

## К проблеме происхождения видов пшеницы (*Triticum* L.)

**В.И. Авдеев**, д.с.-х.н., профессор,  
ФГБОУ ВО Оренбургский ГАУ

Современные представления об исходных природных диплоидных ( $2n = 14$ ), возникших на их основе тетра- и гексаплоидных видах пшеницы (*Triticum* L.) в условиях природы и культуры собраны в нашей монографии [1]. Однако нужно признать, что, несмотря на все достаточно широко принятые в науке воззрения, названная проблема не является окончательно решённой. Так, имеются серьёзные сомнения о действительном участии тех или иных видов и подвидов эгилопса (*Aegilops* L.) в происхождении полиплоидных пшениц. Этот вывод исходит из анализа всех имеющихся на сегодня данных [1–5 и др.]. Сущность возникших на этот счёт особых обстоятельств заключается в следующем.

Во-первых, анализ данных показал, что выявленная методами иммунохимии запасных белков семян общность природных видов пшеницы и эгилопса (как и других изученных родов трибы пшеницевых – пырея, пырейника и житняка [3]) связана не только с их одновременным древним происхождением, но и с очаговой интрогрессивной гибридизацией [4]. Из двух сохранившихся видов диплоидной пшеницы – *T. urartu* Thum. ex Gandil. (геном  $A^u$ ) и *T. boeoticum* Boiss. (геном  $A^b$ ) – древнейшим видом является пшеница Урарту с её крайне реликтовым ареалом от Южного Закавказья и до востока Малой Азии. Её древность подтверждается тем, что лишь она имеет общие иммунохимические маркёры с изученными видами эгилопса. Пшеница беотийская заметно моложе, так что в её электрофоретических спектрах запасных белков семян в среднем в 1,4 раза больше компонентов, ареал же приурочен тоже к западу Евразии – от Крыма, всего Закавказья и до Малой Азии (Турция), Ближнего Востока, юго-западной части Передней Азии (горы Загроса в пределах Ирана, Ирака) [1, 3]. Из анализа тех же данных следует, что древнейшая пшеница Урарту обладала более

обширным ареалом в восточной части Евразии, вплоть до юга Сибири, где, как известно, в третьем периоде преобладал тёплый, по большей части субтропический, климат. Говоря же о более молодой *T. boeoticum*, отметим, что её ареал также сильно сократился за счёт территорий Средиземноморья и севера Европы [4].

Метод иммунохимии белков, строго говоря, является полуколичественным методом. Поэтому по видам нужно учитывать электрофоретические спектры. По имеющимся данным [3], в них содержатся у *T. urartu* 7–12, у *T. boeoticum* – 10–16 компонентов. Семена для анализа были собраны в районах Передней Азии. Для сравнения изучены спектры семян *T. boeoticum* южного берега Крыма (2013 г., близ Севастополя) у бело-, красно- и черноколосых особей, в их спектрах было 18 или 19 компонентов. Анализ этих проламиновых спектров дан в монографии [5], здесь отметим следующее. Во всех спектрах обоих видов имеется компонент  $\alpha b_1$ , который, как считают [3], маркирует хромосому  $6D^u$  эгилопса перетянутого – *Ae. tauschii* ssp. *strangulata* (Eig) Tzvel. Этот подвид эгилопса Тауша растёт сейчас в локальном регионе – от Восточного Закавказья, вдоль побережья Каспия в Иране и до горного Туркменистана [6]. Правда, в этой работе [3] такой компонент был назван как  $\alpha b$  (средней и слабой интенсивности), но по современной символике другого компонента, нежели  $\alpha b_1$ , просто нет (рис.). Что же касается других зон спектров видов *T. urartu* и *T. boeoticum*, там не были обнаружены характерные для подвидов эгилопса Тауша (*Ae. tauschii* ssp. *tauschii* и *Ae. tauschii* ssp. *strangulata*) компоненты  $\omega 8_1 9_1$ , маркирующие короткое плечо хромосомы  $1D$  [3, 5]. В итоге встаёт вопрос: каким же образом древние *T. urartu* и *T. boeoticum* могли получить только компонент  $\alpha b_1$ , но не компоненты  $\omega 8_1 9_1$ ?

