value of the sequence), which can indicate only their certain relations but in no case their identity.

Conclusion. Gigantic hogweed is genetically and ecologically plastic; they are biological objects which create hybrids easily; they are significant as invasive species of alien flora. Their genetic heterogeneity is reflected in the features of morphology and ecology of the shaped populations of gigantic hogweed and promotes quick spread of invasions.

Key words: gigantic hogweed, invasive species, molecular identification, genotype, RAPD diagnostics, sequencing, transgene spacer.

В настоящее время распространение чужеродных инвазивных видов (IAS) является глобальной проблемой. Инвазии неаборигенных организмов нередко наносят экологический ущерб биоразнообразию и приводят к экономическим потерям для народного хозяйства [1].

В связи с этим одна из актуальных проблем – расселение растений-агрессоров. Для нашей республики, а также ряда европейских государств (Германия, Чехия, Норвегия, Швеция, Эстония и др.) одним из таких «захватчиков» являются виды из рода *Heracleum* – борщевик [2–4].

Данный род насчитывает около 70 видов, имеющих широкий ареал в Евразии (в основном Восточная Азия, горные области Южной Европы и Кавказ) и Северной Америке (от Калифорнии и южной Мексики до северной Каролины). На территории стран бывшего СССР в природных условиях отмечаются 39 видов, большинство из которых произрастает на Кавказе [5; 6].

Широкое распространение в Европе борщевик получил за счет интродукции группы «гигантских» представителей рода и их культивирования как силосной культуры, что постепенно привело к их вселению и в дикую природу [4; 7; 8].

Согласно систематике рода к группе «гигантских борщевиков» относят представителей секции *Pubescentia* Manden., достигающих в высоту более 2 м (около 10 видов) [5; 9]. Крупные размеры вегетативных и генеративных органов (диаметр листьев и соцветий до 80 см), особенности жизненного цикла (раннее прорастание и цветение) и семенная эффективность этой группы растений представляют серьезную угрозу для развития местной светолюбивой флоры. К тому же виды данной секции содержат фуранокумарины, вызывающие фитофотодерматит у людей и животных [10–12].

Правда, согласно литературным данным между многими видами борщевиков отсутствует явная морфологическая дифференциация и отмечается наличие промежуточных форм (включая группу «гигантских борщевиков»), что в значительной степени усложняет их систематику [13–15]. Ряд авторов указывает на образование спонтанных гибридов в пределах рода при отсутствии изоляции в природных условиях [16], что также было подтверждено экспериментально [17] и с использованием данных молекулярно-генетического анализа [18]. В связи с этим некоторые исследователи предполагают, что широко распространенный в Европе борщевик Сосновского (*H. sosnowskyi* Manden.) также представлен комплексом видов и форм, а систематика этого вида условна [16].

В настоящее время в природных условиях республики встречаются два аборигенных вида: борщевик сибирский (*H. sibiricum* L.) и борщевик обыкновенный (*H. sphondylium* L.). Однако известно, что в Беларуси с середины 50-х годов XX века и на протяжении более 20 лет были подвержены интродукции более 10 видов борщевиков, включая *H. sosnowskyi* [8]. Поэтому предположительно на территории страны расселены также борщевик Мантегацци (*H. mantegazzianum* Somm. et Levier.), борщевик Лемана (*H. lehmannianum* Bunge.), борщевик шероховато-окаймленный (*H. trachyloma* Fisch. et Mey) и борщевик персидский (*H. persicum* Desf.) [6]. В то же время достоверные данные по распространенности инвазивных видов *Heracleum* spp. и их гибридов отсутствуют.

В Беларуси Советом Министров РБ утвержден «План действий по предотвращению и минимизации ущерба от распространения вредоносного чужеродного вида растения – борщевика Сосновского», согласно которому создаются базы данных по распространению «гигантских борщевиков» на территории страны. По данным картирования наиболее подвержены экспансии Минская и Витебская области, однако к стремительному распространению предрасположены и другие регионы страны [6].

В связи с вышесказанным с целью получения более достоверных данных о видовом составе и возможных гибридах видов рода *Heracleum* актуальным является изучение генотипических особенностей группы «гигантских борщевиков» на территории Беларуси.

