

Каучуковое дерево и маниок: биологические особенности, практическое использование, этнокультурные традиции

Елена Н. Муратова✉, Тамара С. Седельникова

Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения РАН, г. Красноярск, РФ, e-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru; tss@ksc.krasn.ru

ORCID0000–0002–5951–4968; ORCID0000–0002–6689–2369

✉ elena-muratova@ksc.krasn.ru

Реферат.

Цель. Сделать обзор гевеи и маниока — двух родственных родов растений, которые издавна применяются человеком, проанализировать их биологические особенности, дать информацию по использованию, представить наиболее интересные связанные с ними материалы. **Основная часть.** Проведен обзор гевеи и маниока — полезных растений тропиков и субтропиков. Дана их характеристика, рассмотрены биологические особенности, приведены данные о местах происхождения, о регионах, где они культивируются. Представлена информация об использовании данных культур человеком: гевеи как каучуконосного, маниока — в качестве продукта питания. Особое внимание уделено цитогенетическим особенностям гевеи и маниока, информации о древнем полиплоидном происхождении этих растений. **Заключение.** Человечество с глубокой древности и до настоящего времени использует в повседневной жизни много ценных видов субтропических и тропических растений, в том числе гевею и маниок, которые являются неотъемлемой составной частью этнокультурных традиций.

Ключевые слова: гевея, каучуконосные виды, каучук, латекс, продукты питания, клубни маниока, число хромосом, палеополиплоид, геном.

Каучукове дерево і маніок: біологічні особливості, практичне використання, етнокультурні традиції

Олена М. Муратова✉, Тамара С. Седельникова

Інститут лісу ім. В. М. Сукачева Сибірське відділення РАН, м. Красноярськ, РФ, e-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru; tss@ksc.krasn.ru

ORCID0000–0002–5951–4968; ORCID0000–0002–6689–2369

✉ elena-muratova@ksc.krasn.ru

Реферат.

Мета. Зробити огляд гевеї й маніоку — двох споріднених родів рослин, які здавна використовуються людиною, проаналізувати біологічні особливості, дати інформацію щодо їхнього застосування, описати найбільш цікаві матеріали, пов'язані з ними. **Основна частина.** Виконано огляд гевеї й маніоку — корисних рослин тропіків і субтропіків. Дана їхня характеристика, розглянуті біологічні особливості, наведені дані про місця походження, про регіони, де вони культивуються. Представлена інформація щодо їхнього використання людиною: гевеї як каучуконосу, маніоку — як харчового продукту. Особливу увагу приділено цитогенетичним особливостям гевеї й маніоку, інформації про давнє поліплоїдне походження цих рослин. **Висновок.** Людство з глибокої давнини й до теперішнього часу використовує в повсякденному житті багато цінних видів субтропічних і тропічних рослин, у тім числі гевею й маніок, які є невіддільною складовою частиною етнокультурних традицій.

Ключові слова: гевея, каучуконосні види, каучук, латекс, продукти харчування, бульби маніоку, число хромосом, палеополіплоїд, геном.

Rubber tree and cassava: Biological features, practical use, ethnocultural traditions

Elena N. Muratova✉, Tamara S. Sedelnikova

V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, Russia, Krasnoyarsk,

e-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru; tss@ksc.krasn.ru

ORCID0000–0002–5951–4968; ORCID0000–0002–6689–2369

✉ elena-muratova@ksc.krasn.ru

Abstract.

Aim. To make a review of *Hevea* and *Manihot*, two related plant genera that have been used by humans for a long time, to analyze their biological features, to give information on their use, to present the most interesting materials associated with them. **Main part.** A review of *Hevea* and *Manihot*, useful plants in the tropics and subtropics, is carried out. Their characteristics are given, biological features are considered, and data on the places of origin, on the regions where they are cultivated are considered. Information on their use by people is presented: *Hevea* as a rubber-bearing, cassava as a food product. Special attention is paid to the cytogenetic

features of *Hevea* and *Manihot*, information about the ancient polyploid origin of these plants. **Conclusion.** From ancient to the present time, mankind has been using in everyday life many valuable species of subtropical and tropical plants, including *Hevea* and *Manihot*, which are an integral part of ethnocultural traditions.

