ISSN 1561-8323 (Print)
ISSN 2524-2431 (Online)

УДК 633.85:575.856
https://doi.org/10.29235/1561-8323-2019-63-4-466-475

Поступило в редакцию 01.04.2019
Received 01.04.2019

В. А. Лемеш, М. В. Богданова, Г. В. Мозгова, А. А. Буракова, Н. Е. Хоружий

Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ МЕЖДУ ДИКОРАСТУЩИМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ РАПСА И КУЛЬТУРНЫМИ СОРТАМИ *BRASSICA NAPUS* L.

(Представлено академиком Л. В. Хотылевой)

Аннотация. Дана оценка генетического разнообразия сортов и дикорастущих популяций масличного рапса (*Brassica napus* L.), произрастающих на территории Республики Беларусь, по данным генотипирования 7 микросателлитных локусов – Na12D08, Ol12D04-1, Ol12D04-2, Ra2A05, Na10H03, Na14H11, Ol11B05. Рассчитаны среднее число аллелей на локус, эффективное число аллелей, уровни ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, процент полиморфных локусов. Результаты свидетельствуют о большем генетическом разнообразии в дикорастущих популяциях рапса. По данным кластерного анализа, одна из девяти дикорастущих популяций кластеризовалась с культурными сортами и продемонстрировала генетическое сходство с сортом Атора, что свидетельствует о ее недавнем формировании и сохранении генетических характеристик, присущих культурным сортам. В противоположность этому сорт Мерседес кластеризовался вместе с образцами дикорастущих популяций, что может свидетельствовать о его гибридном происхождении и наличии в дикорастущих популяциях генотипов, которые являлись прародителями данного сорта. Анализ структуры распределения генотипов в программе Structure показал, что наиболее вероятно разделение исследуемой группы на три кластера – культурные сорта, дикорастущие популяции *B. napus* и образцы *B. rapa*. Установленная нами генетическая дивергенция между дикорастущими популяциями и сортами указывает на то, что дикорастущий масличный рапс способен формировать и поддерживать стабильные популяции в условиях Беларуси. На практике это следует учитывать при оценке экологического риска при высвобождении трансгенного рапса в окружающую среду. А при возделывании трансгенного рапса особое внимание необходимо уделять мерам по предотвращению возникновения его свободнорастущих популяций.

Ключевые слова: масличный рапс, дикорастущие популяции, микросателлитные локусы, генетическое разнообразие

Для цитирования: Генетическая дивергенция между дикорастущими популяциями рапса и культурными сортами *Brassica napus* L. / В. А. Лемеш [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2019. – Т. 63, № 4. – С. 466–475. https://doi.org/10.29235/1561-8323-2019-63-4-466-475

Valiantsina A. Lemesh, Maryna V. Bahdanava, Galina V. Mozgova, Aryna A. Burakova, Mikalai E. Kharuzhy

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

GENETIC DIVERGENCE BETWEEN FERAL POPULATIONS OF RAPE AND VARIETIES *BRASSICA NAPUS* L.

(Communicated by Academician Lubov V. Khotyleva)

Abstract. The study assessed the genetic diversity of commercial varieties and feral populations of oilseed rape (Brassica napus L.) grown in the Republic of Belarus according to the genotyping data of 7 microsatellite loci – Na12D08, Ol12D04-1, Ol12D04-2, Ra2A05, Na10H03, Na14H11, Ol11B05. The following parameters were calculated: the average number of alleles per locus, the effective number of alleles, the levels of expected and observed heterozygosity, % of polymorphic loci. The results indicate a greater genetic diversity in feral oilseed rape populations. According to the cluster analysis, one feral population fell into a cluster of commercial varieties and demonstrated similarities with the variety Atora, which indicates its recent wildness and the preservation of the genetic characteristics inherent in cultivated varieties. The variety Mercedes was clustered together with samples of feral populations, which may indicate its hybrid origin. An analysis of the structure of the genotype distribution in the Structure software showed the division into three clusters – commercial varieties, feral populations and samples of B. rapa. The established genetic divergence between feral populations and commercial varieties indicates that feral oilseed rape is able to maintain persistent populations in Belarus. In practice, this should be taken into account while assessing the environmental risk when transgenic rape is released into the environment. When cultivating transgenic rapeseed, special attention should be paid to measures to prevent the occurrence of its free-growing populations.

Keywords: oilseed rape, feral populations, microsatellite loci, genetic diversity

For citation: Lemesh V. A, Bahdanava M. V., Mozgova G. V., Burakova A. A., Kharuzhy M. E. Genetic divergence between feral populations of rape and varieties (*Brassica napus* L.). *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2019, vol. 63, no. 4, pp. 466–475 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1561-8323-2019-63-4-466-475

Введение. При оценке рисков воздействия генетически модифицированных (ГМ) организмов на окружающую среду большое внимание уделяется сохранению биологического разнообразия. При этом наиболее актуальной проблемой является риск переноса трансгенов диким сородичам сельскохозяйственных культур в результате перекрестного опыления, поскольку межвидовая гибридизация является не только инструментом селекции, но и силой, способной вызвать эволюционные изменения в экосистемах [1]. Установление фактов и последствий переопыления трансгенных растений с нетрансгенными родственными видами, как дикими, так и культурными, является предметом интенсивного изучения в Австрии, Швейцарии, Японии и других странах, и в литературе имеются сведения по этому направлению исследований [2–4]. В Беларуси такие работы не проводились, поскольку возделывание трансгенных сельскохозяйственных культур на территории республики пока не практикуется. Однако следует быть готовыми к изменению ситуации, поскольку согласно Закону Республики Беларусь «О безопасности генно-инженерной деятельности» разрешено культивирование трансгенных растений после соответствующих государственных испытаний. Среди возможных последствий переопыления с трансгенными растениями называют, в первую очередь, увеличение инвазивного и сорного потенциала вновь образованных гибридов [5–7], а также исчезновение и ассимиляцию диких видов [8].