Материал и методы. Экспериментальный материал для проведения молекулярно-генетического исследования был представлен вегетативными органами борщевиков, собранных в разных физико-географических районах Белорусского Поозерья Витебской области Республики Беларусь в 2019 году. Среди образцов были типичные виды борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.), сходные по анатомо-морфологическому описанию, объединенные в группы Н6, Н12, Н22, Н29, Н38. Также проанализированы образцы растений, которые отличались по своим морфологическим характеристикам. Во время отбора экспериментального материала образец Н9 отличался от типичной формы борщевика Сосновского более заостренными листьями с глубоким рассечением и светло-зеленой окраской, влагалища листовых пластинок данного растения увеличены (рис. 1А). Отличительными

чертами борщевика Н10 стало наличие антоциановой окраски листовых черешков и осевого стебля, сильнорассеченных прикорневых листьев темно-зеленого цвета с голубым отливом (рис. 1Б). Образец Н25 являлся многоствольным поликарпическим растением с крапчатым стеблем (рис. 1В). Борщевик под номером Н32 имел множество генеративных побегов и антоциановую окраску нижней части стебля (рис. 1Г).



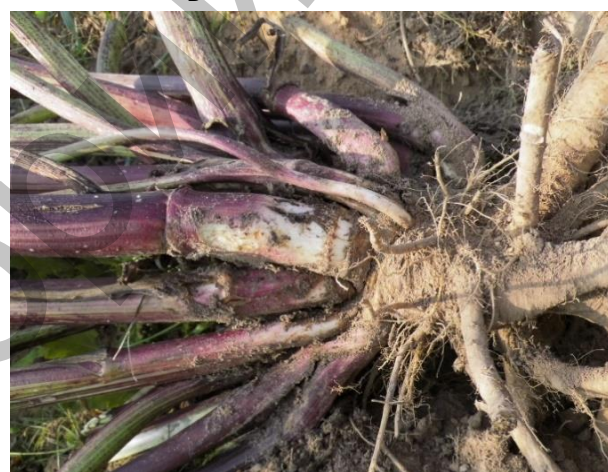
А



Б



В



Г

Рис. 1. Внешний вид гигантских борщевиков, имеющих анатомо-морфологические особенности:
А – образец Н9, Б – образец Н10, В – образец Н25, Г – образец Н32

Для выявления молекулярно-генетических различий среди изученных образцов борщевиков были использованы два типа подходов: а) анализ большого числа некодирующих локусов, дисперсно расположенных в ядерном геноме, характеризующихся низким аллельным полиморфизмом. Степень генетической дифференциации рассчитывалась на основании усреднения значений, полученных для отдельных локусов, что отражает общую тенденцию в формировании отличий между их геномами. В качестве маркеров были использованы RAPD-локусы, аллельный полиморфизм которых описывается в виде диаллельной системы (доминантного аллеля «1» и рецессивного «0»). Для получения достоверных результатов RAPD-анализа в ходе исследований выполнялись следующие требования: использование только яркоокрашенных специфических фракций, трехкратная повторность амплификации каждого образца, предварительный анализ препаратов суммарной ДНК на отсутствие грибной и бактериальной инфекции с помощью универсальных праймеров. Перечень примененных олигонуклеотидных праймеров, условия ПЦР-амплификации и перечень выявляемых локусов подробно описаны в ранее проведенных исследованиях [19; 20]; б) анализ отдельных локусов, характеризующихся большим аллельным полиморфизмом. В качестве маркеров были использованы EST-локусы, локализованные в рДНК регионе. рДНК представляет собой область, сформированную тандемно

повторяющимися копиями рибосомальных оперонов, состоящих из генов рРНК, разделенных межгенными спейсерами. Для амплификации IGS региона были выбраны праймеры LR12R, invSR1R, описанные в [21].

Полученные в ходе ПЦР ампликоны локусов IGS исследуемых растений были секвенированы с применением Applied Biosystems 3500 Genetic Analyzer (Thermo Fisher Scientific, США) согласно общепринятым методикам [22]. Видовая идентификация осуществлялась в международном геномном банке Национального центра биотехнологической информации (NCBI, США) [23].

