DOI: 10.34220/issn.2222-7962/2021.1/1

УДК 582.632.2

СОВРЕМЕННАЯ ГЕНОСИСТЕМАТИКА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЕСТЕСТВЕННО РАСТУЩИХ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ РОДА *QUERCUS*

кандидат биологических наук А.А. Попова студент В.В. Молчанов студентка Е.А. Радькова

ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова» г. Воронеж, Российская Федерация

Расшифровка и аннотирование генома дуба уточнили систематику рода *Quercus* и открывают перед исследователями и лесоводами новые возможности селекции и оценки эволюционного развития лесообразователей и лесных сообществ. Целью обзора явился анализ современной геносистематики, а также биологических особенностей естественно растущих и интродуцированных видов рода Quercus Центральной России. Для вида Quercus robur секвенирован, собран и аннотирован геном, расшифровка генома позволила выяснить, что долгожительство и устойчивость дубов во многом базируется на дупликации R-генов устойчивости к патогенам, а также подтвердить накопление и передачу соматических мутаций апикальных меристем побегов. Генетический анализ позволил уточнить филогенетические связи и разделить род на подроды *Euquercus* (от 320 до 354 видов) и Cyclobalanopsis (76 видов) и 6 секций, основные из которых: группа Erythrobalanus (красный дуб), Lepidobalanus (белый дуб), группа Cerris. Род Quercus является важным лесообразователем на территориях Северного полушария. Учитывая его экологическую природу: доминирование, разнообразие и развитие данных их филогенетических, геномных и экологических ресурсов важной модельной клады, дуб является модельным объектом научных исследований. Гибкая фенология и особенности водного режима позволили приспосабливаться к широкому спектру условий обитания, сформировать климатипы внутри и между видами, способствуя их высокой численности и разнообразию. Дубы как растения-долгожители представляют собой уникальную модель для формирования устойчивых лесных сообществ, многообразие видов позволяет интродуцировать их в разные по климатическим и экологическим факторам регионы. В большинстве случаев дубы являются экологическими доминантами, поэтому открытия на уровне генома будут актуальны на уровне лесных экосистем и могут являться ключом для решения проблем устойчивости и продуктивности дубрав. В обзоре представлены современные данные о разделении рода *Quercus* на подроды и клады, генетических картах, основах долгожительства дуба. Приведены данные о биологии рода и видов Центральной России, а также рассмотрены экологическое значение рода и возможности использования деревьев в разных сферах деятельности человека.

Ключевые слова: род *Quercus*, геносистематика, генетические карты, интродуценты, устойчивость

MODERN GENOSYSTEMATICS AND BIOLOGICAL FEATURES OF NATURALLY GROWING AND INTRODUCED SPECIES OF THE GENUS *QUERCUS*

PhD (Biology) A.A. Popova Student V.V. Molchanov Student E.A. Radkova

FSBEI HE "Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov", Voronezh, Russian Federation

Abstract

Decoding and annotation of the Oak genome has clarified the taxonomy of the genus Quercus and opens up new possibilities for researchers and foresters for selection and assessment of the evolutionary development of forest formers and forest communities. The purpose of the review was to analyze modern genosystematics, as well as biological characteristics of naturally growing and introduced species of the genus Quercus in Central Russia. For the species Quercus robur, the genome was sequenced, assembled and annotated; the genome decoding made it possible to find out that the longevity and resistance of oak trees is largely based on duplication of R genes for resistance to pathogens, as well as to confirm the accumulation and transmission of somatic mutations in the apical meristems of the shoots. Genetic analysis made it possible to clarify the phylogenetic relationships and divide the genus into the subgenera Euquercus (from 320 to 354 species) and Cyclobalanopsis (76 species) and 6 sections, the main of which are: the Erythrobalanus group (red oak), the Lepidobalanus (white oak), and the Cerris group. The genus Quercus is an important forest producer in the Northern Hemisphere. Considering its ecological nature (the dominance, diversity and development of the data of their phylogenetic, genomic and ecological resources of an important model clade), the oak is a model object of scientific research. Flexible phenology and features of the water regime made it possible to adapt to a wide range of habitat conditions, to form climatypes within and between species, contributing to their high abundance and diversity. Oaks as long-lived plants represent a unique model for the formation of sustainable forest communities; the diversity of species allows them to be introduced into regions of different climatic and ecological factors. In most cases, oaks are ecological dominants, so discoveries at the genome level will be relevant at the level of forest ecosystems and may be the key to solving the problems of sustainability and productivity of oak forests. The review presents modern data on the division of the genus *Quercus* into subgenera and clades, genetic maps, and the basics of oak longevity. The data on the biology of the genus and species of Central Russia are presented, as well as ecological significance of the genus and the possibility of using trees in various spheres of human activity...

Keywords: genus Quercus, genosystematics, genetic maps, introduced species, resistance

Род Quercus L. насчитывает около 600 видов, растущих в умеренных и тропических областях Северного полушария и в северной части Южной Америки. Дубы благодаря своему адаптивному потенциалу и продолжительности жизни являются лесообразователями и создают уникальные лесные биогеоценозы. Могут произрастать на высоте до 4000 метров над уровнем моря в горах Гималаев [1], приспособлены к различным условиям: от болот до пустынь, от низменности до больших высот. Диапазон распространения отдельных видов может варьироваться от очень локального до кон-

тинентального. Наиболее распространены *Q. rubra* и *Q. alba* в Северной Америке, *Q. acutissima* и *Q. mongolica* в Азии, *Q. robur* и *Q. petraea* в Европе [2]. На территории России и стран ближнего зарубежья 19 дикорастущих видов и 43 интродуцированных вида [3]. Распространение рода *Quercus* на территории Российской Федерации представлено на рис. 1. Почти 49 % площади дубрав страны расположено на Дальнем Востоке, остальные 51 % дубовых насаждений сосредоточены в Европейско-Уральской зоне. Из них 36 % расположены на равнинной части Европейской России в пяти районах:

в Поволжье — 14,0 %, Центрально-Черноземном районе (ЦЧР) — 8,5, Центральном и Уральском — по 5,0, Волго-Вятском — 3,5 %. В Северо-Западном районе и Калининградской области дуба немного, а в Северном районе его вообще нет. В ЦЧР на дубовые насаждения приходится 47,2 % покрытых лесом земель [4].

Род Quercus L. в основном представлен древесными формами высотой 25-30 (до 55) м, но иногда встречаются кустарники кустарнички И (Q. fruticosa) 2-3 м. Корневая система мощная, стержневого типа, но на переувлажнённых или подзолистых почвах - поверхностная. Виды обладают высокой фенотипической вариацией коры, листового аппарата, желудей [3]. Кора может быть гладкой, трещиноватой, разделённой на отдельные пластинки, с извилистыми трещинами, короткими поперечными щелями, с развитым пробковым слоем или другими характерными особенностями. У дуба обыкновенного, или черешчатого (Q. robur),

кора с хорошо выраженными продольными глубокими извилистыми трещинами и короткими поперечными щелями, углубляющимися с возрастом; у дуба скального (Q. petraea) она разделена на отдельные пластинки. У дуба пробкового (Q. suber), в меньшей степени у дуба изменчивого (Q. variabilis) сильно развит пробковый слой коры; у американского дуба крупноплодного (Q. macrocarpa) пробковый слой образует характерные «крылья» на ветвях. Форма листьев варьируется от линейной до округлой, чаще с лопастным разделением листовой пластинки, но могут быть и без разделений (рис. 2). Основание: от выемчатого до узкоклиновидного. Верхушка: от заострённой до округлой. У деревьев с перерывами в вегетации наблюдается гетерофиллия. Средняя длина листовой пластинки составляет от 7 до 15 см, у вечнозелёных видов лист меньше средних величин, а у листопадных может достигать 40 см в длину и 30 см в ширину (Q. dentata, Q. macrophylla).

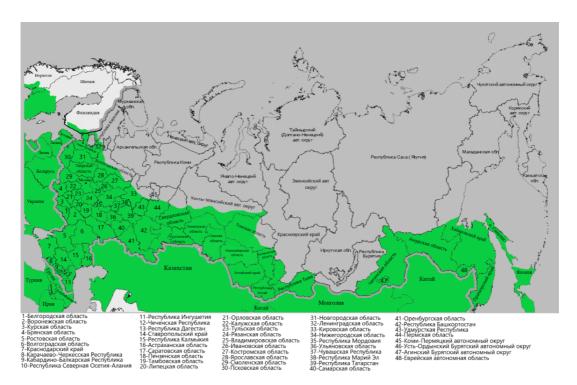


Рис. 1. Распространение рода Quercus на территории Российской Федерации (выделено зеленым цветом) Карта составлена авторами на основе проанализированных источников [3, 4, 38-57], а также материалов географического распространения видов Атласа-определителя растений и лишайников России и сопредельных стран https://www.plantarium.ru/

Черешки короткие, у некоторых видов достигают длины 7 см. Встречаются следующие морфологические типы листьев: лавра, падуба, каштана, лопастных, лопастно-зубчатых. Для большинства видов характерно резкое, угловатое ветвление. Дубы имеют слабый апикальный контроль, что приводит к многоствольности дубов [5]. Плюска покрывает до 2/3 желудя, на внешней поверхности с разнообразными по форме и величине прижатыми или оттопыренными чешуйками (рис. 2), цветение дуба происходит в конце апреля – в мае, одновременно с распусканием листьев.