Наиболее вероятной выглядит возможность перекрестного опыления возделываемого масличного рапса *B. napus* с культурными представителями того же вида и дикими видами, относящимися к семейству Brassicaceae. Рапс не встречается в природе в диком виде, однако в одичалом состоянии может произрастать как сорняк. Свободноживущие популяции могут появляться в результате потери ГМ-семян при транспортировке и служить источником распространения трансгенов через пыльцу и семена. В Японии, где ГМ-растения не возделывались, был обнаружен устойчивый к 26 гербицидам рапс *B. napus*, произрастающий вблизи портов и на обочинах дорог. Предположительно, семена рассыпались при перевозке на грузовиках из портов к фабрикам по переработке [9]. Несмотря на запрет возделывания и импорта семян, устойчивые к гербицидам свободнорастущие трансгенные растения рапса торговых марок Roundup Ready (Monsanto) и In Vigor (Bayer) были обнаружены вблизи железных дорог и портов в Швейцарии [3]. В Германии свободнорастущие трансгенные растения рапса обнаруживались через 15 лет после окончания полевых испытаний [10]. Также были найдены гербицидоустойчивые растения редьки *B. rapa* L., а также растения рапса, устойчивые к нескольким гербицидам одновременно, что свидетельствует о переносе генов в дикорастущие популяции [11]. Обнаружение ГМ-вставок в продукции органического сельского хозяйства неизбежно приведет к убыткам для производителей. К тому же, ГМ-сорта являются интеллектуальной собственностью компаний-производителей, которые могут предъявить производителям обвинение в незаконном использовании запатентованных семян, в то время как трансгены могут присутствовать в семенах в результате переопыления [12].

Цель исследования – сравнение показателей полиморфизма культурных сортов и популяций рапса *B. napus*, произрастающих вне мест возделывания, для оценки генетического разнообразия дикорастущих популяций рапса в Беларуси.

Материалы и методы исследования. Материалом для исследования служили образцы ДНК 30 культурных сортов вида *B. napus*, 9 популяций дикорастущего рапса *B. napus*, 10 индивидуальных дикорастущих растений *B. napus* и трех растений *B. rapa*, произрастающих вне мест возделывания масличного рапса (на железнодорожных насыпях, вдоль автомобильных дорог, как сорняк на садовых участках). ДНК выделяли с использованием набора реактивов Genomic DNA Purification Kit (Thermo Fisher Scientific) по протоколам производителя. Для оценки исследованных образцов было отобрано шесть пар SSR праймеров, продуцирующих 7 локусов, которые показали высокий уровень полиморфизма (Na12D08, Ol12D04-1, Ol12D04-2, Ra2A05, Na10H03, Na14H11, Ol11B05). ПЦР проводили в термоциклере MyCycler™ (BioRad, США) с флу-

оресцентно-мечеными праймерами. Продукты амплификации денатурировали формамидом и разделяли методом капиллярного электрофореза на генетическом анализаторе ABI Prism 3500 (Applied Biosystems, США). Определение размеров аллелей осуществляли при помощи программного обеспечения GeneMapper v4.1. (Applied Biosystem, США), используя стандарт S450 (GOrDIZ, Россия). Для статистической обработки результатов использовали надстройку для электронной таблицы MS Excel – GenAlEx 6.41. Кластерный анализ проведен с помощью программ DARwin5 (версия 6.0.018) [11]. Для описания генетической структуры и исследования соответствия между кластерами генотипов и группами популяций мы применили программу Structure 2.3.4. В ней реализован байесовский алгоритм кластеризации генотипов в K кластеров с учетом априорной информации о географическом положении рассматриваемых популяций. Для визуализации результатов, их математического подтверждения методами Evanno [13] и выбора оптимального K, где $1 \leq K \leq 10$, использовали логарифм правдоподобия LnPD с помощью online-приложения Structure Harvester v0.6.94 [14].

Результаты и их обсуждение. В результате микросателлитного анализа в выборке культурных сортов идентифицировано 46 аллелей размером от 68 до 177 п. н. Число аллелей на локус составляло от 3 до 9. Значения H_O (наблюдаемая гетерозиготность) варьировали от 0,1 до 0,71 (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. **Полиморфизм *SSR* локусов культурных сортов рапса *B. napus***

T a b l e 1. **SSR loci polymorphism of *B. napus* cultivated varieties**

Полиморфный локус Polymorphic Locus	Размер аллелей (п. н.) Allele size (bp)	n_a	n_e	H_O	H_E	I_{nor}
Na12D08	68–89	5	1,26	0,10	0,19	0,35
Ol12D04-1	109–122	9	2,17	0,55	0,51	0,87
Ol12D04-2	130–144	9	1,89	0,41	0,47	0,91
Ra2A05	70–89	6	1,59	0,21	0,28	0,49
Na10H03	102–112	3	2,02	0,71	0,50	0,82
Na14H11	115–177	8	1,64	0,28	0,37	0,68
Ol11B05	108–117	6	2,06	0,19	0,52	1,11
Итого		46				
Среднее		6,6	1,796	0,349	0,398	0,722
SE		0,351	0,139	0,065	0,052	0,091

П р и м е ч а н и я: n_a – наблюдаемое число аллелей; n_e – эффективное число аллелей; H_O – наблюдаемая гетерозиготность; H_E – Nei's ожидаемая гетерозиготность; I_{nor} – нормализованный индекс Шеннона.