Проведение видовой идентификации анализируемого материала борщевиков с помощью RAPD-анализа может быть выполнено лишь на основании сопоставления получаемых молекулярно-генетических профилей с образцами с установленным таксономическим описанием (референсы) и расчета уровня их подобия. Как правило, для большинства покрытосеменных растений усредненный уровень внутривидовых различий по рандомизированному набору (включая мономорфные и полиморфные) RAPD-маркеров не должен превышать 5%. При отсутствии референсных генотипов изучаемые образцы могут быть классифицированы и объединены в группы по степени их генетических различий без указания их таксономической принадлежности.

Видовая идентификация с использованием EST-маркеров также выполняется на основании результатов сопоставления генетических данных – путем выравнивания нуклеотидных последовательностей диагностируемых локусов образцов. В большинстве случаев уровень внутривидового разнообразия у покрытосеменных растений по локусам рДНК не должен превышать 1% для генов рРНК и 2% для транскрибируемых межгенных спейсеров. Проведенный предварительный анализ нуклеотидных последовательностей *Heracleum* spp., представленных в международных генетических базах данных (NCBI, EMBL и DDBJ), показал, что различия по генам рРНК, а также внутренним транскрибируемым спейсерам ITS1 и ITS2 являются незначительными и зачастую представлены отдельными SNP, что сопряжено с высокой вероятностью получения ложных таксономических данных при использовании данных локусов в качестве баркодинговых маркеров. В то же время межгенный спейсер IGS, разделяющий рибосомальные опероны, характеризовался множественными дискретными межвидовыми различиями, что и обусловило его выбор в качестве диагностического локуса. Однако среди широкого спектра представленных видов *Heracleum* в базах данных отсутствовали референсные нуклеотидные последовательности для борщевика Сосновского, что, в свою очередь, делало невозможным установление и верификацию таксономической принадлежности к нему изученных образцов с использованием ДНК-маркеров.

Результаты и их обсуждение. Проведенное исследование двух регионов межгенного спейсера, примыкающих к генам 18S (обозначен как 18S-IGS) и к 28S (обозначен как 28S-IGS) РНК, позволило выявить несколько вариантов генотипов среди изученных образцов *Heracleum* spp. Отличительными характеристиками идентифицированных генотипов являлись различия как в структуре нуклеотидных последовательностей, так и специфика получаемых электрофоретических профилей, содержащих гомоморфные и гетероморфные спектры (рис. 2).

Смешанный характер данных секвенирования в случае гетероморфных спектров может быть обусловлен несколькими причинами: а) данные генотипы представляют собой результат интрогрессивной гибридизации или интерградации между генетически удаленными внутривидовыми формами, при этом вариация количественных соотношений в представленности альтернативных аллельных вариантов у разных генотипов может быть связана со статусом гибридности – F₁ или гибриды, получаемые в ходе возвратных скрещиваний. Кроме того, исходя из литературных данных о локализации у растительных организмов кластеров рДНК в нескольких негомологичных хромосомах, выявляемые последовательности могут отражать гетерогенность как между аллельными, так и неаллельными локусами; б) смешанные данные обусловлены дифференциальной *in vivo* амплификацией регионов рДНК негомологичных хромосом у разных индивидов и, как следствие, наличием смешанного пула рДНК, содержащей экстрахромосомные структуры, представляющие собой основную фракцию, используемую в качестве матрицы в ходе полимеразной цепной реакции. В то же время данная особенность также может выступать в качестве молекулярного маркера, определяющего наследственные различия между диагностируемыми растениями.