Факторы высокой продолжительности жизни и устойчивости деревьев рода Quercus

Вопрос о продолжительности жизни всегда остается актуален для любых организмов. Лесные сообщества, каркас которых составляют деревьядолгожители, являются более устойчивыми и адаптивными к изменению внешних факторов. Исследования в разных областях лесной науки выявляют особенности, с которыми может быть связана высокая продолжительность жизни деревьев. В 1988 году Клековским была предложена теория,

что к древесным растениям-долгожителям применима модель «эффекта хемостата», наблюдаемая в бактериальных колониях, которые сохраняются в течение нескольких поколений и накапливают нейтральные мутации [6]. Основываясь на том, что апикальные меристемы претерпевают около пяти деления инициалей за вегетационный период, он предположил, что 200-летние деревья имеют 10 % мутаций, 500-летние – 25 % мутаций, ветки дерева рассматриваются как линии стволовых клеток. Такая теория накопления соматических мутаций для рода Quercus была подтверждена Plomion et al. в 2016 году [5]. Увеличение продолжительности жизни во многом зависит от иммунитета деревьев к инфекционным организмам. Plomion et al. на основе анализа генома дуба показали, что гены устойчивости к болезням имеют множественные тандемные дупликаты (TDGs), таким образом, увеличивается количество копий важного гена, направленного на предотвращение повреждений, вызванных патогенами, а значит, и устойчивости организма в целом.



Рис. 2. Морфологическое разнообразие листьев и желудей в роде *Quercus* (изображения листового аппарата и желудей взяты из Открытого онлайн атласа-определителя растений и лишайников России и сопредельных стран https://www.plantarium.ru/, сгруппированы авторами)

Такая же дупликация генов устойчивости была показана и для другого дерева-долгожителя эвкалипта [7]. Появление новых вариаций генов связывают с мейотическими мутациями, происходящими при половом размножении. У дуба также были обнаружены соматические мутации, возникающие в апикальных меристемах и способные передаваться генеративным тканям, потомству, поэтому соматические мутации на ряду с мейозом могут увеличивать генетическое разнообразие деревьев-долгожителей [5], что также может говорить о вкладе мугационной нагрузки в адаптацию, в частности в отношении защиты от новых вредителей и патогенов. Предполагается, что иммунная система вносит существенный вклад в выживание долгоживущих растений в течение нескольких столетий и приводит к адаптивной пластичности [5, 8]. По гипотезе Tobias и Guest [8] долгожительство базируется на основе трехступенчатого геномного подхода: 1) число генов и разнообразие; 2) геномная архитектура; 3) мутационная нагрузка, обусловленная продолжительностью жизни. Геномная архитектура выражается в кластеризации генов и их повторяемости, высоком количестве транспозируемых элементов. Кластеризуются в основном гены метаболического пути и R-гены устойчивости.

Важной особенностью видов рода *Quercus*, способствующей устойчивости и распространению, является наличие климатипов. На примере дубов Северной Америки было показано, что виды дифференцируются в пределах линий по наборам функциональных признаков, которые показывают коррелированную эволюцию и адаптацию к контрастным местообитаниям [9, 10]. Климатипы имеют разнонаправленные показатели, связанные с устойчивостью к различным факторам. Например, для зон с частыми и сильными пожарами характерны дубы с высокой способностью к росту поросли от корневищ и увеличением толщины коры [10]. Высотный градиент также сказывается на физиологических и морфологических особенностях [11]. Засухоустойчивость деревьев рода Quercus проявляется в балансе между предотвращением дефицита воды за счет влагоемкости листового аппарата и быстрым восстановлением общей воды в растении [11]. Таким образом, в зависимости от условий территорий необходимо подбирать наиболее приспособленные климатипы.

Геносистематика, объем генома и генетические карты рода *Quercus*

Вариация количества видов рода *Quercus* связана с фенотипическим полиморфизмом и особенностями описания видов, проводившегося в Америке [12, 13, 14]. В настоящее время, основываясь на методах классической и генетической систематики, выделяется два подрода: Euquercus (от 320 до 354 видов) и Cyclobalanopsis (76 видов). Филогенетическое отношение видов в кладах может быть исследовано путем анализа вариации различных маркерных последовательностей. Например, для дубов Северной Америки Pearse и Hipp [16] построили филогенетическое дерево видов Quercus, основанное на данных AFLP (2,932 полиморфизм длины амплифицированных фрагментов, основанный на 14 парах праймеров) (рис. 3). Интересно отметить наличие вариативности распространения подродов по регионам. Подрод Cyclobalanopsis приурочен к Юго-Восточной Азии, Euguercus к Северной Америке и представлен 200-234 видами, в Евразии – 120 видами, в Европе – 22 видами, в Азии – 98 видами. Самое высокое видовое разнообразие рода наблюдается в интервале с 15° по 30° северной широты в Центральной Америке (Мексика) и Южной Азии (Китай) [17]. Анализ ДНК позволил уточнить систематику рода. Были выделены три основные секции рода Quercus: группа Erythrobalanus (красный дуб), Lepidobalanus (белый дуб), группа Cerris. Среднее содержание двуцепочечной ДНК для группы Cerris – 1,81 пикограмм, для группы Lepidobalanus – 1,75 пикограмм, Erythrobalanus – 1,56 пикограмм [18]. Максимальный размер генома определен для Q. coccifera и Q. ilex (2,00 пикограмм), это вечнозеленые растения, по классификации Camus они относятся к двум различным группам (Q. ilex – Lepidobablanus и *Q. coccifera* – *Cerris*) [19, 20].

Модельным объектом для всего рода является дуб черешчатый *Quercus robur* L. Достижением генетических исследований в области картирования генома для вида *Q. robur* стали генетические карты. Первая хромосомная карта рода *Quercus* была опубликована в 1998 году для *Quercus robur* [21,

22]. Обе карты обеспечивают 85-90 % охват генома Q. robur. При разделении маркеры могут быть объединены в 12 групп сцепления, размер карты составил 893,2 сМ (для отцовской) и 921,7 сМ (для женской). Эта карта была в дальнейшем уточнена за счет включения новых SSRs [23] и дополнительного AFLP и STS. Модернизация продолжается до сих пор, и на данный момент уже расположено 854 маркера (271 RAPD, 457 AFLP, 10 SCAR, 59 SSR, 49 EST, 1 минисателлитный, 6 изоферментов и 1 рибосомальный маркер ДНК) [24]. Голландская карта, построенная на основе двусторонней псевдо тест-кросс стратегии [25], фиксирует тринадцать групп сцепления (в составе 12 хромосом), общая длина интегрированной карты - 659 сМ. Также существует немецкая карта (Gailing, 2008), построенная на основе 162 AFLP маркеров, сегрегирующих в соотношении 1:1 (92 маркеров из женского родителя и 70 маркеров от отцовского), и 48 микросателлитов.

Общая протяженность женской карты -1135,3 сМ со средним расстоянием между маркерами около 15,3 сМ; длина мужской карты составила 938,8 сМ. Дуб черешчатый является наиболее распространенным видом и важен не только для России, но и для европейских стран. Работа над расшифровкой генома вида Quercus robur началась в 2012 году французскими учеными во главе с Christophe Plomion в INRA Bordeaux [26]. Геном был секвенирован, собран и аннотирован. В конечном итоге было охарактеризовано около 26 000 генов, подсчитано, что 50 % из 750 млн пар нуклеотидов гаплоидного генома состоит из повторяющихся элементов. Этот первый геном дуба обеспечивает основу для изучения биологии и эволюции этих видов. На основе данного аннотированного генома могут проводиться исследования для выявления генов, необходимых для адаптации долгоживущих организмов к окружающей среде, генов, участвующих в симбиотических отношениях между мицелием трюфеля и его корнем, генов, ответственных за биосинтез древесных экстрактивных веществ, таких как дубильные вещества, придающие аромат и вкус спирту и вину [26]. Сформированы библиотеки фрагментов рестрикции [27, 28, 29] и SNP-фрагментов [30]. Более поздние исследования

10

позволили группе ученых во главе с Plomion coбрать эталонный геном дуба черешчатого с использованием высокопроизводительных технологий секвенирования, расшифровано 96 % от физического размера генома [31]. Также существует еще три проекта генома, хотя и более низкого качества [32-34]. Было показано, что геном этого культового дерева прошел через одно событие палеогексаплоидизации, за которым последовал массивный всплеск локальных дупликаций районов, в основном содержащих гены устойчивости к патогенам.

В большинстве случаев дубы являются экологическими доминантами, поэтому открытия на уровне генома будут актуальны на уровне лесных экосистем и могут явиться ключом для решения проблем устойчивости и продуктивности дубрав [35, 36, 10].