Key words: *Hevea*, rubber species, rubber, latex, food, cassava tubers, chromosome number, paleopolyploid, genome.

Введение/Introduction. Представители двух родственных родов растений — гевеи (*Hevea* Aubl.) и маниока (*Manihot* Mill.), принадлежат к числу полезных растений тропиков и субтропиков, которые издавна применяются человеком. Осознание большой ценности этих растений побудило проанализировать богатую литературу, касающуюся их биологических особенностей, обобщить информацию по их использованию, представить наиболее интересные материалы, связанные с их спецификой.

Учёные разных стран мира, принадлежащие к различным научным школам, описали происхождение, биологические и цитогенетические особенности гевеи, демонстрируя отдельные этнокультурные традиции её использования (Ammal & Saraswathyamma, 1995; Baldwin, 1947a, b; Feng et al., 2020; Ko et al., 2003; Kong et al., 1987; Leitch et al., 1998; Ma et al., 2017; Majumder, 1964; Ong, 1976; Pootakham et al., 2017; Qiu et al., 2010; Rahman et al., 2013; Ramaer, 1935; Saraswathy Amma et al., 1990; Tangphatsornruang et al., 2011).

Не менее богата также литература, посвященная маниоку (Allem, 1977, 1978, 1979a, b, c, 1987, 1989, 1994, 1999 a, b; De Carvalho & Guerra, 2002; De Carvalho et al., 1999; Kavitha & Vembu, 1999; Krishnan et al., 1970; Li et al., 2019; Magoon et al., 1969; Nassar, 1978a b, 1980, 2000; Nassar et al., 2008; Rogers & Appan, 1973; Schmer, 1968; Umanah & Hartmann, 1973).

Указанные и другие материалы были дополнены и обобщены с результатами собственных наблюдений, выполняемых авторами публикации в 2014, 2016, 2017 и 2020 гг. во время зарубежных поездок.

Основная часть/Main part. Виды рода гевея *Hevea* — каучуконосные древесные растения из семейства Молочайные (Euphorbiaceae), подсемейства Кротоновые (Crotonoideae). По данным из разных источников, в роде насчитывается 10–20 видов, что связано с противоречивостью систематического положения ряда таксонов, широким распространением интрогрессивной гибридизации и большим числом синонимов у некоторых из них (Kachalov, 1970; Kuluev et al., 2015; International plant name index. – URL <http://www.ipni.org>; The Plant List. – URL <http://www.theplantlist.org>).

Большая часть каучуконосных видов гевеи — крупные вечнозеленые деревья высотой 20–35 м с прямым стволом до 50 см толщиной и беловатой корой. Растения однодомные; мелкие однополые цветки бело-желтого цвета собраны в метельчатые соцветия. Листья тройчатосложные, кожистые, овальной формы с заострённой верхушкой длиной до 15 см, собраны пучками

на концах ветвей. Плод — трёхстворчатая коробочка, распадающаяся на три доли, содержащие по одному семени. Семена довольно крупные, яйцевидные, размером 2,5–3,0 мм с плотной оболочкой, прорастают без периода покоя. Все части деревьев содержат млечный сок (латекс). При надрезе коры млечный сок вытекает, затем густеет в эластическую массу.