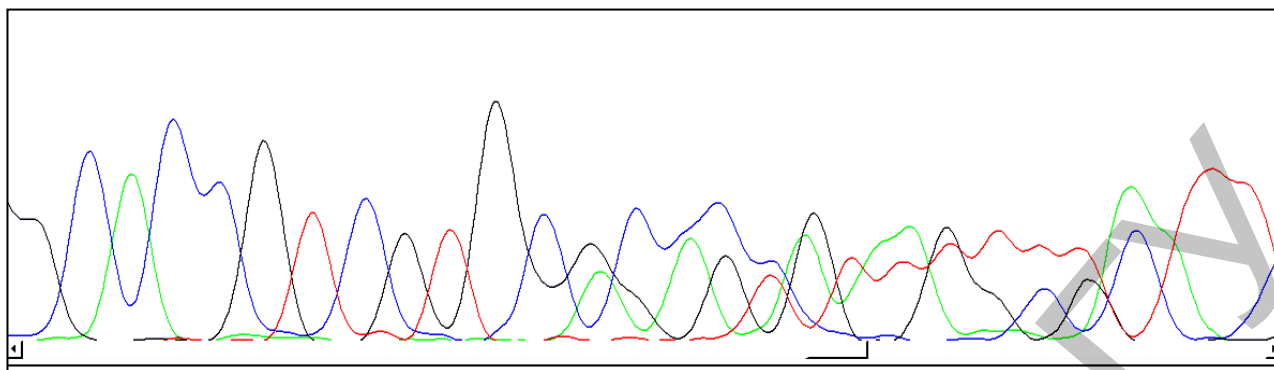


Рис. 2. Фрагмент гетероморфного електрофоретического спектра по локусу 28S-IGS (образец H32)

Проведенный сравнительный анализ по локусу 18S-IGS показал, что идентичные гомоморфные спектры были характерны для групп H22, H29 и H38, имеющих морфологические признаки, сходные с *H. sosnowskyi*. Гетероморфные спектры были получены как для отличающихся от *H. sosnowskyi* морфотипов (H9, H10 и H32), так и сходных с ним (H6 и H12). В то же время отличительной особенностью H6-H12 от H9-H10 явилось равное (1:1) долевое участие альтернативных последовательностей в электрофоретическом спектре. В профилях H9-H10 преобладала (2:1 и 3:1 соответственно) последовательность, характерная для H22-H29-H38.

Анализ нуклеотидной структуры всех вариантов гетероморфных спектров по локусу 18S-IGS показал, что они представляют собой различные сочетания двух типов последовательностей (обозначенных как «I» (NCBI GenBank MT478665) и «II» (NCBI GenBank MT478666), которые по отдельности представлены у H22 (в т.ч. H29, H38) и H25 соответственно. Генетический полиморфизм идентифицированных аллельных вариантов (в изученном регионе 18S-IGS) был связан с нуклеотидными замещениями, общий уровень которых составил 5/481 н.о., или 1% в относительном исчислении. При этом все отличия были локализованы в дистальной (по отношению к гену 18S рНК) части 18S-IGS локуса (рис. 3).

Проведенный в международных генетических базах данных анализ принадлежности вариантов I и II к тому или иному виду *Heracleum* продемонстрировал, что наибольший уровень сходства установлен с *H. freynianum* (NCBI MG772794.1) – 100%, с *H. lehmannianum* (NCBI MG772793.1) – 99,46%, с *H. afghanicum* (NCBI MG772792.1) – 99,46%, с *H. mantegazzianum* (NCBI FJ807509.1) – 99,46%.

Однако следует отметить, что сравнительный анализ в базах данных (вследствие отсутствия полной информации для 18S-IGS) производился в относительно консервативной проксимальной (по отношению к гену 18S рНК) части 18S-IGS локуса (координаты 1-368 н.о., или 76% от величины последовательности), что может указывать только на их определенную родственность, но ни в коем случае не свидетельствует об идентичности с ними.

Сходные результаты, как и ожидалось, были получены и по локусу 28S-IGS, входящему в состав межгенного спейсера, разделяющего рибосомальные опероны. Общее число выявленных вариантов нуклеотидных последовательностей составило два, как и в случае с 18S-IGS, гомоморфные спектры по аллелю I были выявлены для H22, H29 и H38, по аллелю II – для H25.

Оставшиеся морфотипы борщевиков были представлены разнотипными смешанными спектрами. Отличительной чертой нуклеотидного полиморфизма аллелей локуса 28S-IGS от 18S-IGS стало наличие большего числа (в абсолютном и относительном исчислении) альтернативных вариантов.

Данное явление может быть объяснено с позиции структурно-функциональной организации межгенного спейсера IGS. Спейсер состоит из последовательно расположенных следующих регионов (по направлению 28S→18S): TTS (область терминации транскрипции), NTS (нетранскрибируемый спейсер), AT-R (AT-насыщенная область), TIS (область инициации транскрипции) и ETS (внешний транскрибируемый спейсер). При этом локус 18S-IGS включает в основном в своем составе ETS, а 28S-IGS – TTS и NTS.