Разделение видов рода Quercus в подроды и секции

Подрод Quercus. Секция Quercus. Белые дубы (синонимы Lepidobalanus или Leucobalanus). Европа, Азия, Северная Африка, Северная Америка. Короткие черешки; желуди созревают за 6 месяцев, желуди гладкие. Виды: Q. ajoensis, Q. alba, Q. aliena, Q. arizonica, Q. austrina, Q. berberidifolia, Q. boyntonii, Q. carmenensis, Q. chapmanii, Q. chihuahuensis, Q. cornelius-mulleri, Q. copeyensis, Q. dalechampii, Q. depressipes, Q. deserticola, Q. dilatate, Q. diversifolia, Q. douglasii, Q. dumosa, Q. durata, O. engelmannii, O. fabri, O. faginea, O. furuhjelmi, Q. fusiformis, Q. gambelii, Q. garryana, Q. geminata, Q. glaucoides, Q. grisea, Q. havardii, Q. hinckleyi, Q. hondurensis, Падуб Q., Q. insignis, Q. john-tuckeri, Q. laceyi, Q. lanata, Q. leucotrichophora, Q. liebmannii, Q. lobata, Q. lusitanica, Q. lyrate, Q. macrocarpa, Q. margarettae, Q. martinezii, Q. mohriana, Q. michauxii, Q. mongolica, Q. muehlenbergii, Q. oblongifolia, Q. oglethorpensis, Q. oleoides, Q. Pacifica, Q. peduncularis, Q. petraea, Q. polymorpha, Q. praeco, Q. prinoides, Q. prinus, Q. pubescens, Q. pungens, Q. robur, Q. морщинистый, Q. sadleriana, Q. sagraeana, Q. sebifera, Q. сравнения, Q. sinuate, Q. toumeyi, Q. turbinella, Q. vaseyana, Q. virginiana, Q. welshii [37].

Секция Mesobalanus. Европа, Азия, Северная Африка. Черешки длинные; желуди созревают в течение 6 месяцев, желуди гладкие (тесно связаны с секцией *Quercus* и иногда включаемые в него). Виды: *Q. canariensis, Q. зубчатый, Q. frainetto, Q. macranthera, Q. pontica, Q. pyrenaica, Q. vulcanica.*

Секция Cerris. Европа, Азия, Северная Африка. Черешки длинные; желуди созревают в течение 18 месяцев, желудь от гладкого до немного опушенного. Виды: Q. acutissima, Q. alnifolia, Q. brantii, Q. calliprinos, Q. castaneifolia, Q. cerris, Q. coccifera, Q. franchetii, Q. infectoria, Q. ithaburensis, Q. libani, Q. macrolepis, Q. semecarpifolia, Q. suber, Q. trojana, Q. variabilis.

Секция Protobalanus. Промежуточные дубы. Юго-запад США и северо-запад Мексики. Короткие черешки, желуди созревают за 18 месяцев. Виды: Q. cedrosensis, Q. chrysolepis, Q. palmeri, Q. tomentella, Q. vacciniifolia [37].

Секция Lobatae (Erythrobalanus). Северная, Центральная и Южная Америка. Черешки длинные, желуди созревают за 18 месяцев. Виды: Q. acerifolia, Q. agrifolia, Q. albocincta, Q. arkansana, Q. buckleyi, Q. canbyi, Q. castanea, Q. coccinea, Q. costaricensis, Q. cualensis, Q. delgadoana, Q. depressa, Q. eduardii, Q. ellipsoidalis, Q. emoryi, Q. cepnoвидный, Q. gravesii, Q. graciliformis, Q. georgiana, Q. hemisphaerica, Q. hintoniorum, Q. hirtifolia, Q. humboldtii, Q. hypoleucoides, Q. hypoxantha, Q. ilicifolia, Q. iltisii, Q. imbricaria, Q. incana, Q. inopina, Q. kelloggii, Q. laevis, Q. laurifolia, Q. laurina, Q. marilandica, Q. myrtifolia, Q. palustris, Q. phellos, Q. planipocula, Q. pumila, Q. rapurahuensis, Q. robusta Q. rysophylla, Q. rubra, Q. salicifolia, Q. sapotifolia, Q. shumardii, Q. tardifolia Q. texana, Q. velutina, Q. viminea, Q. wislizeni, Q. xalapensis.

Подрод Cyclobalanopsis. Восточная и Юговосточная Азия. Они отличны от подрода Quercus. Желуди с отличительными чашками, имеющими сросшиеся кольца. Приблизительно 150 разновидностей. Виды: Q. acuta, Q. albicaulis, Q. argentata, argyrotricha, Q. augustinii, Q. austrocochinchinensis, Q. austroglauca, Q. bella, Q. blakei, Q. camusiae, Q. championii, Q. chapensis, Q. chevalieri, Q. chingsiensis, Q. chungii, Q. daimingshanensis, O. delavayi, O. delicatula, O. dinghuensis, O. disciformis, Q. edithiae, Q. elevatico-stata, Q. fleuryi, Q. gambleana, Q. gemelliflora, Q. gilva, Q. glauca, Q. helferiana, Q. hondae, Q. hui, Q. hypophaea, Q. jenseniana, Q. jinpinensis, Q. kerrii, Q. kiukiangensis, Q. kouangsiensis, Q. lamellosa, Q. lineata, Q. litoralis, Q. litseoides, Q. lobbii, Q. longinux, Q. lowii, Q. lungmaiensis, Q. merrillii, Q. morii, Q. motuoensis, Q. multinervis, Q. myrsinifolia, Q. neglecta, Q. ningangensis, Q. obovatifolia, Q. oxyodon, Q. pachyloma, Q. patelliformis, Q. pentacycla, Q. phanera, Q. poilanei, Q. salicina, Q. saravanensis, Q. schottkyana, Q. semiserrata, Q. sessilifolia, Q. sichourensis, Q. stenophylloides, Q. stewardiana, Q. subhinoidea, Q. subsericea, Q. sumatrana, Q. thorelii, Q. tomentosinervis, Q. treubiana, Q. xanthotricha, Q. Yingjiangensis [37].

Характеристика устойчивости видов рода Quercus Центральной России

Для успешного роста и развития древесным растениям в климатических и экологических условиях Центральной России необходимо быть морозо-, засухоустойчивыми, устойчиыми к болезням и вредителям [38, 39]. Результаты описания видов по параметрам устойчивости разных видов представлены в табл. 1.

Дуб черешчатый (O. robur) – различают две фенологические разновидности: дуб черешчатый поздний (Q. robur var. tardiflora), ранний (Q. robur var. praecox). Ранняя форма страдает от поздних весенних заморозков, но более зимостойка. Сорта: «Compacta», «Menhir», «Facrist», «Fastigiata», «Salfast», «Siedlec», «Cucullata» [40, 41]. Дуб черешчатый высокочувствителен к свету, под пологом материнского древостоя он не может нормально развиваться более 2-3 лет [42]. Он не переносит мокрые, грубогумусные кислые почвы, солонцы и солончаки. Для нормального развития почва должна быть плодородной, богатой органическими веществами, глубокой, свежей. Может расти на песке при достаточном увлажнении. Засухоустойчив, в поймах может переносить кратковременное затопление [43]. Особенности корневой системы дуба черешчатого позволяют использовать необходимые питательные вещества в труднодоступных для других древесных пород формах. Лимитирующим фактором на южной границе ареала является влагообеспеченность. В условиях лесостепи дубравы приурочены к повышенным элементам рельефа, изрезанным оврагами и балками [44].

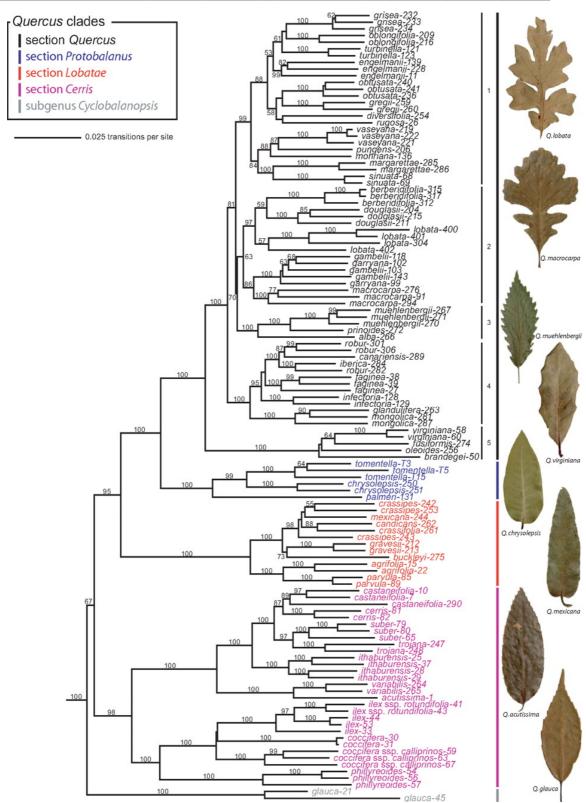


Рис. 3. Филогенетическое дерево рода Quercus, построенное для дубов, произрастающих в Северной Америке, на основе данных AFLP анализа (2,932 полиморфизм длины амплифицированных фрагментов, основанный на 14 парах праймеров). Материалы AFLP анализа опубликованы авторами Pearse S. and Hipp Andrew L. в PNAS October 27, 2009 106 (43) 18097-18102; https://doi.org/10.1073/pnas.0904867106 (https://www.pnas.org/content/106/43/18097) [16]