N o t e s: n_a – observed number of alleles; n_e – effective number of alleles; H_O – observed heterozygosity; H_E – Nei's unbiased expected heterozygosity; I_{nor} – normalized Shannon's Index.

Т а б л и ц а 2. **Полиморфизм *SSR* локусов дикорастущих популяций рапса *B. napus***

T a b l e 2. **SSR loci polymorphism of *B. napus* feral populations**

Полиморфный локус Polymorphic Locus	Размер аллелей (п. н.) Allele size (bp)	n_a	n_e	H_O	H_E	I_{nor}
Na12D08	66–89	5	1,83	0,31	0,34	0,59
Ol12D04-1	109–122	7	1,98	0,58	0,49	0,74
Ol12D04-2	132–138	5	1,99	0,44	0,43	0,71
Ra2A05	70–89	8	2,24	0,47	0,54	1,00
Na10H03	102–112	3	2,49	0,93	0,60	1,00
Na14H11	119–177	6	2,00	0,42	0,50	0,85
Ol11B05	109–114	4	2,67	0,00	0,63	1,13
Итого		38				
Среднее		5,4	2,093	0,458	0,486	0,818
SE		0,239	0,144	0,083	0,046	0,082

П р и м е ч а н и я: n_a – наблюдаемое число аллелей; n_e – эффективное число аллелей; H_O – наблюдаемая гетерозиготность; H_E – Nei's ожидаемая гетерозиготность; I_{nor} – нормализованный индекс Шеннона.

N o t e s: n_a – observed number of alleles; n_e – effective number of alleles; H_O – observed heterozygosity; H_E – Nei's unbiased expected heterozygosity; I_{nor} – normalized Shannon's Index.

В выборке дикорастущих популяций рапса *B. napus* в изученных локусах было выявлено 38 аллелей размером от 66 до 177 п. н. Число аллелей на локус варьировало от 3 до 8. Значения H_O варьировали от 0 до 0,93 (табл. 2).

Статистические показатели (n_a, n_e, H_O, H_E, I_{nor}) достоверно не различались среди групп культурных сортов и дикорастущих популяций (табл. 1, 2), тем не менее значения, полученные для дикорастущих популяций, были выше.

Анализируя внутрисортовую и внутрипопуляционную генетическую изменчивость, мы не обнаружили абсолютно генетически однородных сортов. Наибольшей генетической однородностью обладал один образец (культурный сорт «Ситро») (табл. 3).

Т а б л и ц а 3. **Описательная статистика для группы культурных сортов и дикорастущих популяций рапса**

T a b l e 3. **Descriptive genetic statistics for cultivated varieties and feral populations of oilseed rape**

Название образца Sample name	n_a	n_e	I_{nor}	H_O	H_E	% полиморфных локусов Polymorphic Loci (%)
Культурные сорта						
Аранго	1,308	1,308	0,213	0,308	0,154	30,77
Аризона	1,308	1,308	0,213	0,308	0,154	30,77
Атензо	1,308	1,308	0,213	0,308	0,154	30,77
Атора	1,231	1,231	0,213	0,308	0,154	30,77
Зенит	1,462	1,462	0,373	0,538	0,269	53,85
Зорны	1,308	1,308	0,267	0,385	0,192	38,46
Импрессион	1,385	1,385	0,373	0,538	0,269	53,85
Ментор	1,385	1,385	0,320	0,462	0,231	46,15
Мерседес	1,154	1,154	0,213	0,308	0,154	30,77
Минерва	1,308	1,308	0,267	0,385	0,192	38,46
Коллинс	1,462	1,462	0,373	0,538	0,269	53,85
Ориолус	1,615	1,615	0,480	0,692	0,346	69,23
Сафер	1,769	1,769	0,533	0,769	0,385	76,92
Тайфун	1,538	1,538	0,427	0,615	0,308	61,54
Триумпф	1,615	1,615	0,480	0,692	0,346	69,23
Трой	1,615	1,615	0,427	0,615	0,308	61,54
Тур	1,154	1,154	0,160	0,231	0,115	23,08
Фенсер	1,231	1,231	0,267	0,385	0,192	38,46
Эдимакс	1,462	1,462	0,373	0,538	0,269	53,85
Делфи	1,231	1,231	0,213	0,308	0,154	30,77
Кристалл	1,385	1,385	0,320	0,462	0,231	46,15
Фелтер	1,231	1,231	0,267	0,385	0,192	38,46
Адмирал	1,538	1,538	0,373	0,538	0,269	53,85
Артога	1,385	1,385	0,320	0,462	0,231	46,15
Альбатрос	1,385	1,385	0,267	0,385	0,192	38,46
Кодиак	1,308	1,308	0,267	0,385	0,192	38,46
Ситро	1,077	1,077	0,107	0,154	0,077	15,38
Клорус	1,308	1,308	0,267	0,385	0,192	38,46
Куга	1,462	1,462	0,373	0,538	0,269	53,85
Бонзсай	1,385	1,385	0,320	0,462	0,231	46,15
Среднее	1,377	1,377	0,309	0,446	0,223	44,615
Дикорастущие популяции						
FP № 31	1,462	1,308	0,323	0,346	0,221	53,85
FP № 32	1,615	1,479	0,410	0,374	0,279	61,54
FP № 33	1,538	1,272	0,307	0,254	0,200	53,85
FP № 34	0,846	0,846	0,407	0,154	0,077	15,38
FP № 35	1,923	1,603	0,491	0,297	0,323	76,92
FP № 36	2,231	1,700	0,573	0,326	0,352	84,62
FP № 37	1,462	1,239	0,228	0,123	0,148	46,15
FP № 38	2,077	1,646	0,515	0,338	0,322	69,23