Таким образом, области, имеющие функциональное значение TTS и ETS, находятся под действием стабилизирующего отбора и характеризуются определенным уровнем консерватизма, а изменчивость нетранскрибируемого спейсера NTS носит нейтральный характер, и вследствие этого данный регион является более мутабельным.

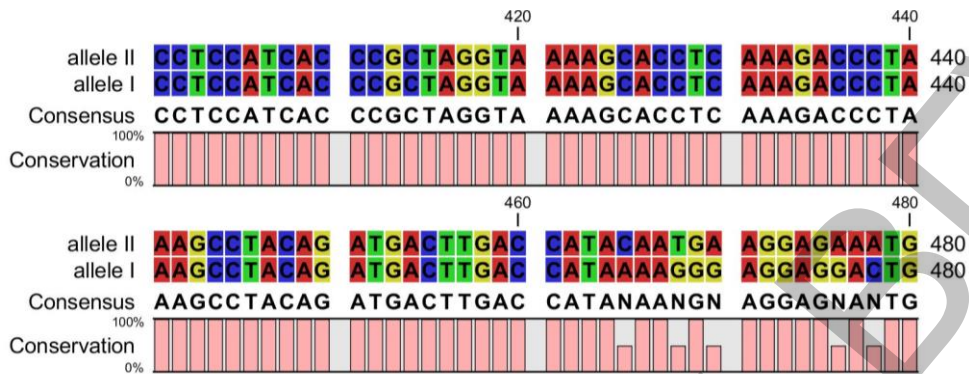


Рис. 3. Выравнивание идентифицированных вариантов нуклеотидных последовательностей локуса 18S-IGS *Heracleum* spp. (фрагмент)

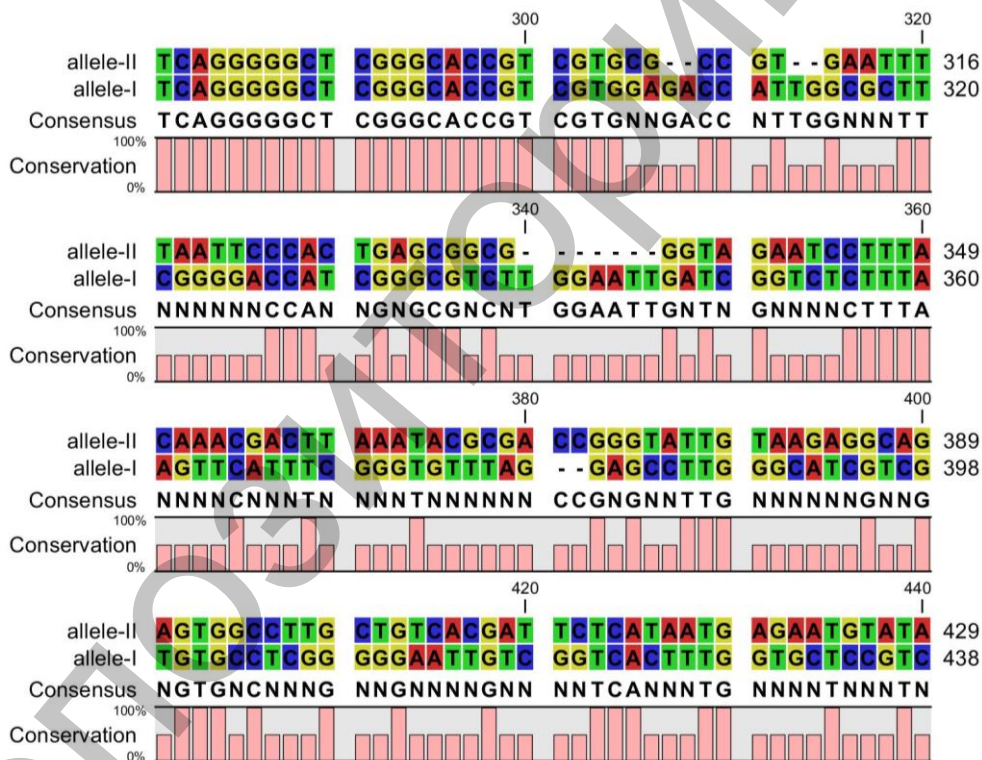


Рис. 4. Выравнивание идентифицированных вариантов нуклеотидных последовательностей локуса 28S-IGS *Heracleum* spp. (фрагмент)

Выполнение видовой идентификации образцов борщевиков на основании сравнительного анализа данных, полученных по локусу 28S-IGS, в международных базах данных оказалось невозможным, что связано с отсутствием соответствующих референсных последовательностей.