Имунохимически выявлено, что в роде *Aegilops* донорами компонента  $\alpha b_1$  путём интрогрессий генов являются диплоидные виды секции *Sitopsis* (геном  $S$ ), очень близкие к пшенице. У *Ae. tauschii*

*ssp. strangulata* найдены иммуномаркёры видов этой секции – *Ae. bicornis* Jaub. et Spach, *Ae. longissima* Schweinf. et Muschl. s.l. или их гибрида *Ae. sharonensis* Eig [3]. В ранней монографии В.Г. Конарев [7] приводит наличие на электрофореграммах компонента  $\alpha_6$  у всех таких видов секции *Sitopsis*. Здесь компонент  $\alpha_6$  разной интенсивности присущ не только *Ae. tauschii ssp. strangulata* [3], но и *Ae. tauschii ssp. tauschii*, даже *Ae. speltooides* Tausch [7]. Разница лишь в том, что у *Ae. tauschii ssp. strangulata* компонент  $\alpha_6$  имеет чаще сильную, у других же – среднюю или слабую интенсивность. Кроме того, у всех этих видов секции *Sitopsis*, кроме обоих подвидов *Ae. tauschii*, отсутствует пара компонентов  $\omega_8$  $\omega_9$ , кодируемых геном короткого плеча хромосомы 1D. У них самое большое, что имеется в спектрах, – это компоненты  $\omega_7$  (у *Ae. bicornis*),  $\omega_8$  (у остальных видов). Ряд авторов предлагали такие виды эгилопса секции *Sitopsis* из-за их особой близости к *Triticum* считать частью состава этого рода [8 и др.], именно они могли и стать единственным источником появления у пшениц путём интрогрессий лишь только компонента  $\alpha_6$ . То, что древние виды пшеницы на ранних этапах эволюции гибридизировали именно с такими видами эгилопса секции *Sitopsis*, является закономерным, ибо, судя по малому числу компонентов (7–15 шт.) [3], это были древнейшие виды эгилопса.

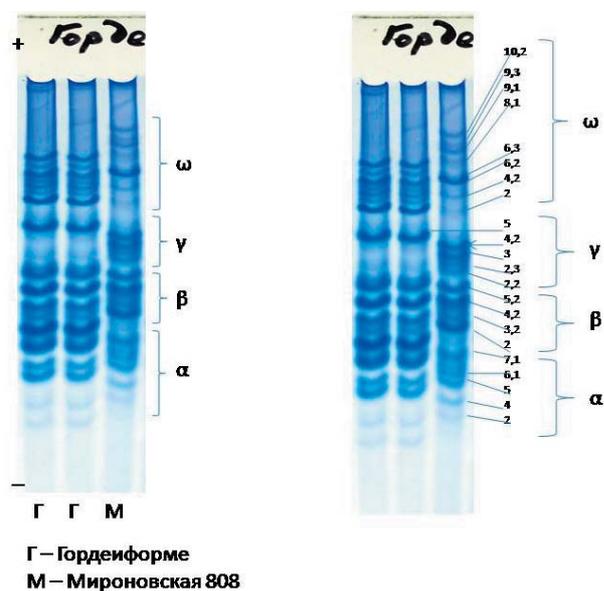


Рис. – Стандартная шкала для регистрации проламинов (глиадинов) пшеницы: Г – сорт Гордеиформе (твёрдая, тетраплоидная); М – сорт Мироновская 808 (мягкая, гексаплоидная, молекулярный метчик). Буквами  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\omega$  обозначены зоны полипептидных компонентов, цифрами – их адреса. Интенсивность компонентов оценивается по 3-балльной шкале [5]: 1 – слабая, 2 – средняя, 3 – сильная

Во-вторых, до сих пор существуют серьёзные разногласия о том, какой из видов эгилопса стал основателем тетраплоидных видов пшеницы ( $2n = 28$ ). Эта проблема ранее освещалась в моно-