Местом происхождения рода *Hevea* являются влажные тропические леса Южной Америки; большинство видов естественно произрастают в этом регионе. Наибольшее значение имеет гевея бразильская *H. brasiliensis* (Willd. ex Juss.) Müll. Arg., которую называют каучуковым деревом. Встречается в бассейне реки Амазонки до Рио-де-Жанейро, на юге Венесуэлы и Гвианы. Из-за эпифитотий, вызванных грибковым патогеном *Microcyclus ulei* (Henn.) Arx, естественный ареал этого вида сильно сократился (Dean, 1987). Кроме гевеи бразильской, известность получили еще три вида, произрастающие в тропических лесах Южной Америки: гевея Бентама *H. benthamiana* Müll. Arg., гевея малоцветковая *H. pauciflora* Müll. Arg., гевея гайанская *H. guianensis* Aubl. (син. *H. collina* Huber). Эти виды имеют много форм, разновидностей, культиваров.

Слово “каучук” было введено в обиход индейцами и в переводе с языка тупи-гуарани означает “слезы дерева” или “плачущее дерево” — от слов кау (дерево) и учу (плакать), так как капающий из поврежденного дерева сок походит на слезы. Индейцы майя научились делать мячи из каучукового сока и играли ими в игру, напоминающую футбол. Благодаря необычному свойству мячей отскакивать от земли, жрецы использовали их для магических ритуалов, а предметами, сделанными из гевеи, украшали храмы.

Каучук стал известен человечеству значительно позднее, чем медь, бронза, железо. Первое знакомство европейцев с каучуком относится к концу XV столетия, к временам экспедиций Христофора Колумба. Подробные сведения о получении, свойствах и применении каучука стали известны в конце первой половины XVII в. после экспедиции французской Академии наук в Южную Америку. Участники экспедиции установили, что каучук из млечного сока видов гевеи используется местным населением для пропитки тканей, изготовления водонепроницаемой обуви, сосудов для хранения жидкостей (Kuluev et al., 2015).

Изобретение резины стимулировало резкое увеличение добычи каучука в начале XX в. В то время Бразилия являлась единственной страной — производителем натурального каучука, поэтому из нее был запрещен вывоз семян и саженцев гевеи. С плантациями гевеи в районе Амазонки связывались большие надежды, но они не выдержали конкуренции с культурами в Юго-Восточной Азии. Еще в конце XIX в. англичане привезли большое количество семян гевеи в Ботанический сад Кью, а оттуда их отправили в Индонезию, Шри-Ланку, Индию, где были заложены первые плантации каучуконосов.

В промышленности используются несколько видов гевеи. Гевея бразильская — основной источник натурального каучука, его содержание в млечном соке этого растения 40–50%. Каучук, добываемый из нее, составляет

более 90% мирового производства продукта. Промышленное значение имеют также гевея Бентама и гевея малоцветковая; они также дают каучук хорошего качества. Методом подсочки деревьев в возрасте 10–30 лет с одного растения получают от 3 до 7,5 кг каучука в год. У гевеи в коре ствола и ветвей есть множество млечных сосудов, по которым циркулирует латекс (млечный сок). Для сбора латекса делаются желобообразные надрезы коры дерева, чтобы не повредить камбий, и прикрепляются сосуды для сбора сока. Латекс из надреза выделяется в течение 3–5 часов, наиболее активно рано утром. Затем этот сок процеживают, разбавляют водой, спрессовывают в листы и сушат. Каучук-сырец вулканизируют, добавляя в него серу. Из прочной вулканизированной резины делают камеры и покрышки колес, трубы и даже надувные детские шарики. Латекс собирают почти круглый год, кроме периодов интенсивной смены листьев и сильных дождей.

Благодаря наличию в структуре каучука, скрепляющего волокна, древесина гевеи обладает прочностью и долговечностью, стойкостью к повышенным температурам, высокой влажности воздуха, воздействию вредителей и гниению. Поэтому ее относят к твердой породе, не уступающей дубу по прочности. Древесина гевеи имеет нежный кремовый цвет, ближе к кроне переходящий в светло-розовый, обладает слабо выраженной текстурой, поскольку у нее нет годовичных колец. Гевея прекрасно поддается полировке и красиво блестит после обработки. Эти особенности позволяют создавать эксклюзивную мебель различных цветовых оттенков. Также из гевеи делают разделочные доски и кухонные аксессуары. Сыворотка, остающаяся после отделения каучука, содержит 0,6% протеина и используется в качестве добавки в корм животным. В семенах имеется 35% высыхающего масла, пригодного для производства олифы. *H. benthamiana* используется в селекции как подвой для гевеи бразильской (Wulf & Maleeva, 1969; Borodin et al., 1982).