В то же время выравнивание нуклеотидных последовательностей альтернативных аллелей I и II локуса 28S-IGS показало, что проксимальная (по отношению к 28S) часть, содержащая концевой фрагмент гена 28S и TTS-регион (координаты 1–304 н.о.), являлась консервативной, а дистальная характеризовалась высоким уровнем генетических различий (рис. 4).

Как видно из рис. 4, нуклеотидные различия были связаны как с замещениями, так и делеция-ми/инсерциями. Относительный уровень различий между аллельными вариантами составил $\approx 26\%$. Кроме того, в составе локуса 28S-IGS было выявлено наличие дублированных регионов размером 108 нуклеотидов каждый, представляющих собой участок гена 28S РНК (координаты 49–156 н.о. и 306–413 н.о.).

Дополнительное изучение образцов с помощью RAPD-маркеров показало высокий уровень гетерогенности – уровень генетических различий для полиморфных локусов мог составлять до 60% между отдельными генотипами, что указывает на широкий спектр представленных комбинаций в ядерном геноме.

В то же время доминантный характер проявления аллельных вариантов не позволяет производить точный количественный анализ в случае гибридных генотипов.

Заключение. Гигантские борщевики являются генетически и экологически пластичными, хорошо создающими гибриды биологическими объектами, что расширяет инвазивный потенциал этих чужеродных растений. Их генетическая гетерогенность имеет свое отражение в особенностях морфологии и экологии образовавшихся популяций гигантских борщевиков и способствует быстрому расширению инвазий.