графии [1]. По данным иммунохимии и анализа хромосом, в процессе гибридизации и появления тетраплоидных пшениц геном  $A^u$  (пшеница Урарту) совместим с геномом  $B^l$  (*Ae. longissima*, эгилопс длиннейший), геном же  $A^b$  (пшеница беотийская) – только с геномом  $G$  (он же геном  $B^{sp}$ , *Ae. speltooides*, эгилопс спельтовидный). Но по новейшим сведениям, во всех случаях участвовал геном  $G$ . Последнего взгляда придерживался и П.М. Жуковский [8]. Решить эту проблему, основываясь на данных по ареалам эгилопсов, не удаётся, так как и *Ae. longissima*, и *Ae. speltooides* встречаются вместе и на Ближнем Востоке (Палестина и соседние районы). В этой связи наиболее приемлема точка зрения о полифилетическом (от разных видов эгилопса) происхождении тетраплоидных пшениц [2 и др.]. Так, можно привести такой пример из данных по изучению состава глиадинов у *T. dicoccoides* (Koern. ex Ashers. et Graebn.) Schweinf. – дикой двузернянки, или дикой полбы-эммера [7]. Её природные образцы из Сирии, Палестины, в отличие от таких же образцов из Ирака, всегда имеют компонент  $\beta_4$ , свойственный *Ae. speltooides*, также у первых эта зона электрофореграммы вдвое богаче компонентами. К тому же геном  $G$  считается производным от генома  $B$ , так что обоснованными являются следующие обобщённые обозначения геномов тетраплоидных пшениц –  $A^uB$  и  $A^bB$  (если же участие вида эгилопса известно точно, то возможны обозначения, например,  $A^uB^l$ ,  $A^bB^{sp}$  и т.д.). Конечно, выявить геномную принадлежность уже современных культиваров твёрдой тетраплоидной пшеницы (*T. durum* Desf.) сложно из-за длительной истории их селекции. Так, из числа изученных в 2010 г. в Оренбуржье сортов [9] культивары Гордеиформе, Гордеиформе 7398 по многокомпонентности  $\alpha$ - и  $\omega$ -зон, присутствию сильного компонента  $\omega_8$  стоят ближе всего к геному  $A^uB^{sp}$ , чем культивары Мелянопус, у которых в  $\omega$ -зоне есть только компоненты  $24_26_2$ , чем они сходны с классическим геномом  $A^uB^l$ . Ещё более сложный состав глиадинов выявлен у 15 сортов твёрдой пшеницы группы (разновидности) Гордеиформе, выращиваемых в Оренбуржье (табл.). В  $\omega$ -зоне выявлены компоненты  $8_19_1$  у сортов Целинная 2, Гордеиформе 1683, Безенчукский Янтарь, Безенчукская 205, Харьковская 23, Безенчукская 200, Оренбургская 21, Оренбургская 10, свойственные эгилопсу Тауша. У всех остальных сортов найдены компоненты  $\omega_8$  $\omega_9$  $\omega_{10}$ , присущие лишь культиварной мягкой пшенице (*Triticum aestivum* L.;  $2n = 42$ ; см. ниже). Всё это говорит о сложном, гибридном происхождении современных сортов пшеницы.

В-третьих, происхождение в культуре гексаплоидных пшениц (*T. aestivum*) всегда связывают с участием в их геноме разновидности эгилопса *Ae. tauschii ssp. strangulata*. Тогда гибридный геном этих пшениц представляется как  $A^uB^lD^{sp}$  [3, 7]. Выше уже