Лучше всего виды гевеи растут в «каучуковом поясе» шириной 2600 км вдоль экватора, для которого характерен теплый влажный климат и плодородная почва. Для нормального роста им требуется равномерная средняя температура 25–27°C и 1500–2000 мм осадков в год. Хотя растения к почвенным условиям нетребовательны, лучше всего для них подходят богатые гумусом почвы с высоким уровнем грунтовых вод. Их выращивают в основном на равнинах и нижних склонах гор. В период роста, особенно во время муссонных дождей с июля по ноябрь, требуется обработка саженцев инсектицидами и гербицидами.

H. brasiliensis широко культивируется в Южной и Юго-Восточной Азии, где находятся основные плантации (Малайзия, Индия, Шри-Ланка, Мьянма, Южный Китай, Индонезия, Филиппины, Таиланд, Камбоджа, Вьетнам), Африке (Камерун, Конго, Уганда, Нигерия, Либерия и др.), Америке (Бразилия, Колумбия, Перу, Боливия, юг США). *H. benthamiana* в культуре выращивается в Шри-Ланке, Венесуэле, Индонезии; *H. pauciflora* — в Индонезии и на о. Тринидад в Карибском море (Wulf & Maleeva, 1969; Kuluev et al., 2015). Под плантациями гевеи в тропической Азии занято около 4 млн га. Азия дает более

90% мирового производства натурального каучука, из которого третья часть приходится на Индонезию.

В Таиланде гевею называют «золотым деревом» потому, что, кроме каучука, из которого в стране производятся натуральные латексные матрасы, у них широко используется ее древесина. Основную долю каучука приносят крупные плантации, на территории которых расположены фабрики по обработке собранного латекса. Производство каучука стало одной из ведущих отраслей промышленности, а продажа древесины и продукции из гевеи являются важной строкой экспорта этой страны. «Золотое дерево» имеет статус народного достояния; вывоз семян гевеи за границу запрещается законом. Плантации гевеи в Таиланде и оборудование для производства каучука представлены на рисунках 1–2.



Рисунок 1. Плантация гевеи на о. Самуи (Таиланд), фото Т. С. Седельниковой, 2020 г.: а — деревья на плантации; б — зрелые плоды гевеи; с — сбор латекса гевеи методом подсочки

Figure 1. *Hevea* plantation on Samui Island (Thailand), photo by T. S. Sedel'nikova, 2020: a — trees on plantation; b — ripe fruits of *Hevea*; c — collecting latex from *Hevea* tree by tapping

Максимальное количество каучука добывается на 8-й или 9-й год после закладки плантации и сохраняется до 30 лет. Затем продуктивность снижается, старые деревья вырубаются и сажаются молодые. Этот процесс идет непрерывно на площади около 10 млн га земель Юго-Восточной Азии,

используемых под искусственные плантации. В результате владельцы плантаций гевеи получают не только ценный каучук, но и огромное количество древесины, которую применяют при изготовлении разнообразной продукции. Это уникальное безотходное производство. По данным Ассоциации стран-производителей натурального каучука (ANRPC), мировое производство продукта в 2015 г. составило 12,3 млн т (Kuluev et al., 2015).