Таблица 1

Параметры устойчивости разных видов рода Quercus

Вид	Морозо- устойчивость	Засухо- устойчивость	Требования к почве	Устойчивость к заболевани-ям
Дуб черешчатый (<i>Q. robur</i>)	морозостой- кость высокая, но страдает от поздних весен- них заморозков	+	плодородная, богата органическими веществами	подвержен мучнистой росе
Дуб пушистый (Q. pubescens)	-	+	сухие, шиферные или глини- стые почвы с большим со- держанием извести	устойчив к мучнистой росе
Дуб зубчатый (Q. dentata)	-	относительно засухоустойчив	требователен к минеральному и органическому богатству почвы	устойчив к заболеваниям
Дуб крупноплодный (<i>Q. macrocarpa</i>)	+	+	умеренно требователен к почвенным условиям	комплексная устойчивость к возбудителям
Дуб монгольский (Q. mongolica)	+	+	не требователен	устойчив к мучнистой росе
Дуб красный (Q. rubra)	+	+	не требователен	устойчив к болезням и вредителям дуба черешчатого
Дуб белый (Q. alba)	недостаточно морозостоек	+	не требователен к влажности почвы, хорошо переносит засоление	устойчив к мучнистой росе
Дуб двуцветный (Q. bicolor)	недостаточно морозостоек	умеренно	умеренно требователен	устойчив к мучнистой росе
Дуб каштанолист- ный (Q. castaneifolia)	-	+	среднетребователен к плодородию и влажности почвы	комплексная устойчивость к возбудителям
Дуб черепитчатый (Q. imbricaria)	морозостоек до - 30 °C	+	не требователен	невосприим- чив к боль- шинству бо- лезней дуба черешчатого
Дуб скальный (Q. petraea)	менее зимосто- ек, чем дуб че- решчатый	+	среднетребователен к плодородию и влажности почвы	восприимчив к мучнистой росе (10-50 % кроны)
Дуб крупнопыльни- ковый (Q. macranthera)	сравнительно зимостоек	+	среднетребователен к плодородию почвы	устойчив к мучнистой росе
Дуб пробковый (Q. suber)	-	-	не требователен	относительно устойчив к мучнистой росе

Обозначения: «+» – признак хорошо выражен, «-» – признак не выражен.

Материалы для таблицы взяты из источников [39, 40, 41].

Дуб пушистый (*Q. pubescens*) — распространен в Молдавии, в горном Крыму и на Кавказе. Растет на сухих, преимущественно южных склонах, на шиферной или глинистой почве с большим содержанием извести. Очень свето- и теплолюбив, засухоустойчив и незимостоек. Леса и заросли дуба пушистого выполняют чрезвычайно важные горномелиоративные, почвозащитные и водоохранные функции [40].

Дуб зубчатый (Q. dentata) — в средней полосе кустарник до 2 м, сильно подмерзает. Сорта: «Pinnatifida», «Carl Ferris Miller» [41].

Дуб крупноплодный (*Q. macrocarpa*) – морозостоек [41].

Дуб монгольский (*Q. mongolica*) – в своём ареале морозостоек, при интродукции на северозапад повреждается весенними заморозками и зимними морозами [40].

Дуб красный (Q. rubra) — морозостоек, устойчив к болезням и вредителям дуба черешчатого, успешно интродуцируется в центральной части России, применяется при создании лесных культур и как декоративное, парковое дерево. Сорта: «Наагеп», «Мадіс Fire», «Rocket» [40, 41].

Дуб белый (*Q. alba*) – родом с востока Северной Америки. Растет в лесах вместе с другими видами дуба и карий, на различных почвах, но лучше на глубоких, богатых, хорошо дренированных, известняковых; на севере ареала распространяется не выше 200 м над ур. моря, на юге – до 1500 м над ур. моря. Растет быстро, довольно засухоустойчив, недостаточно морозостоек. В культуре с 1819 года [40, 41, 45].

Дуб двуцветный (*Q. bicolor*) – светолюбив, умеренно требователен к почвенным условиям. Предпочитает плодородные, влажные, дренированные, суглинистые почвы со слабокислой или нейтральной реакцией.

Зимостойкость снижена, в Москве подмерзают побеги и ветви. В природе двуцветный дуб нередко растёт рядом с дубом крупноплодным (*Quercus macrocarpa*). В результате формируются гибриды. Двуцветный дуб является одним из наиболее важных видов белых дубов для лесной промышленности. Кроме того, этот вид стал широко использоваться в ландшафтной архитектуре, поскольку относительно нечувствителен к пересадкам [40, 46].

Дуб каштанолистный (*Q. castaneifolia*) — один из важнейших лесообразователей Восточного Закавказья (Ленкорань), где образует чистые древостои или растет в смеси с дзельквой, парротией, грабом. Свето- и теплолюбив, незимостоек, среднетребователен к плодородию и влажности почвы. Отличается ценнной древесиной и высокой декоративностью [40]. В России введён в культуру в 1830 году в Никитском саду. Много плодоносящих особей в парках Сочи, Владикавказа. На Северном Кавказе значительные насаждения под Пятигорском.

Дуб черепитчатый (Q. imbricaria) — морозостоек до -30 °C, невосприимчив к большинству болезней дуба черешчатого [41].

Дуб скальный (*Q. petraea*) – по долговечности сходен с дубом черешчатым, но менее светолюбив, более теплолюбив и менее зимостоек, среднетребователен к плодородию и влажности почвы. В районах контактов с дубом черешчатым образует гибриды с варьирующимися морфологическими признаками, сочетающими в себе биологические и экологические особенности исходных видов [40].

Дуб крупнопыльниковый (Q. macranthera) — очень светолюбив, сравнительно зимостоек, засухоустойчив, не требователен к плодородию почвы [40].

Дуб пробковый (*Q. suber*) – живет до 300 лет. Очень свето- и теплолюбивый, засухоустойчивый. Лучше всего растет на почвах легкого механического состава. Районы естественного произрастания находятся в Средиземноморье. В СССР культивировался на Черноморском побережье Крыма и Кавказа как ценный пробконос и декоративное парковое дерево [40].

Естественная межвидовая гибридизация дубов возможна в местах пересечения ареалов произрастания, полученные гибриды сочетают в себе эколого-биологические особенности обоих видов [40]. В нашей стране искусственная гибридизация впервые проводилась в 1932 году А.И. Колесниковым, скрещивались дуб черешчатый и дуб крупноплодный, полученные гибриды отличались быстрым ростом [47].

Наиболее распространенный в европейской части России вид – это дуб черешчатый.

Дубы являются очень ценной лесообразующей породой. Именно поэтому проводились неоднократные исследования по интродукции видов из этого рода в различные условия. К настоящему времени дубы успешно интродуцированы во многие регионы России. На территорию Алтайского края дуб черешчатый был завезён в конце XIX начале XX вв. Наиболее устойчивые и продуктивные древостои были сформированы в условиях низкогорья, где дуб черешчатый по скорости роста опережал дуб монгольский [48]. В Санкт-Петербурге и Ленинградской области род Quercus широко культивируется в лесопарковом хозяйстве и является наиболее долговечным из всей местной и интродуцированной флоры [49]. В условиях южной лесостепи Омской области успешно интродуцированы дуб черешчатый и дуб монгольский, по большей части используются в городском озеленении [50]. Дуб красный (Q. rubra) – наиболее перспективный вид для интродукции в центральной России и странах ближнего зарубежья. Хорошо растёт и плодоносит по всему ареалу дуба черешчатого и выходит за его пределы. В Беларуси рассматривается как инвазионный вид и включен в перечень «Агрессивные виды диких животных и дикорастущих растений на территории Республики Беларусь» [51, 52, 53]. Дуб северный в условиях Брянской области по сравнению с аборигенным дубом черешчатым имеет более продолжительный период вегетации и в благоприятные годы за сезон может формироваться два прироста по высоте. Широкий уровень видовой фенологической изменчивости может говорить о высоком адаптивном потенциале [54, 55]. Также на территории Центральной России и стран ближнего зарубежья возможно выращивание следующих видов рода: дуб черепитчатый, двухцветный, северный, крупноплодный, каштановый. Дуб черешчатый (Q. robur) успешно интродуцирован в Западной Сибири, в предгорьях Алтая образует высокопродуктивные насаждения [56]. Также возможно выращивание дуба черешчатого в условиях южной лесостепи [57]. Восточнее Республики Тыва возможно внедрение морозоустойчивых и неприхотливых к почвенным условиям видов: дуб белый и дуб красный. Дуб монгольский хорошо растёт и плодоносит на юге Западной Сибири и в европейской части России [53]. Среди интродуцированных видов есть те, которые обладают большей комплексной устойчивостью к болезням: дуб черепитчатый, двухцветный, северный, крупноплодный, каштановый, красный [58].

Значение и применение рода *Quercus*

Промышленное применение. Дубовые леса являются источником ценной древесины, превосходящей древесину сосны, березы, в дубравах заготавливается сырье для кожевенной промышленности, желуди дуба служат семенным материалом при создании культур [4]. Применение древесины дуба очень разнообразно. В истории кораблестроения дуб использовался для создания шпангоутов и килей. Больше всего ценились казанские дубы [59]. В вагоностроении используется для внешней и внутренней отделки, для изготовления сельскохозяйственных машин. Применяется в строительстве гидротехнических сооружений, требующих повышенной прочности и стойкости к загниванию. В настоящее время используется в бочарном, фанерном, строгальном производстве [60]. В мебельном производстве дуб ценится за красивую структуру, прочность и долговечность [61]. Является эталоном в изготовлении напольных покрытий [62]. Дуб пробковый Q. suber используется для получения пробки. Кора и древесина содержат дубильные вещества (танниды), используемые для дубления кож. Высушенную кору молодых ветвей и тонких стволов дуба черешчатого применяют как вяжущее средство в виде водного отвара для полоскания при воспалительных процессах полости рта, зева, глотки, а также для примочек при лечении ожогов. Жёлуди идут на суррогат кофе и на корм для свиней и некоторых других сельскохозяйственных животных. Листья дуба выделяют фитонциды, убивающие кишечную флору [63, 64].