## Полипептидные спектры гиадинов сортов твёрдой пшеницы, 2015 г.

Название сорта	Тип спектра	$\alpha$ -полипептиды	$\beta$ -полипептиды	$\gamma$ -полипептиды	$\omega$ -полипептиды
Гордеиформе 1683	Первый	<b>12456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	<b>2,3</b> <sub>34,5</sub>	<b>24,6</b> <sub>6,8,9</sub> <sub>1</sub>
	Второй	2456 <sub>7,1</sub>	23,4 <sub>5,2</sub>	2,3 <sub>34,5</sub>	24,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1</sub>
Безенчукский Янтарь	Первый	<b>2456</b> <sub>7,1</sub>	23,4 <sub>5,2</sub>	<b>2,2</b> <sub>3,4,5</sub>	24,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1</sub>
	Первый	2456 <sub>7,1</sub>	23,4 <sub>5,2</sub>	<b>2,3</b> <sub>34,5</sub>	<b>24,6</b> <sub>6,8,9</sub> <sub>1</sub>
Безенчукская 205	Первый	<b>2456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	<b>2,2</b> <sub>3,4,5</sub>	24,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1</sub>
Харьковская 23	Первый	<b>2456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	<b>2,2</b> <sub>3,4,5</sub>	24,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1</sub>
Безенчукская 200	Первый	<b>12456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	<b>2,3</b> <sub>34,5</sub>	<b>24,6</b> <sub>6,8,9</sub> <sub>1</sub>
Целинная 2	Первый	<b>12456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	2,3 <sub>34,5</sub>	24,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1</sub>
Оренбургская 21	Первый	<b>12456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	<b>2,3</b> <sub>34,5</sub>	<b>24,6</b> <sub>6,8,9</sub> <sub>1</sub>
Безенчукская Степная	Первый	<b>2456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	2,2 <sub>3,4,5</sub>	24,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1,9,3,10,2</sub>
	Второй	<b>456</b> <sub>7,1</sub>	23,4 <sub>5,2</sub>	2,2 <sub>3,4,5</sub>	24,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1,9,3,10,2</sub>
Безенчукская 210	Первый	<b>56</b> <sub>7,1</sub>	23,4 <sub>5,2</sub>	2,2 <sub>3,4,5</sub>	24,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1,9,3,10,2</sub>
Безенчукская Нива	Первый	<b>2456</b> <sub>7,1</sub>	23,4 <sub>5,2</sub>	2,2 <sub>3,4,5</sub>	24,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1,9,3,10,2</sub>
	Первый	<b>456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	<b>2,2</b> <sub>3,4,5</sub>	24,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1,9,3,10,2</sub>
Харьковская 3	Первый	<b>2456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	2,2 <sub>3,4,5</sub>	24,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1,9,3,10,2</sub>
	Второй	<b>2456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	2,2 <sub>3,4,5</sub>	24,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1,9,3,10,2</sub>
Оренбургская Целинная	Первый	<b>2456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	2,2 <sub>3,4,5</sub>	<b>24,6</b> <sub>6,8,9</sub> <sub>1,9,3,10,2</sub>
	Второй	<b>2456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	<b>2,3</b> <sub>34,5</sub>	<b>24,6</b> <sub>6,8,9</sub> <sub>1,9,3,10,2</sub>
Луч 25	Первый	<b>2456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	<b>2,2</b> <sub>3,4,5</sub>	<b>24,6</b> <sub>6,8,9</sub> <sub>1,9,3,10,2</sub>
Оренбургская 10	Первый	<b>456</b> <sub>7,1</sub>	<b>23,4</b> <sub>5,2</sub>	2,2 <sub>3,4,5</sub>	24,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1,9,3,10,2</sub>
	Второй	12456 <sub>7,1</sub>	23,4 <sub>5,2</sub>	<b>2,3</b> <sub>34,5</sub>	4,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1</sub>
	Третий	12456 <sub>7,1</sub>	23,4 <sub>5,2</sub>	<b>2,3</b> <sub>34,5</sub>	4,6 <sub>6,8,9</sub> <sub>1</sub>

**Примечание:** По принятой методике [9], обозначены жирным шрифтом компоненты сильной, полужирным – средней, курсивом – слабой интенсивности. Остальные обозначения даны согласно рисунку

отмечалось, что источником второго генома может быть *Ae. speltooides* (или даже другие виды эгилопса секции *Sitopsis*), а третьего – *Ae. tauschii ssp. tauschii*. Участие генома *D<sup>st</sup>* непременно связывают с *Ae. tauschii ssp. strangulata*, хотя компонент  $\alpha_1$  может быть и у *Ae. tauschii ssp. tauschii*, обладающего в современную эпоху широким ареалом. В различных частях ареала этот подвид может почти не иметь на электрофореграмме выраженной  $\alpha$ -зоны, но компонент  $\alpha_1$  различной интенсивности всегда есть. Современная технология электрофореза запасных белков семян позволяет хорошо выявлять верхнюю часть  $\alpha$ -зоны с этим компонентом. Недавно в условиях Таджикистана изучены разные виды эгилопса, в т.ч. *Ae. tauschii ssp. tauschii* [10], преобразование полученных данных по шкале (рис.), подтверждает наличие у них  $\alpha$ -зоны с компонентом  $\alpha_1$  [5].