Рисунок 2. Производство каучука на о. Самуи (Таиланд), фото Т. С. Седельниковой, 2020 г.: а — оборудование для производства листового каучука; б — сушка листового каучука

Figure 2. Rubber production on Samui Island (Thailand), photo by T. S. Sedel'nikova, 2020: a — equipment for the production of rubber sheets; b — drying of rubber sheets

Род *Manihot* — маниок (маниока), так же как и гевея, относится к семейству Молочайные (Euphorbiaceae), подсемейству Кротоновые (Crotonoideae). Это кустарники или многолетние травы, иногда небольшие деревья; растения однодомные. Род включает более 100 видов (по некоторым оценкам около 130), естественный ареал которых находится в тропиках Центральной и Южной Америки, преимущественно в Бразилии; в роде широко

распространена гибридизация (Kachalov, 1970; Rogers & Appan, 1973; Allem, 1977, 1978, 1979a, b, c, 1987, 1989, 1994, 1999a, b; Nassar et al., 2008; International plant name index. – URL <http://www.ipni.org>; The Plant List. – URL <http://www.theplantlist.org>). Все виды маниока содержат млечный сок, среди них есть каучуконосы. Некоторые виды имеют важное хозяйственное значение и культивируются в промышленных масштабах.

Наибольшее значение имеет *M. esculenta* Crantz — маниок съедобный, кассава, тапиока, юка (как синонимы часто используются маниок сладкий *M. dulcis* Pax, маниок Лорейра *M. loureiroi* Pohl и маниок полезнейший *M. utilissima* Pohl) — важное пищевое растение тропической зоны обоих полушарий. Слово «маниок» происходит из Бразилии, где это растение так называли индейцы племени тупи-гуарани. В остальных регионах Южной Америки оно известно как юка (название, похожее на юкка, совсем другое растение из семейства Agavaceae, поэтому их иногда путают). Кассава — африканское название; иногда этим словом называют только муку из маниока. Тапиокой чаще всего называют зернистый крахмалистый продукт, получаемый из корней маниока, хотя иногда так называют сами корнеплоды.

M. esculenta — вечнозеленый быстрорастущий кустарник, в высоту достигает 3–4 м. Имеет красивую декоративную крону и одревесневающий стебель. Листья очередные; глубоко пальчаторассеченные, 3–7-дольные. Цветки мелкие, однополые, желтовато-белого цвета, собраны в длинные метельчатые соцветия. На каждой кисти в верхней части располагаются мужские цветки, а в нижней — женские; плод — коробочка. У растений образуются клубневидные корневища до 1 м в длину и до 10–40 см в диаметре, отдельные клубни могут быть массой до 4 кг.

Маниок съедобный естественно произрастает в Бразилии, культивируется в тропических районах с подходящим климатом — в странах Африки, Азии, Латинской Америки, на островах Океании, юге США. Он окультурен еще в древности, его знали и использовали ацтеки, жившие в XIV–XVI вв. на территории современной Центральной Мексики и называли куаукамотли. Маниок сладкий введен в культуру в Мексике, Гаити, Южной Бразилии, Венесуэле, Колумбии, Австралии. Маниок требует для своего развития определенных условий — температуры воздуха не менее +25°C или выше, отсутствие длительного засушливого периода, обилия солнечных дней. Сырые клубни маниока на рынках разных стран представлены на рисунке 3.

В настоящее время мировая площадь возделывания маниока составляет свыше 6 млн га, и в год из него производится более 200 млн т продукции. Крупнейшим производителем маниока является Нигерия.

Таиланд больше всего экспортирует его в сушеном виде, за ним с большим отрывом следуют Вьетнам, Индонезия и Коста-Рика. В Южной Америке и Африке маниок имеет такое же значение, как картофель в Европе. Как и многие тропические растения, он легко возделывается, а по урожайности занимает второе место после сахарного тростника. Маниок служит основным продуктом

питания более чем для 500 млн человек в Азии, Латинской Америке и особенно в Африке, где он обеспечивает 37% потребляемого продовольствия.



Рисунок 3. Клубни маниока на рынках разных стран, фото Е. Н. Муратовой: а — Нукуалофа, Тонга, 2014 г.; б — Варадеро, Куба, 2017 г.; с — Лима, Перу, 2016 г.