Окончание табл. 3

Название образца Sample name	n_a	n_e	I_{nor}	H_O	H_E	% полиморфных локусов Polymorphic Loci (%)
FP № 39	1,385	1,323	0,246	0,231	0,173	38,46
FP № 40	1,385	1,385	0,267	0,385	0,192	38,46
FP № 41	1,615	1,460	0,359	0,385	0,244	53,85
FP № 42	2,154	1,707	0,574	0,435	0,363	84,62
FP № 43	1,308	1,308	0,213	0,308	0,154	30,77
FP № 44	2,308	1,943	0,668	0,369	0,424	84,62
FP № 45	1,462	1,462	0,320	0,462	0,231	46,15
FP № 46	1,385	1,385	0,267	0,385	0,192	38,46
FP № 47	1,385	1,385	0,267	0,385	0,192	38,46
FP № 48	1,462	1,462	0,373	0,538	0,269	53,85
FP № 49	1,538	1,538	0,373	0,538	0,269	53,85
FP № 50	0,846	0,846	0,213	0,308	0,154	30,77
FP № 51	1,000	1,000	0,320	0,462	0,231	46,15
FP № 52	0,923	0,923	0,267	0,385	0,192	38,46
Среднее	1,514	1,374	0,349	0,354	0,236	51,748

П р и м е ч а н и я: n_a – наблюдаемое число аллелей; n_e – эффективное число аллелей; H_O – наблюдаемая гетерозиготность; H_E – Nei's ожидаемая гетерозиготность; I_{nor} – нормализованный индекс Шеннона.

N o t e s: n_a – observed number of alleles; n_e – effective number of alleles; H_O – observed heterozygosity; H_E – Nei's unbiased expected heterozygosity; I_{nor} – normalized Shannon's Index.

Во всех остальных образцах доля гетерозиготных генотипов была выше, хотя установлена значительная вариабельность среди образцов по наблюдаемой гетерозиготности (H_O). Процент полиморфных локусов был выше для группы дикорастущих популяций (табл. 3). В результате анализа всех индивидуальных образцов выявлено 52 аллеля, из которых 63 % были общими для культурных сортов и дикорастущих популяций (табл. 4). Для дикорастущих популяций наблюдалось большее количество приватных аллелей (36 %) по сравнению с культурными сортами (9,6 %).

Т а б л и ц а 4. **Общие и приватные микросателлитные аллели для групп культурных сортов и дикорастущих популяций**

T a b l e 4. **Comparison between cultivated varieties and feral populations of *B. napus* for shared and private SSR alleles**

Микросателлитный локус Microsatellite locus	Число аллелей Number of Alleles	Число общих аллелей Number of Shared Alleles	Число приватных аллелей Number of Private Alleles	
			Культурные сорта Cultivated	Дикорастущие популяции Feral
Na12D08	7	3	2	2
Ol12D04-1	10	7	0	3
Ol12D04-2	9	5	0	4
Ra2A05	9	5	3	1
Na10H03	3	3	0	0
Na14H11	8	6	0	2
Ol11B05	6	4	0	2
Итого	52	33	5	14
Среднее	7,43	4,71	0,71	2,00
Стандартное отклонение	2,37	1,50	1,25	1,29

Дендрограмма генетического подобия между изученными образцами была построена невзвешенным парно-групповым методом кластерного анализа с арифметическим усреднением (UPGMA) (рис. 1). Три образца *B. rapa* были четко отделены от *B. napus*. Культурные сорта и дикорастущие популяции распределены в два основных кластера.