Экологическое значение. Дуб используется в полезащитном лесоразведении, интенсивно выделяет кислород. Обладает высокими эстетическими качествами, используется в озеленении, например, дуб каштанолистный (*Q. castaneifolia*) разводят в садах и парках как декоративное растение [65].

Дубы наряду с другими древесными породами являются частью экологического каркаса городов, выполняют водоохранную, противоэрозионную, природоохранную, рекреационную и эстетическую функции [66, 67].

Заключение

Анализ зарубежных и российских исследований генетики и интродукции рода *Quercus* показал:

- для рода Quercus составлены генетические карты, которые обеспечивают 90 % охват генома;
- генетический анализ позволил уточнить филогенетические связи и разделить род на подроды Euquercus (от 320 до 354 видов) и Cyclobalanopsis (76 видов) и 6 секций, основные из которых: группа *Erythrobalanus* (красный дуб), *Lepidobalanus* (белый дуб), группа *Cerris*;
- для вида *Quercus robur* секвенирован, собран и аннотирован геном. Охарактеризовано около 26 000 генов, подсчитано, что 50 % из 750 млн пар нуклеотидов гаплоидного генома состоит из повторяющихся элементов. Геном дуба черешчатого является основой для изучения биологии и эволюции разных видов рода *Quercus*;
- дубы формируют климатипы, которые имеют разнонаправленные показатели, связанные с

устойчивостью к факторам абиотической природы (засуха, пожары, заморозки);

- расшифровка генома позволила выяснить, что долгожительство и устойчивость дубов во многом базируется на дупликации R-генов устойчивости к патогенам и генам метаболического пути, кроме этого, свой вклад в адаптивный потенциал вносят соматические мутации апикальных меристем побегов, которые могут передаваться генеративным тканям и, как следствие, потомству;
- в большинстве случаев дубы являются экологическими доминантами, поэтому открытия на уровне генома будут актуальны на уровне лесных экосистем и могут являться ключом для решения проблем устойчивости и продуктивности дубрав;
- высокая экологическая пластичность видов, их устойчивость к факторам биогенной и абиогенной природы позволяет проводить успешную интродукцию во многие регионы России.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Воронежской области в рам-ках научного проекта № 19-44-363001\20.

Библиографический список

- 1. Menitsky, Y. L. Oaks of Asia / Y. L. Menitsky. USA, Enfield (NH): Science Publishers, 2005. 549 p.
- 2. Quercus portal. A European genetic and genomic web resources for Quercus. URL: https://w3.pierroton.inra.fr/QuercusPortal/index.php?p=BIODIVERSITY.
 - 3. Деревья и кустарники СССР. Москва ; Ленинград, 1951. Т. 2. С. 422–493.
- 4. Бугаев, В. А. Дубравы европейской части России / В. А. Бугаев, А. Л. Мусиевский, В. В. Царалунга // Известия ВУЗов. Лесной журнал. 2004. № 2. С. 7–13. URL: https://cyberleninka.ru/article/n/dubravy-evropeyskoy-chasti-rossii (дата обращения: 15.12.2020).
- 5. Oak genome reveals facets of long lifespan / C. Plomion [et al.] // Nature Plants. -2016. Vol. 4. P. 440-452. DOI 10.1038/s41477-018-0172-3.
- 6. Klekowski, E. Mutation rates in mangroves and other plants / E. Klekowski // Genetica. -1998. No. 102-103: pp. 325-331. DOI 10.1023/A:1017026907407.
- 7. Differences in gene expression within a striking phenotypic mosaic Eucalyptus tree that varies in susceptibility to herbivory / A. Padovan [et al.] // BMC Plant Biol. -2013. Vol. 13. P. 29. DOI 10.1186/1471-2229-13-57.
- 8. Tobias, P. A. Tree immunity: growing old without antibodies / P. A. Tobias, D. I. Guest // Trends Plant Sci. 2014. No. 19 (6). P. 367-370. Epub 2014 Feb 18. PMID: 24556378. DOI 10.1016/j.tplants.2014.01.011.

- 9. Cavender-Bares, J. Shocks to the system: community assembly of the oak savanna in a 40-year fire frequency experiment / J. Cavender-Bares, P. B. Reich // Ecology. -2012. No. 93. P. 52-69. DOI 10.1890/11-0502.1.
- 10. Cavender-Bares, J. Diversification, adaptation, and community assembly of the American oaks (Quercus), a model clade for integrating ecology and evolution / J. Cavender-Bares // New Phytologist. January 2019. Vol. 221. Iss. 2. P. 669–692. DOI 10.1111/nph.15450.
- 11. Paleoclimatological patterning in southern Mesoamerica / W. J. Folan, J. Gunn, J. D. Eaton, R. W. Patch // *Journal of Field Archaeology.* 1983. Vol. 10. P. 453–468. DOI 10.2307/529468.
- 12. Valencia, S. A. Diversidad del genero Quercus (Fagaceae) en Mexico / S. A. Valencia // Bol. Soc. Bot. Mex. 2004. Vol. 75. P. 33–54.
- 13. The genus Quercus in Mexico. In Ramammoorthy / K. C. Nixon [et al.] // Biological diversity of Mexico: origins and distribution. -1993. P.447-458. ISBN 019506674X, 9780195066746.
- 14. Menitsky, Y. L. Oaks of Asia / Y. L. Menitsky. USA, Enfield (NH) : Science Publishers, 2005. 549 p. ISBN: 1-57808-229-3.2005.
- 15. Flora Europaea. Revised Edition. Cambridge : Cambridge University Press, 1993. 581 p. ISBN-13: 9780521153669.
- 16. Pearse, S. Phylogenetic and trait similarity to a native species predict herbivory on non-native oaks / I. S. Pearse, A. L. Hipp // PNAS October 27. 2009. No. 106 (43). P. 18097–18102. DOI 10.1073/pnas.0904867106.
- 17. Quercus portal. A European genetic and genomic web resources for Quercus. URL: https://w3.pierroton.inra.fr/QuercusPortal/index.php?p=BIODIVERSITY.
- 18. Fagaceae: comparative Genetic Mapping in Fagaceae / A. M. Kremer[et al.] // Forest Trees. 2007. Vol. 5. P. 161–187. DOI 10.1007/978-3-540-34541-1_5.
- 19. Manos, P. S. Phylogenetic analyses of "higher" Hamamelidiae based on plastid sequence data / P. S. Manos, K. P. Steele // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. P. 1407–1419. DOI 10.2307/2446139.
- 20. Xu, L. A. Diversite de l'ADN chloroplastique et relations phylogénétiques au sein des Fagacees et du genre Quercus / L. A. Xu. Nancy : These Universite Henri Poincare, 2004. 129 p.
- 21. A genetic linkage map of Quercus robur L. (pedunculate oak) based on RAPD, SCAR, microsatellite, minisatellite, isozyme and 5S rDNA markers / T. Barreneche [et al.] // Theor Appl Genet. 1998. Vol. 97. P. 1090–1103. DOI 10.1139/g05-091.
- 22. Grattapaglia, D. Genetic linkage maps of Eucalyptus grandis and Eucalyptus urophylla using a pseudo test-cross mapping strategy and RAPD markers / D. Grattapaglia, R. Sederoff // Genetics. 1994. Vol. 137. P. 1121–1137. PMCID: PMC1206059.
- 23. Comparative mapping between Quercus and Castanea using simple-sequence repeats (SSRs) / T. Barreneche [et al.] // Theor Appl Genet. 2004. Vol. 108. P. 558–566. DOI 10.1007/s00122-003-1462-2.
- 24. Quercus portal. A European genetic and genomic web resources for Quercus. URL: https://w3.pierroton.inra.fr/QuercusPortal/index.php?p=GENETIC MAPPING.
- 25. Bakker, E. G. Towards molecular tools for management of oak forests / E. G. Bakker. Wageningen : PhD, Alterra, 2001. 114 p.
 - 26. Oak genom. URL: http://www.oakgenome.fr/.
- 27. Analysis of BAC end sequences in oak, providing insights into the composition of the genome of this keystone species / P. Faivre-Rampant, I. Lesur, C. Boussardon [et al.] // BMC Genomics. 2011. No. 12. P. 292. DOI 10.1186/1471-2164-12-292.
- 28. Outlier loci highlight the direction of introgression in oaks / E. Guichoux, P Garnier-Géré, L Lagache [et al.] // Molecular ecology. 2013. No. 22. P. 450–462. DOI 10.1111/mec.12125.