ЛИТЕРАТУРА

- Семенченко, В. Проблема чужеродных видов в фауне и флоре Беларуси / В. Семенченко, А. Пугачевский // Наука и инновации. – 2006. – № 10(44). – С. 15–20.
- Черная книга флоры Беларуси: чужеродные вредоносные растения / Д.В. Дубовик [и др.]; под общ. ред. В.И. Парфенова, А.В. Пугачевского; Нац. акад. наук Беларуси, Ин-т эксперим. ботаники им. В.Ф. Купревича. – Минск: Беларус. навука, 2020. – 407 с.
- Thiele, J. Invasion patterns of *Heracleum mantegazzianum* in Germany on the regional and landscape scales / J. Thiele, A. Otte // Journal for Nature Conservation. – 2008. – Vol. 16, iss. 2. – P. 61–71.
- The giant hogweed best practice manual guidelines for the management and control of invasive weeds in Europe / O. Booy [et al.]. – Nørsholm: Center for Skov, Landskab og Planlægning / Københavns Universitet, 2005. – 45 p.
- Манденова, И.П. Кавказские виды рода *Heracleum* / И.П. Манденова. – Тбилиси, 1950. – 104 с.
- Ламан, Н.А. Гигантские борщевики – опасные инвазивные виды для природных комплексов и населения Беларуси / Н.А. Ламан, В.Н. Прохоров, О.М. Масловский; «Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича» НАН Б. – Минск, 2009. – 40 с.
- Сациперова, И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения: перспективы использования в народном хозяйстве / И.Ф. Сациперова. – Л.: Наука, 1984. – 218 с.
- Интродукция борщевиков в Белоруссии / М.А. Кудинов [и др.]. – Минск: Наука и техника, 1980. – 200 с.
- Манденова, И.П. Род *Heracleum* L. / И.П. Манденова // Флора СССР / под гл. ред. акад. В.Л. Комарова. – М., 1951. – Т. 17. – С. 223–259.
- Шумова, Э.М. Изучение онтогенетического морфогенеза борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) и борщевика Мантегацци (*Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev.) в связи с введением в культуру: дис. ... канд. биол. наук: 21.03.2008 / Э.М. Шумова. – М., 1970. – 15 с.
- Шумова, Э.М. Морфология главного побега борщевика Мантегацци (*Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev.) в ювенильный период / Э.М. Шумова // Доклады ТСХА. – 1972. – Вып. 180, ч. 2. – С. 235–242.
- Штейнберг, М.А. Фотодерматозы / М.А. Штейнберг. – М.: Медгиз, 1958. – 131 с.
- Цвелёв, Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России: (Ленинградская, Псковская и Новгородская области) / Н.Н. Цвелёв // Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова РАН. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. гос. хим.-фармацевт. акад., 2000. – 784 с.
- Пименов, М.Г. Зонтичные (Umbelliferae) России / М.Г. Пименов, Т.А. Остроумова. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 477 с.
- Jahodova, Š. Taxonomy, identification, genetic relationships and distribution of large *Heracleum* species in Europe / Š. Jahodova [et al.] // CAB International. – Wallingford, 2007. – P. 1–19.
- Расселение и натурализация инвазивного вида *Heracleum sosnowskyi* Manden. (ariaceae) в Сибири / А.Л. Эбель [и др.] // Экология и география растений и растительных сообществ: материалы IV Междунар. науч. конф., Екатеринбург, 16–19 апр. 2018 г. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та; Гуманитар. ун-т. – 2018. – С. 1065–1070.
- Stewart, F. An experimental study of hybridization between *Heracleum mantegazzianum* Somm. & Levier and *H. sphondylium* L. subsp. *sphondylium* (Umbelliferae) / F. Stewart, J. Grace // Watsonia. – 1984. – Vol. 15. – P. 73–83.
- Ecology & management of giant horweed (*Heracleum mantegazzianum*) / P. Pyšek [et al.] // CAB International. – 2007. – P. 13–16.
- Выявление полиморфизма борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) с помощью RAPD, ISSR, REMAP / А.И. Соловьева [и др.] // Биология растений и биотехнология. – Белая Церковь, 2011. – С. 64.
- Экстракция ДНК и выявление генетического полиморфизма чужеродных видов растений с помощью RAPD-диагностики / П.Ю. Колмаков [и др.] // Весн. Вісн. дзярж. ун-та. – 2018. – № 1(98). – С. 16–25.
- Kumar, M. Use of PCR targeting of internal transcribed spacer regions and single-stranded conformation polymorphism analysis of sequence variation in different regions of rRNA genes in fungi for rapid diagnosis of mycotic keratitis / M. Kumar, P.K. Shukla // Journal of Clinical Microbiology. – 2005. – Vol. 43, № 2. – P. 662–668.
- Падутов, В.Е. Методы молекулярно-генетического анализа / В.Е. Падутов, О.Ю. Баранов, Е.В. Воропаев. – Минск: Юнипол, 2007. – С. 51.
- Basic local alignment search tool (BLAST NCBI) [Electronic resource]. – Mode of access: <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>. – Date of access: 21.01.2020.