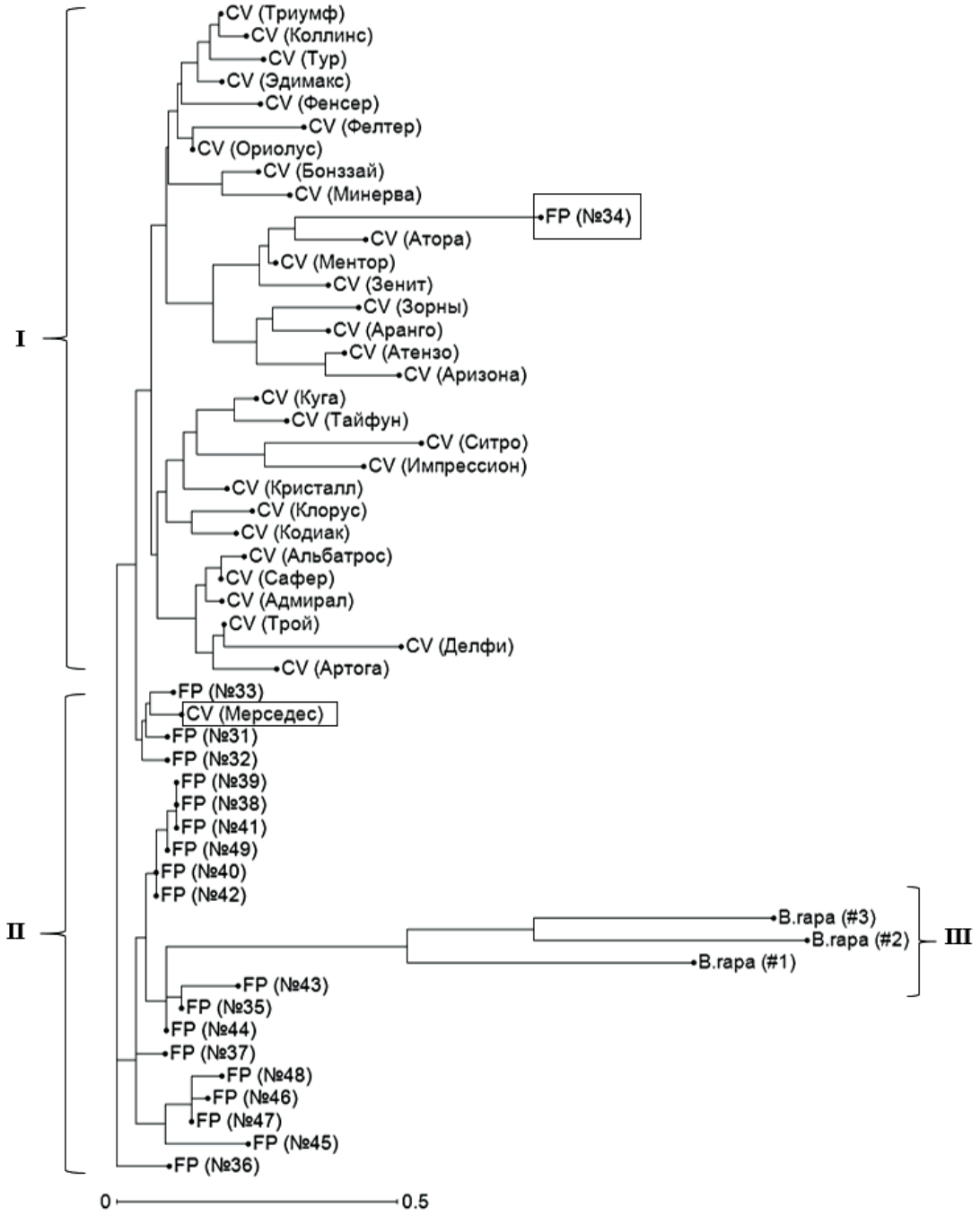

Рис. 1. Дендрограмма филогенетических взаимоотношений культурных сортов и дикорастущих популяций рапса, построенная на основании анализа генетических дистанций Нея с использованием метода UPGMA: I – культурные сорта (CV); II – дикорастущие популяции (FP); III – образцы *B. rapa*

Fig. 1. Relationship among cultivated varieties and feral populations samples based on Nei's unbiased genetic distance and UPGMA clustering: I – Cultivated varieties (CV); II – Feral populations (FP); III – *B. rapa* samples

Анализ структуры распределения генотипов в программе Structure показал, что наиболее вероятно разделение исследуемой группы на три кластера (K = 3) (рис. 2).

Отдельный кластер образовала выборка культурных сортов. Также выделился кластер дикорастущих популяций и кластер образцов *B. rapa* (рис. 3).

Исходя из данных кластеризации можно предположить, что дикорастущие популяции *B. napus* генетически дифференцированы от культурных сортов, включенных в наше исследование. В целом, обе группы продемонстрировали сходную популяционно-генетическую структуру

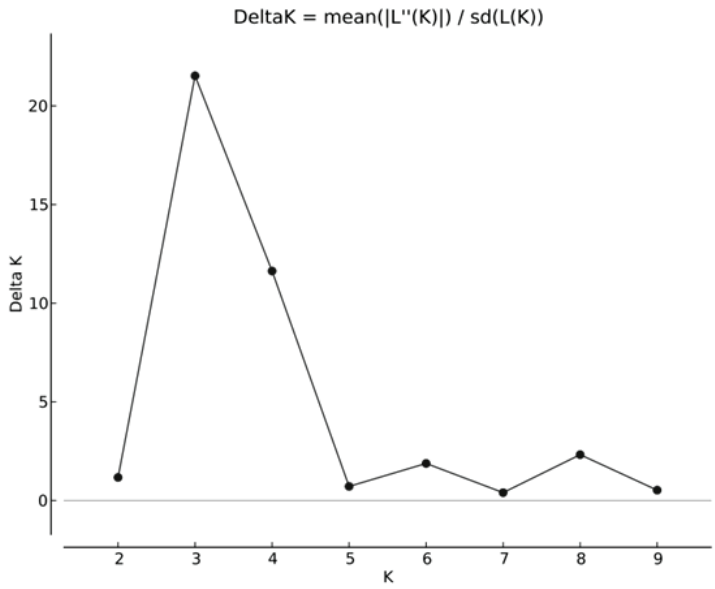

Рис. 2. Графическое отображение определения числа кластеров в программе Structure Harvester