- 29. Single-nucleotide polymorphism discovery and validation in high density SNP array for genetic analysis in European white oaks / C. Lepoittevin, C. Bodenes, E. Chancerel [et al.] // Mol Ecol Res. 2015. No. 15. P. 1446–1459. DOI 10.1111/1755-0998.12407.
- 30. Decoding the oak genome: public release of sequence data, assembly, annotation and publication strategies / C. Plomion, J. M. Aury, J. Amselem [et al.] // Mol Ecol Res. 2016. Vol. 16. P. 254–265. DOI 10.1111/1755-0998.12425.
- 31. Oak genome reveals facets of long lifespan / C. Plomion, J. M. Aury, J. Amselem [et al.] // Nature Plants. 2018. Vol. 4. P. 440–452. DOI 10.1038/s41477-018-0172-3.
- 32. First draft assembly and annotation of the genome of a California endemic oak Q. *lobata* Née (Fagaceae) / V. L. Sork [et al.] // G3. 2016. Vol. 6. P. 3485–3495. DOI 10.1534/g3.116.030411.
- 33. Low number of fixed somatic mutations in a long-lived oak tree / E. Schmid-Siegert [et al.] // Nature Plants. 2017. Vol. 3. P. 926–929. DOI 10.1038/s41477-017-0066-9.
- 34. The draft genome sequence of cork oak / A. M. Ramos [et al.] // Sci. Data. -2018. Vol. 5. P. 180069. DOI 10.1038/sdata.2018.69.
- 35. Gailing, O. Interspecific gene flow and maintenance of species integrity in oaks / O. Gailing, A. L. Curtu // Annals of Forest Research. 2014. No. 57 (5). P. 18. DOI 10.15287/afr.2014.171.
- 36. Genetic and genomicapproaches to assess adaptive genetic variation in plants: forest trees as a model / O. Gailing, B. Vornam, L. Leinemann, R. Finkeldey // Physiologia Plantarum. 2009. 137. P. 509–519. DOI 10.1111/j.1399-3054.2009.01263.x.
 - 37. Knowledgr. http://ru.knowledgr.com/00121325/СписокРазновидностейQuercus.
- 38. Козловский, Б. Л. Результаты интродукционного испытания видов рода *Quercus* L. в ботаническом саду ЮФУ / Б. Л. Козловский, М. В. Куропятников, О. И. Федоринова // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о земле». -2016. -№ 2. -C. 53–58.
- 39. Хвасько, А. В. Устойчивость различных видов и форм дуба к наиболее распространенным заболеваниям / А. В. Хвасько, С. А. Румянцев // Труды БГТУ. Сер. Лесное хозяйство. Минск : БГТУ, 2011. № 1 (139). С. 258–260.
- 40. Булыгин, Н. Е. Дендрология / Н. Е. Булыгин. Санкт-Петербург : Агропромиздат, 1991. URL: https://search.rsl.ru/ru/record/01001274301 (дата обращения: 01.12.2020).
- 41. Коновалова, Т. Ю. Атлас декоративных деревьев и кустарников / Т. Ю. Коновалова, Н. А. Шевырёва. Москва : Фитон XXI, 2018. 336 с. ISBN 978-5-906811-45-5. URL: https://search.rsl.ru/ru/record/01009602263 (дата обращения: 02.12.2020).
- 42. Лосицкий, К. Б. Восстановление дубрав / К. Б. Лосицкий. Мосева : Сельхозиздат, 1963. 359 с. URL: https://search.rsl.ru/ru/record/01006321066. (дата обращения: 02.12.2020).
- 43. Высоцкий, Г. Н. Учение о влиянии леса на изменение среды его произрастания и на окружающее пространство: учение о лесной пертиненции / Г. Н. Высоцкий. Ленинград : Гослесбумиздат, 1950. 104 с. URL: https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/vysocki/text.pdf (дата обращения: 23.11.2020).
- 44. Харченко, Н. А. О естественном возобновлении дуба черешчатого под пологом материнского древостоя / Н. А. Харченко, Н. Н. Харченко // Лесотехнический журнал. 2013. Т. 3. № 4. С. 42—53. Библиогр.: с. 53 (11 назв.). DOI 10.12737/2179.
- 45. Энциклопедия декоративных садовых растений. URL: http://flower.onego.ru/kustar/quercus.html. (дата обращения: 05.12.2020).
- 46. Питомник. В мире растений. URL: https://www.drevo-spas.ru/derevja/dub-dvuhcvetnij.html. (дата обращения: 05.12.2020).
- 47. Хелпикс. Некоторые результаты селекции дуба черешчатого. URL: https://helpiks.org/8-93680.html (дата обращения: 07.12.2020).

- 48. Маленко, А. А. К вопросу о выращивании дуба черешчатого в сухой степи (Алтайский край) / А. А. Маленко, Е. С. Ширяева // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2013. № 8. С. 54—58. URL: https://cyberleninka.ru/article/n/k-voprosu-o-vyraschivanii-duba-chereshchatogo-v-suhoy-stepialtayskiy-kray (дата обращения: 14.12.2020).
- 49. Состояние дуба черешчатого в ботаническом саду БИН РАН / Е. Г. Веденяпина, А. В. Волчанская, Н. В. Лаврентьев, Г. А. Фирсов // Вестник Удмуртского университета. 2015. № 6. С. 43–50. *Библиогр.:* с. 49 (15 назв.).
- 50. Выращивание дуба черешчатого (Q. robur) в условиях южной лесостепи Омской области / Г. В. Барайщук, А. С. Казакова, Н. Ю. Шевченко, А. А. Гайвас // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. -2016. N gar 2.0.00 3. -C. 13-19. Библиогр.: с. 18-19 (9 назв.)
- 51. Агрессивные чужеродные виды диких животных и дикорастущих растений на территории Республики Беларусь / Ин-т экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси. Минск, 2008. 44 с.
- 52. Черкасс, Е. В. Популяция дуба красного в Беловежской пуще / Е. В. Черкасс, О. В. Морозов // Труды БГТУ. № 1. Лесное хозяйство. 2012. № 1 (148). С. 127—129. Библиогр.: с. 129 (5 назв.).
- 53. Малеев, В. П. Род 6. Q. Дуб L. // Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции / В. П. Малеев, С. Я. Соколов ; ред. тома С. Я. Соколов. Москва Ленинград : Изд-во АН СССР, 1951. С. 444—446. 612 с. URL: http://uipmgu.ru/catalog/item28.html (дата обращения: 02.12.2020).
- 54. Граборов, А. В. Особенности сезонного развития дуба северного в Брянской области / А. В. Граборов, В. И. Шошин // Лесотехнический журнал. -2014. -№ 4. C. 83–92. Библиогр.: c. 90–91 (12 назв.). DOI 10.12737/8444.
- 55. Шошин, В. И. О введении дуба северного в подпологовые культуры Брянского лесного массива / В. И. Шошин, А. В. Граборов // Лесотехнический журнал. 2014. № 2. С. 122—127. *Библиогр.: с. 127 (11 назв.).* DOI 10.12737/4516.
- 56. Чижов, Б. Е. Стратегия интродукции дуба черешчатого в Западной Сибири с учетом его эктопического ареала / Б. Е. Чижов, М. В. Глухарева, Д. И. Бобров // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. -2013. -№ 10. С. 63–68. ISSN 1996-4277.
- 57. Выращивание дуба черешчатого (Q. robur) в условиях южной лесостепи Омской области / Γ . В. Барайщук, А. С. Казакова, Н. Ю. Шевченко, А. А. Гайвас // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2016. № 3. С. 13–19. Библиогр.: с. 18-19 (9 назв.).
- 58. Хвасько, А. В. Устойчивость различных видов и форм дуба к наиболее распространенным заболеваниям / А. В. Хвасько, С. А. Румянцев // Труды БГТУ. № 1. Лесное хозяйство. 2011. № 1 (139). С. 258—260. Библиогр.: с. 260 (4 назв.). ISSN 1683-0377.
- 59. Лупанова, Е. М. Некоторые аспекты организации и технологий лесного хозяйства в России XVIII в. / Е. М. Лупанова // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2015. № 3 (345). С. 142—165. URL: https://cyberleninka.ru/article/n/nekotorye-aspekty-organizatsii-i-tehnologiy-lesnogo-hozyaystva-v-rossii-xviii-v (дата обращения: 14.12.2020).
- 60. Андреев, Н. В. Основы лесного хозяйства и деревянного домостроительства : учебное пособие / Н. В. Андреев ; ПГТУ. Йошкар-Ола, 2015. 212 с.
- 61. Мухурова, Е. А. Разработка рационального плана раскроя бревен на черновые мебельные заготовоки целевого назначения / Е. А. Мухурова, С. В. Шетько // Труды БГТУ. № 2. Лесная и деревообрабатывающая промышленность. 2012. № 2 (149). C. 140–143. Библиогр.: с. 143 (6 назв.). ISSN 1683-0377.
- 62. Кошелева, Н. А. Улучшение эксплуатационных свойств древесины лиственных пород с целью расширения области ее применения / Н. А. Кошелева, Д. В. Шейкман // Труды БГТУ. № 2. Лесная и деревообрабатывающая промышленность. 2014. № 2 (166). С. 235—237. Библиогр.: с. 237 (2 назв.).

- 63. Михин, В. И. Формирование защитных насаждений из дуба черешчатого в Центральном Черноземье России / В. И. Михин, Е. А. Михина // Лесотехнический журнал. -2018. -№ 4. -ℂ. 109–117. $\mathit{Библиогр.: c. 116}$ (10 назв.). DOI 10.12737/article 5c1a321965cf38.69751554.
- 64. Карташова, Н. П. Ландшафтно-экологическая оценка территории больницы (на примере городской больницы г. Воронежа) / Н. П. Карташова, А. С. Селиванова // Лесотехнический журнал. -2017. -№ 2. С. 128-134.
- $65.\ Дуб\ //\$ Большая советская энциклопедия : [в $30\ \mathrm{T.}$] / гл. ред. А. М. Прохоров. 3-е изд. Москва : Советская энциклопедия, 1969–1978.
- 66. Григорьевская, А. Я. Флора дубрав городского округа город Воронеж: биогегографический, экологический, природоохранный аспекты: монография / А. Я. Григорьевская, Д. С. Зелепукин. Воронеж: Издательство им. Е.А. Болховитинова, 2013. 260 с. URL: https://cyberleninka.ru/article/n/flora-voronezhskogogorodskogo-okruga-gorod-voronezh-biogeograficheskiy-landshaftno-ekologicheskiy-istoricheskiy-aspekty (дата обращения: 13.12.2020).