REFERENCES

1. Semenchenko V., Pugachevski A. *Nauka i innovatsii* [Science and Innovations], 2006, 10(44), pp. 15–20.
2. Dubovik D.V. *Chernaya kniga flory Belarusi: chuzherodniye vredonosniye rasteniya* [Black Book of Belarus: Alien Harmful Plants], Minsk: Belaruskaya navuka, 2020, 407 p.
3. Thiele, J. Invasion patterns of *Heracleum mantegazzianum* in Germany on the regional and landscape scales / J. Thiele, A. Otte // *Journal for Nature Conservation*. – 2008. – Vol. 16, iss. 2. – P. 61–71.
4. The giant hogweed best practice manual guidelines for the management and control of invasive weeds in Europe / O. Booy [et al.]. – Hørsholm: Center for Skov, Landskab og Planlægning / Københavns Universitet, 2005. – 45 p.
5. Mandenova I.P. *Kavkazskiy vidy roda Heracleum* [Caucasian Species of *Heracleum* Genus], Tbilisi, 1950, 104 p.
6. Laman N.A., Prokhorov V.N., Maslovski O.M. *Gigantskiye borschheviki – opasniye invazivniye vidy dlia prirodnykh kompleksov i naseleniya Belarusi* [Gigantic Hogweed – Dangerous Invasive Species for Nature Complexes and the Population of Belarus], Minsk, 2009, 40 p.
7. Satsiperova I.F. *Borschheviki flory SSSR – noviy kormoviy rasteniya: perspektivy ispolzovaniya v narodnom khoziaystve* [Hogweed of the Flora of the USSR – New Fodder Plants: Prospects of Using in Economy], L.: Nauka, 1984, 218 p.
8. Kudinov M.A. *Introduktsiya borschhevikov v Belorussii* [Introduction of Hogweed in Belarus], Minsk: Nauka i tekhnika, 1980, 200 p.
9. Mandenova I.P. *Flora SSSR* [Flora of the USSR], M., 1951, 17, pp. 223–259.
10. Shumova E.M. *Izucheniye ontogeneticheskogo morfogeneza borschhevika Sosnovskogo (Heracleum sosnowskyi Manden.) i borschhevika Mantegazzi (Heracleum mantegazzianum Somm. et Lev.) v svyazi s vvedeniyem v kulturu: dis. ... kand. biol. nauk* [The Study of Ontogenetic Morphogenesis of *Heracleum sosnowskyi* Manden. and *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev. Due to the Introduction into Culture: PhD (Biology) Dissertation], M., 1970, 15 p.
11. Shumova E.M. *Doklady TSKhA* [Reports of TSKhA], 1972, 180, Part 2, pp. 235–242.
12. Shteinberg M.A. *Fotodermatozy* [Photodermatoses], M.: Medgiz, 1958, 131 p.
13. Tselev N.N. *Opredelitel sosudistykh rasteni Severo-Zapadnoi Rossii: Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti* [Directory of Vessel Plants of North-Western Russia: Leningrad, Pskov and Novgorod Regions], SPb.: Izd-vo S.-Peterb. gos. khim.-farmatsevt. akad., 2000, 784 p.
14. Pimenov M.G., Ostroumova T.A. *Zontichniye (Umbelliferae) Rossii* [Umbelliferae of Russia], M.: Tovarishestvo nauchnykh izdani KMK, 2012, 477 p.
15. Jahodova, Š. Taxonomy, identification, genetic relationships and distribution of large *Heracleum* species in Europe / Š. Jahodova [et al.] // *CAB International*. – Wallingford, 2007. – P. 1–19.
16. Ebel A.L. *Ekologiya i geografiya rasteni i rastitelnykh soobshchestv: m-ly IV Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii (Ekaterinburg, 16–19 apreliya 2018 g.)* [Ecology and Geography of Plants and Plant Communities: Proceedings of the IV International Scientific Conference (Yekaterinburg, April 16–19, 2018)], Yekaterinburg: Izd-vo Ural. un-ta, 2018, pp. 1065–1070.
17. Stewart, F. An experimental study of hybridization between *Heracleum mantegazzianum* Somm. & Levier and *H. sphondylium* L. subsp. *sphondylium* (Umbelliferae) / F. Stewart, J. Grace // *Watsonia*. – 1984. – Vol. 15. – P. 73–83.
18. Ecology & management of giant horweed (*Heracleum mantegazzianum*) / P. Pyšek [et al.] // *CAB International*. – 2007. – P. 13–16.
19. Solovyeva A.I. *Biologiya rasteni i biotekhnologiya* [Biology of Plants and Biotechnology], Belaya Tserkov, 2011, p. 64.
20. Kolmakov P.Yu. *Vestnik VDU* [Journal of VSU], 2018, 1(98), pp. 16–25.
21. Kumar, M. Use of PCR targeting of internal transcribed spacer regions and single-stranded conformation polymorphism analysis of sequence variation in different regions of rRNA genes in fungi for rapid diagnosis of mycotic keratitis / M. Kumar, P.K. Shukla // *Journal of Clinical Microbiology*. – 2005. – Vol. 43, № 2. – P. 662–668.
22. Padutov V.E., Baranov O.Yu., Voropayev E.V. *Metody molekuliarno-geneticheskogo analiza* [Methods of Molecular-Genetic Analysis], Minsk: Yunipol, 2007, p. 51.
23. Basic local alignment search tool (BLAST NCBI) *сайт* [Electronic resource]. – Mode of access: <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>. – Date of access: 21.01.2020.

Поступила в редакцию 19.02.2021

Адрес для корреспонденции: e-mail: yura_v@tut.by – Высоцкий Ю.И.