Fig. 2. Graphic display of the clusters number in the Structure Harvester software

со сравнимым уровнем генетического разнообразия как внутри, так и между образцами. Культурные сорта рапса и дикорастущие популяции имели более 50 % общих микросателлитных аллелей. Между двумя группами растений наблюдался умеренный уровень генетической дифференциации. Одна из девяти дикорастущих популяций кластеризовалась с культурными сортами и продемонстрировала генетическое сходство с сортом Атора, что свидетельствует о ее недавнем формировании и сохранении генетических характеристик, присущих культурным сортам. В противоположность этому сорт Мерседес кластеризовался вместе с образцами дикорастущих популяций FP (№ 31), FP (№ 32) и FP (№ 33), что может свидетельствовать о его гибридном происхождении и наличии в дикорастущих популяциях генотипов, которые являлись прародителями данного сорта.

Использованные нами для оценки генетического разнообразия микросателлитные (SSR) маркеры являются подходящим инструментом для идентификации генотипов рапса, однако нельзя исключить, что небольшие размеры выборки и загрязнение семян могут отрицательно влиять на способность обнаружения генетического вклада некоторых сортов в дикорастущие популяции. Эффект основателя и генетический дрейф могут играть значительную роль в формировании ге-

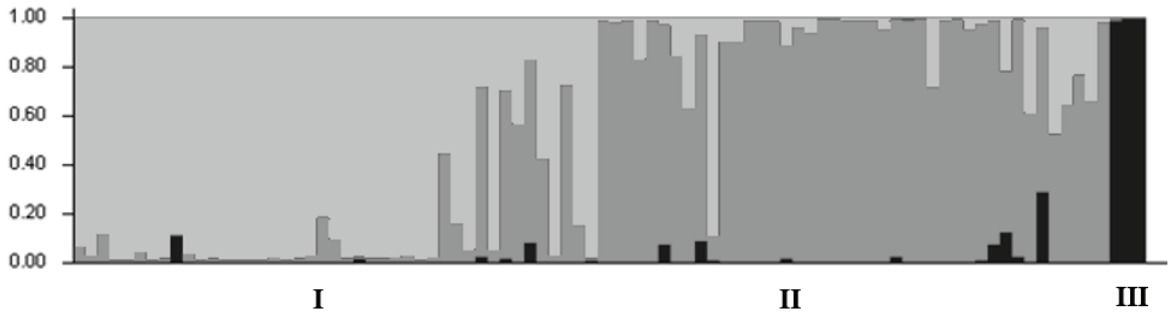

Рис. 3. Кластеризация выборок на основе алгоритма программы Structure 2.3.4. при K = 3: по вертикали – доля частот аллелей соответствующего кластера (апостериорная вероятность), по горизонтали – номера популяций: I – культурные сорта; II – дикорастущие популяции; III – образцы *B. rapa*

Fig. 3. Results of the cluster analysis using Structure 2.3.4. software with K = 3: vertically – the proportion of allele frequencies of the corresponding cluster (posterior probability), horizontal – population numbers: I – cultivated varieties; II – feral populations; III – *B. rapa* samples

нетической структуры дикорастущих популяций. Генетические различия среди дикорастущих популяций и сравнительно высокий уровень инбридинга подтверждают эту гипотезу. Некоторые дикорастущие популяции генетически достаточно однородны, что указывает на единство их происхождения. Другие популяции демонстрируют неоднородный генетический состав, что позволяет предположить их происхождение из нескольких источников и формирование таких популяций в течение нескольких лет. Генетически наиболее разнообразные образцы свободнорастущего рапса были обнаружены на железнодорожной насыпи (FP № 44), другие популяции с высоким уровнем разнообразия были отобраны вдоль автомобильной дороги (FP № 38) и возле берега реки (FP № 42).

Некоторые дикорастущие растения, собранные на большом расстоянии друг от друга, и отобранные в основном из небольших популяций, относятся к одному генетическому кластеру. Это генетическое сходство среди дикорастущих растений может быть обусловлено их общим происхождением от сортов, которые уже не культивируются; отбором, привносящим или исключающим определенные аллели локусов, или возможной гибридизацией с родственными видами. В любом случае данные свидетельствуют о том, что эти дикорастущие популяции существуют уже несколько лет.