References

- 1. Menitsky Y. L. Oaks of Asia. USA. Enfield (NH): Science Publishers, 2005. 549 p.
- 2. Quercus Portal. URL: https://w3.pierroton.inra.fr/QuercusPortal/index.php?p=BIODIVERSITY.
- 3. Derev ya i kustarniki SSSR [Trees and shrubs of the USSR]. M.; L., 1951, Vol. 2, pp. 422-493 (in Russian).
- 4. Bugaev V.A., Musievsky A.L., Tsaralunga V.V. Dubravy evropeyskoy chasti Rossii [Oaks of the European part of Russia]. *Lesnoy zhurnal* [Forestry journal]. 2004. № 2. pp. 7-13 (in Russian).
- 5. Plomion C. et al. (2016) Oak genome reveals facets of long lifespan. *Nature Plants*. No. 4, pp. 440-452. DOI 10.1038/s41477-018-0172-3.
- 6. Klekowski E. (1998) Mutation rates in mangroves and other plants. *Genetica*, No. 102–103, pp. 325-331. DOI 10.1023/A:1017026907407.
- 7. Padovan A. et al. (2013) Differences in gene expression within a striking phenotypic mosaic Eucalyptus tree that varies in susceptibility to herbivory. *BMC Plant Biol*. No. 13, p. 29. DOI 10.1186/1471-2229-13-57.
- 8. Tobias P.A., Guest D.I. (2014) Tree immunity: growing old without antibodies. *Trends Plant Sci.* 19(6): 367-70. Epub 2014 Feb 18. PMID: 24556378. DOI 10.1016/j.tplants.2014.01.011.
- 9. Cavender-Bares J., Reich P.B. (2012) Shocks to the system: community assembly of the oak savanna in a 40-year fire frequency experiment. *Ecology*, 93, pp. 52-69. DOI 10.1890/11-0502.1.
- 10. Cavender-Bares J. (2019) Diversification, adaptation, and community assembly of the American oaks (Quercus), a model clade for integrating ecology and evolution. *New Phytologist*. January 2019. Vol. 221, I. 2, pp. 669-692. DOI 10.1111/nph.15450.
- 11. Folan W.J., Gunn J., Eaton J.D., Patch R.W. (1983) Paleoclimatological patterning in southern Mesoamerica. *Journal of Field Archaeology*. 10. pp. 453-468. DOI 10.2307/529468.
- 12. Valencia S.A. (2004) Diversidad del genero Quercus (Fagaceae) en Mexico. *Bol. Soc. Bot. Mex.* V. 75, pp. 33-54.
- 13. Nixon K.C. The genus Quercus in Mexico. In Ramammoorthy. Biological diversity of Mexico: origins and distribution, 1993, pp. 447-458. ISBN 019506674X, 9780195066746.
- 14. Menitsky Y.L. Oaks of Asia. USA. Enfield (NH): Science Publishers, 2005. 549 p. ISBN: 1-57808-229-3.2005.
- 15. Flora Europaea. Revised Edition. Cambridge: Cambridge University Press, 1993. 581 p. ISBN-13: 9780521153669.
- 16. Pearse S., Hipp A. L. (2009) Phylogenetic and trait similarity to a native species predict herbivory on non-native oaks Ian. PNAS October 27. 106 (43), pp. 18097-18102. DOI 10.1073/pnas.0904867106.
 - 17. Quercus Portal. URL: https://w3.pierroton.inra.fr/QuercusPortal/index.php?p=BIODIVERSITY.

- 18. Kremer, A. M. (2007) Fagaceae: comparative Genetic Mapping in Fagaceae. *Forest Trees*, Vol. 5, pp. 161-187. DOI 10.1007/978-3-540-34541-1_5.
- 19. Manos P. S. (1997) Phylogenetic analyses of "higher" Hamamelidiae based on plastid sequence data. *Amer. J. Bot.* Vol. 84, pp. 1407-1419. DOI 10.2307/2446139.
- 20. Xu L.A. Diversite de l'ADN chloroplastique et relations phylogénétiques au sein des Fagacees et du genre Quercus. Nancy: These Universite Henri Poincare, 2004. 129 p.
- 21. Barreneche T. (1998) A genetic linkage map of Quercus robur L. (pedunculate oak) based on RAPD, SCAR, microsatellite, minisatellite, isozyme and 5S rDNA markers. *Theor Appl Genet.*, Vol. 97, pp. 1090-1103. DOI 10.1139/g05-091.
- 22. Grattapaglia D. (1994) Genetic linkage maps of Eucalyptus grandis and Eucalyptus urophylla using a pseudo test-cross mapping strategy and RAPD markers. *Genetics*. Vol. 137, pp. 1121-1137. PMCID: PMC1206059.
- 23. Barreneche, T. (2004) Comparative mapping between Quercus and Castanea using simple-sequence repeats (SSRs). *Theor Appl Genet*. V. 108, pp. 558-566. DOI 10.1007/s00122-003-1462-2.
 - 24. Quercus Portal. URL: https://w3.pierroton.inra.fr/QuercusPortal/index.php?p=GENETIC_MAPPING.
- 25. Bakker E. G. Towards molecular tools for management of oak forests. Wageningen: PhD, Alterra, 2001. 114 p.
 - 26. Oak genome. URL: http://www.oakgenome.fr/.
- 27. Faivre-Rampant P. (et al.) (2011) Analysis of BAC end sequences in oak, providing insights into the composition of the genome of this keystone species. *BMC Genomics*. 12. p. 292. DOI 10.1186/1471-2164-12-292.
- 28. Guichoux E., Garnier-Géré P., Lagache L. (et al.) (2013) Outlier loci highlight the direction of introgression in oaks. *Molecular ecology*. 22. p. 450-462. DOI 10.1111/mec.12125.
- 29. Lepoittevin C., Bodenes C., Chancerel E. (et al.) (2015) Single-nucleotide polymorphism discovery and validation in high density SNP array for genetic analysis in European white oaks. *Mol Ecol Res.* 15:1446-59. DOI 10.1111/1755-0998.12407.
- 30. Plomion C., Aury J.M., Amselem J. (et al.) (2016) Decoding the oak genome: public release of sequence data, assembly, annotation and publication strategies. *Mol Ecol Res.* 16. pp. 254-265. DOI 10.1111/1755-0998.12425.
- 31. Plomion C., Aury J.M., Amselem J. (et al.) (2018) Oak genome reveals facets of long lifespan. *Nature Plants*. 4. pp. 440-452. DOI 10.1038/s41477-018-0172-3.
- 32. Sork V.L. (et al.) (2016) First draft assembly and annotation of the genome of a California endemic oak *Q. lobata* Née (Fagaceae). *G3*. 6. pp. 3485-3495. DOI 10.1534/g3.116.030411.
- 33. Schmid-Siegert E. (et al.)(2017) Low number of fixed somatic mutations in a long-lived oak tree. *Nature Plants*. 3. pp. 926-929. DOI 10.1038/s41477-017-0066-9.
- 34. Ramos A.M. (et al.)(2018) The draft genome sequence of cork oak. *Sci. Data.* 5:180069. DOI 10.1038/sdata.2018.69.
- 35. Gailing O. (2014) Interspecific gene flow and maintenance of species integrity in oaks. *Annals of Forest Research*. 57(5). P. 18. DOI 10.15287/afr.2014.171.
- 36. Gailing O. (2009) Genetic and genomicapproaches to assess adaptive genetic variation in plants: forest trees as a model. *Physiologia Plantarum.* 137. pp. 509-519. DOI 10.1111/j.1399-3054.2009.01263.x.
 - 37. List of *Quercus* species. URL: http://ru.knowledgr.com/00121325/SpisokRaznovidnostejQuercus.
- 38. Kozlovsky B.L., Kuropyatnikov M.V., Fedorinova O.I. (2016) *Rezul'taty introdukcionnogo ispytaniya vidov roda Q. L. v botanicheskom sadu YuFU* [Results of the introduction test of species of the genus Quercus. L. in the Botanical garden of the southern Federal University]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya «Biologiya. Nauki o zemle»* [Bulletin of the Udmurt University. Series "Biology. Earth Sciences"]. № 2, pp. 53-58 (in Russian).
- 39. Khvas'ko A. V, Rumyancev S. A. (2011) *Ustojchivost' razlichnykh vidov i form duba k naibolee rasprostranennym zabolevaniyam* [Resistance of various types and forms of oak to the most common diseases]. *Trudy BGTU. Ser. Lesnoe khozyaystvo* [Proceedings of BSTU. Ser. Forestry]. Minsk: BGTU, 2011. № 1 (139), pp. 258-260 (in Russian).
 - 40. Bulygin, N. E. *Dendrologiya* [Dendrology]. Saint Petersburg: Agropromizdat, 1991.