В-четвёртых, все изложенные выше представления получены при изучении полипептидных спектров видов, подвидов трибы пшеницевых, преимущественно родов *Triticum* и *Aegilops*. Как известно, в 2010–2017 гг. был расширен набор объектов за счёт неисследованных видов. В итоге изучены электрофоретические спектры 51 вида и подвида, а также одного межвидового гибрида. Результаты собраны в монографии [5]. Так, из трибы пшеницевых изучены 3 вида пшеницы (беотийская, твёрдая, мягкая); 5 видов и подвидов житняка (пустынный, гребенчатый, гребневидный, восточный, ломкий); 4 вида и подвида пырея (ползучий, удлинённый, узловатый, скифский); 1 вид мортук пшеничный; 5 видов эгилопса (цилиндрический, двухдьюмовый, толстый, Тауша, трёхдьюмовый) и гибрид первых названных двух видов; 4 вида и

подвида ячменя (обыкновенный, мышинный, луковичный, Невского). Из трибы мятликовых такими объектами были 2 подвида овсяницы валлисской (бороздчатая, ложноовечья); 2 вида мятлика (луговой, бесплодный); 4 других вида (плевел жёсткий, ежа сборная, вульпия мышехвостиковая, гребневик шиповатый). В трибе ковылевых объектами анализа выбраны 3 вида ковыля (Лессинга, сарептский, перистый). Трибу же костровых представили 3 вида (неравноцветник кровельный, костры растопыренный и полевой). Были изучены из триб тимофеевковых 2 вида (timoфеевка луговая и лисохвост мышехвостиковый), просовых – 3 вида (просо сорное и посевное, ежовник обыкновенный, щетинник зелёный), бородачёвниковых – 1 вид (шерстоцвет равенский), перловниковых – 1 вид (перловник крымский). В трибе овсовых исследованы 2 вида тонконога (гребенчатый, жёстколистный), 6 видов и подвидов овса (волосистolistный, Людовика, сомнительный, персидский, посевной, бородачатый). Образцы эгилопса цилиндрического были изучены как на территории Таджикистана [10], так и Крыма [5]. Из Таджикистана же получены и обработаны данные по видам эгилопса толстого, Тауша, трёхдьюмового, в Крыму собраны образцы эгилопсов двухдьюмового, удлинённого, скифского, узловатого, как и названного выше межвидового гибрида.

Анализ этих видов и подвидов показал, что многим трибам злаков присущ единый план строения электрофоретического состава проламинов. Ранее к таким же выводам пришли при изучении 20 видов злаков из триб мятликовых, овсовых, тимофеевковых, канареечниковых, мятликовых, селериевых, свиноевых, просовых, бородачёвни-

ковых. Состав иммуномаркёров был изучен между видами *Festuca* L. (овсяница) и *Lolium* L. (плевел) из трибы мятликовых, указавший на различную степень их родства и скрещиваемости между собой, что совпадает с данными по степени близости их по цитоморфологическим признакам [3].