В процессе культивирования и сбора урожая некоторые семена рапса могут попадать в почву, формировать «банк семян», и, оставаясь там до следующего сезона, начинать прорастать до или после посева последующей культуры севооборота. Способствует формированию «банка семян» рапса в почве неравномерность созревания его семян, недостаточная устойчивость к растрескиванию стручка, плохое хозяйствование, что может привести к тому, что большое количество семян высаженного масличного рапса не будет собрано. На выживаемость и устойчивость семян в почве и растительном покрове значительно влияют условия окружающей среды, продолжительность периода покоя, а также установившаяся практика земледелия и управления севооборотом сельскохозяйственных культур. В местах с плотной высадкой культур это, в частности, может привести к проблемам самосева сорняков в последующих культурах и ухудшению качества семян новых сортов рапса, возделываемых на этом же поле. В некоторых случаях самосевные растения могут составлять значительную конкуренцию засеянной культуре и ухудшать качество ее урожая. В таких случаях их необходимо устранять химическим и/или механическим способом. Вместе с тем всхожесть семян снижается во время хранения, и этот показатель является важным фактором при определении возможности появления самосевных растений рапса в новых сельскохозяйственных культурах, высаживаемых в последующие годы на данном поле. Основными факторами, регулирующими риск сохранения «банка семян» и появления самосевных растений, является правильная обработка земель после культивирования, агротехнические мероприятия, направленные на уничтожение «банка семян», удаление самосевов из севооборота, чередование сельскохозяйственных культур в севообороте. Кроме того, целесообразно использовать сорта, не способные переходить к состоянию вторичного покоя, что необходимо экспериментально установить до высева сорта.

Заключение. Установленная нами генетическая дивергенция между дикорастущими популяциями и сортами масличного рапса указывает на то, что дикорастущий масличный рапс способен формировать и поддерживать стабильные популяции в условиях Беларуси. На практике это следует учитывать при оценке экологического риска при высвобождении трансгенного рапса в окружающую среду. А при возделывании трансгенного рапса особое внимание необходимо уделять мерам по предотвращению возникновения его свободнорастущих популяций.

Список использованных источников

1. *De novo* genetic variation associated with retrotransposon activation, genomic rearrangements and trait variation in a recombinant inbred line population of *Brassica napus* derived from interspecific hybridization with Brassica rapa: Genomic alterations in introgressed *Brassica napus* / J. Zou [et al.] // Plant Journal. – 2011. – Vol. 68, N 2. – P. 212–224. https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2011.04679.x

2. Molecular differentiation of commercial varieties and feral populations of oilseed rape (*Brassica napus* L.) / K. Pascher [et al.] // BMC Evolutionary Biology. – 2010. – Vol. 10, N 1. – P. 63. https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-63

3. Unexpected diversity of feral genetically modified oilseed rape (*Brassica napus* L.) despite a cultivation and import ban in Switzerland / J. Schulze [et al.] // PloS One. – 2014. – Vol. 9, N 12. – P. e114477. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114477

4. Long-term monitoring of feral genetically modified herbicide-tolerant *Brassica napus* populations around unloading Japanese ports / K. Katsuta [et al.] // Breeding Science. – 2015. – Vol. 65, N 3. – P. 265–275. https://doi.org/10.1270/jsbbs.65.265

5. Ellstrand, N. C. When Transgenes Wander, Should We Worry? / N. C. Ellstrand // Plant Physiology. – 2001. – Vol. 125, N 4. – P. 1543–1545. https://doi.org/10.1104/pp.125.4.1543

6. Lu, B.-R. Gene Flow from Genetically Modified Rice and Its Environmental Consequences / B.-R. Lu, A. A. Snow // BioScience. – 2005. – Vol. 55, N 8. – P. 669. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055%5B0669:gffgmr%5D2.0.co;2

7. Hybridization and the colonization of novel habitats by annual sunflowers / L. H. Rieseberg [et al.] // Genetica. – 2007. – Vol. 129, N 2. – P. 149–165. https://doi.org/10.1007/s10709-006-9011-y

8. Зыбалов, В. С. Управление функцией агроценозов. Роль промежуточных посевов и поликультур / В. С. Зыбалов // Сельскохозяйственная биология. – 2002. – № 1. – С. 3–10.

9. Monitoring the escape of transgenic oilseed rape around Japanese ports and roadsides / H. Saji [et al.] // Environ Biosafety Res. – 2005. – Vol. 4, N 4. – P. 217–222. https://doi.org/10.1051/ebr:2006003

10. Belter, A. Long-Term Monitoring of Field Trial Sites with Genetically Modified Oilseed Rape (*Brassica napus* L.) in Saxony-Anhalt, Germany. Fifteen Years Persistence to Date but No Spatial Dispersion / A. Belter // Genes. – 2016. – Vol. 7, N 1. – P. 3. https://doi.org/10.3390/genes7010003

11. Seeds of a possible natural hybrid between herbicide-resistant Brassica napus and Brassica rapa detected on a riverbank in Japan / M. Aono [et al.] // GM Crops. – 2011. – Vol. 2, N 3. – P. 201–210. https://doi.org/10.4161/gmcr.2.3.18931

12. Михайлова, Е. В. Оценка возможности гибридизации генетически модифицированного рапса с родственными нетрансгенными растениями / Е. В. Михайлова, Б. Р. Кулуев, Р. М. Хазиахметов // Экологическая генетика. – 2015. – Т. 13, № 2. – С. 100–117.