- 41. Konovalova T. Yu., Shevyryova N.A. *Atlas dekorativnykh derevyev i kustarnikov* [Atlas of ornamental trees and shrubs]. Moscow: Fiton XXI, 2018. 336 p. (in Russian).
- 42. Lositsky K. B. *Vosstanovlenie dubrav* [Restoration of oak forests]. Moscow: Selkhozizdat, 1963. 359 p. (in Russian).
- 43. Vysotsky G. N. *Uchenie o vliyanii lesa na izmenenie sredy ego proizrastaniya i na okruzhayushhee prostranstvo: uchenie o lesnoj pertinencii* [The doctrine of the influence of the forest on changing the environment of its growth on the surrounding space: the doctrine of forest pertinence]. Leningrad: Goslesbumizdat, 1950. 104 p. (in Russian).
- 44. Kharchenko N. A., Kharchenko N. N. (2013) *O estestvennom vozobnovlenii duba chereshchatogo pod pologom materinskogo drevostoya* [On the natural renewal of the petiolate oak under the canopy of the mother stand]. Lesotekhnnicheskii zhurnal [Forest engineering journal]. Vol. 3, № 4, pp. 42-53 (in Russian).
 - 45. Enciklopedia dekorativnykh sadovykh rastenii. URL: http://flower.onego.ru/kustar/quercus.html (in Russian).
 - 46. Pitomnik. V mire rastenii. URL: https://www.drevo-spas.ru/derevja/dub-dvuhcvetnij.html (in Russian).
 - 47. Helpiks. Nekotorye rezultaty selektsii duba chereshchatogo. URL: https://helpiks.org/8-93680.html (in Russian).
- 48. Malenko A. A., Shiryaeva E. S. (2013) *K voprosu o vyrashhivanii duba chereshchatogo v sukhoj stepi* (Altajskij kraj) [On the issue of growing petiolate oak in the dry steppe (Altai territory)]. *Vestnik Altajskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of the Altai State Agrarian University]. № 8, pp. 54-58 (in Russian).
- 49. Vedenyapina A. V., Volchanskaya A. V., Lavrentyev N. V., Firsov G. A. (2015) *Sostoyanie duba chereshchatogo* (l.) *v botanicheskom sadu BIN RAN* [Condition of oak petiolate (l.) in the Botanical garden of BIN RAS]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta* [Bulletin of the Udmurt University]. № 6, pp. 43-50 (in Russian).
- 50. Barajshhik G. V., Kazakova A. S., Shevchenko N. Yu, Gajvas A. A. (2016) *Vyrashhivanie duba chereshchatogo (Q. robur) v usloviyax yuzhnoj lesostepi Omskoj oblasti* [Cultivation of petiolate oak (Q. robur) in the conditions of the southern forest-steppe of the Omsk region]. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University], № 3, pp. 13-19 (in Russian).
- 51. Agressivnye chuzherodnye vidy dikikh zhivotnykh i dikorastushhikh rastenij na territorii Respubliki Belarus [Aggressive alien species of wild animals and wild plants on the territory of the Republic of Belarus]. V. F. Kuprevich Institute of experimental botany of the national Academy of Sciences of Belarus, Minsk, 2008. 44 p. (in Russian).
- 52. Cherkass E. V., Morozov O. V. (2012) *Populyaciya duba krasnogo v Belovezhskoj pushhe* [The population of red oak in the Bialowieza forest]. *Trudy BGTU. № 1. Lesnoe khozyaystvo* [Works of BSTU. Vol. 1. Forestry]. № 1 (148), pp. 127-129 (in Russian).
- 53. Maleev V. P., Sokolov S. Ya. *Rod 6. Q. Dub* L. *Derev'ya i kustarniki SSSR. Dikorastushhie, kultiviruemye i perspektivnye dlya introdukcii* [Genus 6. Q. Oak L. Trees and shrubs of the USSR. Wild, cultivated and promising for introduction]. M.-L.: Izd-vo AN SSSR, 1951, pp. 444-446 (in Russian).
- 54. Graborov A. V., Shoshin V. I. (2014) Osobennosti sezonnogo razvitiya duba severnogo v Bryanskoj oblasti [Features of seasonal development of Northern oak in the Bryansk region]. Lesotekhnicheskii zhurnal [Forest engineering journal], Vol. 4, № 4, pp. 83-92 (in Russian).
- 55. Shoshin V. I., Graborov A. V. (2014) *O vvedenii duba severnogo v podpologovye kultury Bryanskogo lesnogo massiva* [On the introduction of the Northern oak in the subspecies crops of the Bryansk forest area]. *Lesotekhnicheskii zhurnal* [Forest engineering journal], Vol. 4, № 2, pp. 122-127 (in Russian).
- 56. Chizhov B. E., M. V. Glukhareva, Bobrov D. I. (2013) *Strategiya introdukcii duba chereshchatogo v Zapadnoj Sibiri s uchetom ego ektopicheskogo areala* [Strategy of introduction of pedunculate oak in Western Siberia, taking into account its ectopic range]. *Vestnik Altajskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of the Altai State Agrarian University], № 10, pp. 63-68. ISSN 1996-4277.
- 57. Barajshhik G. V., Kazakova A. S., Shevchenko N. Yu, Gajvas A. A. (2016) *Vyrashhivanie duba chereshchatogo (Q. robur) v usloviyax yuzhnoj lesostepi Omskoj oblasti* [Cultivation of petiolate oak (Q. robur) in the conditions of the southern forest-steppe of the Omsk region]. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University], № 3, pp. 13-19 (in Russian).

- 58. Khvas'ko A. V, Rumyancev S. A. (2011) *Ustojchivost' razlichnykh vidov i form duba k naibolee rasprostranennym zabolevaniyam* [Resistance of various types and forms of oak to the most common diseases]. *Trudy BGTU. Ser. Lesnoe khozyaystvo* [Proceedings of BSTU. Ser. Forestry]. Minsk: BGTU, 2011. № 1 (139), pp. 258-260 (in Russian).
- 59. Lupanova E.M. (2015) *Nekotorye aspekty organizacii i tekhnologij lesnogo khozyajstva v Rossii XVIII v*. [Some aspects of the organization and technologies of forestry in Russia in the XVIII century]. *Izvestiya vuzov. Lesnoy zhurnal* [News of higher educational institutions. Forest magazine], № 3 (345), pp. 142-165 (in Russian).
- 60. Andreev N. V. *Osnovy lesnogo khozyajstva i derevyannogo domostroitelstva: uchebnoe posobie* [Fundamentals of forestry and wooden house building: a textbook]. Joshkar-Ola, 2015. P. 212 (in Russian).
- 61. Mukhurova E. A. Shet'ko S. V. (2012) Razrabotka racionalnogo plana raskroya breven na chernovye mebelnye zagotovoki tselevogo naznacheniya [Development of a rational plan for cutting logs for rough furniture blanks for special purposes]. Trudy BGTU. № 2. Lesnaya i derevoobrabatyvayushhaya promyshlennost [Proceedings of BSTU. No. 2. Forestry and woodworking industry], № 2 (149), pp. 140-143 (in Russian).
- 62. Kosheleva N. A., Shejkman D. V. (2014) *Uluchshenie ekspluatacionnykh svojstv drevesiny listvennykh porod s tselyu rasshireniya oblasti ee primeneniya* [Improving the performance properties of hardwoods in order to expand the scope of its application]. *Trudy BGTU. № 2. Lesnaya i derevoobrabatyvayushhaya promyshlennost* [Proceedings of BSTU. No. 2. Forestry and woodworking industry], № 2 (166), pp. 235-237 (in Russian).
- 63. Mikhin V. I., Mikhina E. A. (2018) Formirovanie zashhitnykh nasazhdeniy iz duba chereshchatogo v Centralnom Chernozemye Rossii [Formation of protective stands of petiolate oak in the Central Chernozem region of Russia]. Lesotekhnicheskii zhurnal [Forest engineering journal], Vol. 8, № 4, pp. 109-117 (in Russian).
- 64. Kartashova N. P., Selivanova A. S. (2017) *Landshaftno-ekologicheskaya otsenka territorii bolnitsy (na primere gorodskoy bolnitsy g. Voronezha)* [Landscape and environmental assessment of the hospital territory (on the example of the Voronezh city hospital)]. *Lesotekhnicheskii zhurnal* [Forest engineering journal], Vol. 7, № 2, pp. 128-134 (in Russian).
- 65. *Dub. Bol'shaya sovetskaya enciklopediya: [v 30 t.]* [Oak. the Great Soviet encyclopedia] / ed.-in-chief A. M. Prokhorov. 3rd ed. Moscow: Sovetskaya enciklopediya, pp. 1969-1978 (in Russian).
- 66. Grigoryevskaya A. Ya., Zelepukin D.S. *Flora dubrav gorodskogo okruga gorod Voronezh: biogeograficheskij, ekologicheskij, prirodookhrannyj aspekty: monografiya* [Flora of the oak plants in Voronezh city district: biogeographic, ecological, environmental aspects: monograph]. Voronezh: Izdatelstvo im. E.A. Bolkhovitinova, 2013. 260 p. (in Russian).

Сведения об авторах

Попова Анна Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», г. Воронеж, Российская Федерация; e-mail:logachevaaa@rambler.ru.

Молчанов Владимир Владимирович – студент ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», г. Воронеж, Российская Федерация; e-mail: vas a1115@mail.ru.

Радыкова Евгения Андреевна — студентка ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», г. Воронеж, Российская Федерация; e-mail: star200068@gmail.com.

Information about authors

Popova Anna Aleksandrovna – PhD (Biology), Associate Professor of the Department of Botany and Plant Physiology, FSBEI HE "Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov", Voronezh, Russian Federation; e-mail: logachevaaa@rambler.ru.

Radkova Evgeniya Andreevna – student, FSBEI HE "Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov", Voronezh, Russian Federation; e-mail: star200068@gmail.com.

Molchanov Vladimir Vladimirovich – student, FSBEI HE "Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov", Voronezh, Russian Federation; e-mail: vas_a1115@mail.ru.