В наших исследованиях из трибы пшеницевых спектры проламинов более выделяются у мортука пшеничного. У него, в отличие от пшеницы (табл.) и всех других родов пшеницевых, в  $\omega$ -зоне сохраняется только компонент  $\delta_1$ . У пшеницы беотийской для этой зоны характерны компоненты  $\omega_{24_2,6_2,3}$ , а у черноколых особей нет компонента  $\omega_{6_2}$ . Характерно, что в  $\alpha$ -зоне всегда имеется компонент  $\beta_1$  разной интенсивности. Близкие спектры найдены у видов костровых, у которых есть компоненты  $\omega_{8_1,9_3,10_2}$ , компонент  $\alpha\beta_1$  (как у пшеницевых). У видов овсовых нет  $\omega$ -зоны, но есть компонент  $\alpha\beta_1$ . Триба мятликовых неоднородна по спектрам. У видов овсяницы сохраняются компоненты  $\alpha$ - и  $\omega$ -зон, характерные для видов пшеницевых, но появляется так называемая зона низкомолекулярных быстрых полипептидов (БП-зона) [3]. У видов подтрибы мятликовых отсутствует  $\omega$ -зона, а у видов мятлика, ежи, гребневика остались лишь  $\alpha$ -зона и компоненты БП-зоны, у гребневика шиповатого (*Cynosurus echinata* L.) в  $\alpha$ -зоне — только компоненты 134 (компонента  $\alpha\beta_1$  нет). Близкий к пшеницевым спектр проламинов обнаружен у тимофеевки луговой (*Phleum pratense ssp. pratense*), но у лисохвоста из той же трибы выпала  $\omega$ -зона, появились БП-компоненты. Трибы просовых состоит из разных по спектрам видов. Наиболее близок к пшеницевым род просо (*Panicum* L.), у него есть компоненты  $\omega_{8_1,9_3,10_2}$  и  $\alpha\beta_1$ , но щетинник зелёный (*Setaria viridis ssp. viridis*) при наличии компонентов  $\omega_{8_1,9_3,10_2}$  и  $\alpha\beta_1$  содержит БП-зону, а у куриного проса (*Echinochloa crusgalli ssp. crusgalli*) в  $\omega$ -зоне возникли новые компоненты 11 и 12. В трибе бородачёвниковых  $\omega$ -зона содержит компоненты  $8_1,8_2,10_2$ , есть и  $\alpha\beta_1$ , крупная БП-зона [5].

Таким образом, для решения проблемы происхождения природных и культивируемых видов пшеницы необходимо учитывать не только общность их зарождения от древних предков, но и факты интрогрессивной гибридизации возникших видов. Поэтому возникновение тетра- и гексаплоидных видов пшеницы связано не с одним видом пшеницы или эгилопса, а с рядом видов. Новые данные показывают, что характерные для пшеницевых компоненты  $\alpha\beta_1$  (он маркирует хромосому  $6D^{st}$ ),  $\omega_{8_1,9_3}$  (хромосому  $1D$ , у пшеницевых это один из маркёров структуры клейковины зерна и высоких хлебопекарных качеств) могут входить в состав геномов и других видов злаков. Однако очевидно, что эти маркёры не являются результатом только интрогрессивной гибридизации злаков (многие из них между собой вообще не скрещиваются), а возникли они ещё у далёких предков. У пшеницы мягкой (*T. aestivum*) компоненты  $\omega_{8_1,9_3,10_2}$  маркируют её высокую морозостойкость, что вполне понятно для зимующих природных видов злаков.

### Литература

1. Авдеев В.И. Анализ очагов происхождения культивируемых растений и их предки в Евразии. Оренбург: Издательский центр Оренбургского ГАУ, 2017. 228 с.
2. Созинов А.А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. М.: Наука, 1985. 272 с.
3. Теоретические основы селекции / под ред. академика РАСХН В.Г. Конарева // Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции. М.: Колос, 1993. Т. 1. 448 с.
4. Авдеев В.И. Молекулярно-биологические аспекты ареаловедения видов злаков подтрибы пшеницевых // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 2 (6). С. 1–8.
5. Авдеев В.И. Изменчивость и биосистематика растений Оренбург: Издательский центр Оренбургского ГАУ, 2016. 316 с.
6. Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
7. Конарев В.Г. Белки пшеницы. М.: Колос, 1980. 352 с.
8. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. Л.: Колос, 1971. 752 с.
9. Авдеев В.И., Саудабаева А.Ж., Красавин В.Д. Состав проламинов у ряда культивируемых злаков Оренбуржья и проблемы белкового маркирования // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2013. № 5 (43). С. 25–28.
10. Мамадусофова М.Г. Особенности биохимических показателей у пшеницы и её диких сородичей, произрастающих в разных зонах Таджикистана: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Душанбе: АН РТ, 2014. 22 с.