13. Evanno, G. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study / G. Evanno, S. Regnaut, J. Goudet // Mol. Ecol. – 2005. – Vol. 14, N 8. – P. 2611–2620. https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2005.02553.x

14. Earl, D. A. Structure harvester: a website and program for visualizing structure output and implementing the Evanno method / D. A. Earl, B. M. von Holdt // Conservation Genetics Resources. – 2012. – Vol. 4, N 2. – P. 359–361. https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7

References

1. Zou J., Fu D., Gong H., Qian W., Xia W., Pires J. C., Li R., Long Y., Mason A. S., Yang T. J., Lim Y. P., Park B. S., Meng J. *De novo* genetic variation associated with retrotransposon activation, genomic rearrangements and trait variation in a recombinant inbred line population of *Brassica napus* derived from interspecific hybridization with Brassica rapa: Genomic alterations in introgressed *Brassica napus*. *Plant Journal*, 2011, vol. 68, no. 2, pp. 212–224. https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2011.04679.x

2. Pascher K., Macalka S., Rau D., Gollmann G., Reiner H., Glössl J., Grabherr G. Molecular differentiation of commercial varieties and feral populations of oilseed rape (*Brassica napus* L.). *BMC Evolutionary Biology*, 2010, vol. 10, no. 1, pp. 63. https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-63

3. Schulze J., Frauenknecht T., Brodmann P., Bagutti C. Unexpected diversity of feral genetically modified oilseed rape (*Brassica napus* L.) despite a cultivation and import ban in Switzerland. *PloS One*, 2014, vol. 9, no. 12, pp. e114477. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114477

4. Katsuta K., Matsuo K., Yoshimura Y., Ohsawa R. Long-term monitoring of feral genetically modified herbicide-tolerant *Brassica napus* populations around unloading Japanese ports. *Breeding Science*, 2015, vol. 65, no. 3, pp. 265–275. https://doi.org/10.1270/jsbbs.65.265

5. Ellstrand N. C. When Transgenes Wander, Should We Worry? *Plant Physiology*, 2001, vol. 125, no. 4, pp. 1543–1545. https://doi.org/10.1104/pp.125.4.1543

6. Lu B.-R., Snow A. A. Gene Flow from Genetically Modified Rice and Its Environmental Consequences. *BioScience*, 2005, vol. 55, no. 8. pp. 669. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055%5B0669:gffgmr%5D2.0.co;2

7. Rieseberg L. H., Kim S. C., Randell R. A., Whitney K. D., Gross B. L., Lexer C., Clay K. Hybridization and the colonization of novel habitats by annual sunflowers. *Genetica*, 2007, vol. 129, no. 2, pp. 149–165. https://doi.org/10.1007/s10709-006-9011-y

8. Zybalov V. S. Management of agrocenosis function. The role of intermediate seeding and polycultures. *Selskohozyaistvennaya biologiya = Agricultural biology*, 2002, no. 1, pp. 3–10 (in Russian).

9. Saji H., Nakajima N., Aono M., Tamaoki M., Kubo A., Wakiyama S., Hatase Y., Nagatsu M. Monitoring the escape of transgenic oilseed rape around Japanese ports and roadsides. *Environmental Biosafety Research*, 2005, vol. 4, no. 4, pp. 217–222. https://doi.org/10.1051/ebr:2006003

10. Belter A. Long-Term Monitoring of Field Trial Sites with Genetically Modified Oilseed Rape (*Brassica napus* L.) in Saxony-Anhalt, Germany. Fifteen Years Persistence to Date but No Spatial Dispersion. *Genes*, 2016, vol. 7, no. 1, pp. 3. https://doi.org/10.3390/genes7010003

11. Aono M., Wakiyama S., Nagatsu M., Kaneko Y., Nishizawa T., Nakajima N., Tamaoki M., Kubo A., Saji H. Seeds of a possible natural hybrid between herbicide-resistant Brassica napus and Brassica rapa detected on a riverbank in Japan. *GM Crops*, 2011, vol. 2, no. 3, pp. 201–210. https://doi.org/10.4161/gmcr.2.3.18931

12. Mihailova E. V., Kuluev B. R., Khaziakhmetov R. M. Assessment of hybridization propensity between genetically modified oilseed rape and nontransgenic relatives. *Ekologicheskaya genetika = Ecological Genetics*, 2015, vol. 13, no. 2, pp. 100–117 (in Russian).

13. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology*, 2005, vol. 14, no. 8, pp. 2611–2620. https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2005.02553.x

14. Earl D. A., von Holdt B. M. Structure harvester: a website and program for visualizing structure output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 2012, vol. 4, no. 2, pp. 359–361. https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7

Информация об авторах

Лемеш Валентина Александровна – канд. биол. наук, доцент, заведующая лабораторией. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: v.lemesh@igc.by.

Богданова Марина Владимировна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: m.bogdanova@igc.by.

Мозгова Галина Валерьевна – канд. биол. наук, руководитель центра. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: g.mozgova@igc.by.

Буракова Арина Александровна – мл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: a.burakova@igc.by.

Хоружий Николай Евгеньевич – мл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: nickolai_horuzhiy@mail.ru.

Information about the authors

Lemesh Valiantsina Aleksandrovna – Ph. D. (Biology), Associate professor, Head of the Laboratory. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: v.lemesh@igc.by.

Bahdanava Maryna Vladimirovna – Ph. D. (Biology), Leading researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: m.bogdanova@igc.by.

Mozgova Galina Valerievna – Ph. D. (Biology), Head of the Centre. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: g.mozgova@igc.by.

Burakova Aryna Aleksandrovna – Junior researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: a.burakova@igc.by.

Kharuzhy Mikalai Evgenievich – Junior researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nickolai_horuzhiy@mail.ru.