Figure 3. Manioc roots in the markets of different countries, photo by E. N. Muratova: a — Nukualofa, Tonga, 2014; b — Varadero, Cuba, 2017; c — Lima, Peru, 2016

Сырые клубни маниока ядовиты, т. к. содержат цианогенные гликозиды — линамарин и лотавстралин; по их концентрации разновидности и сорта разделяются на горькие (с высокой концентрацией) и сладкие (с низкой). При повреждении тканей растения гликозид под действием фермента линамаразы распадается на D-глюкозу и ацетонциангидрин, который в свою очередь спонтанно распадается на ацетон и синильную кислоту. Доза синильной кислоты, содержащаяся в 400 г необработанного горького маниока, для

человека летальна. Ядовитые вещества удаляются провариванием, поджариванием, вымачиванием в воде в течение нескольких суток.

Клубни маниока содержат 20–40% крахмала и небольшое количество белка (1,2%). В пищу идут похожие на картофель корнеплоды, которые употребляются только вареными или запеченными. Из них после размалывания получается маниоковая мука, широко известный пищевой продукт, который используется для изготовления хлеба, пирогов, каши, других блюд и кулинарных изделий. Клубни также перерабатываются на хлопья и крупу наподобие саго (тапиоку). Маниок используют как диетический гарнир к рыбе и мясу, из него готовят супы и бульоны, изготавливают чипсы, желе, сладости, коктейли, чай, компоты.

Маниок съедобный применяется в официальной и народной медицине. Ломтики мякоти используются для прижигания злокачественных язв, промывания ран и в качестве слабительного средства; отжатый сок — как антисептик. Клубни идут на корм для лошадей, мулов, коз, крупного рогатого скота; отходами при изготовлении тапиоки кормят свиней (Wulf & Maleeva, 1969). Благодаря содержанию большого количества крахмала, коренные племена Южной и Центральной Америки используют маниок для приготовления слабоалкогольных напитков, таких как каум, кашири и некоторые разновидности напитков чича. Из маниока получают биоэтанол и биобутанол.

Кроме *M. esculenta*, в качестве пищевых и лекарственных растений используются *M. carthagenensis* (Jacq.) Müll. Arg. (маниок картагинский), *M. tweedieana* Müll. Arg. (маниок Твида, синоним *M. grahamii* Hook., маниок Грэхема) и некоторые другие виды. Маниок картагинский в диком виде и в культуре встречается в Южной Мексике, Коста-Рике, Панаме, Венесуэле, Колумбии, плантации этого вида имеются также в Южной Бразилии. *M. tweedieana*, ареал которого находится в Бразилии, культивируется в северо-восточной Аргентине; семена этого растения используются как замена кофе (Wulf & Maleeva, 1969).

Несколько видов маниока являются каучуконосами. Каучук лучшего качества среди видов *Manihot* дает маниок Толеда (*M. toledi* Labroy). К каучуконосам относятся также *M. heptaphylla* Ule (маниок семилистный) и *M. piauhyensis* Ule (маниок пиоуйский); в диком и культурном виде они произрастают в Бразилии. *M. dichotoma* Ule — маниок дихотомный, культивируется также и в Восточной Африке. *M. glaziovii* Müll. Arg — М. Глазиева (*M. carthaginensis* subsp. *glaziovii*) имеет важное промышленное значение; культуры этого вида созданы во многих странах — Индии, Шри-Ланке, Индонезии, в тропической Африке и Центральной Америке, на Занзибаре, Мадагаскаре, Маврикии, в Бразилии, Гватемале, на Ямайке, в Доминикане, Суринаме, в странах Океании (Фиджи, Новая Гвинея). Млечный сок (латекс) этих видов маниока содержит каучук, но качеством ниже, чем у гевеи. Представляют собой невысокие деревья, подсочка которых для

получения каучука начинается с 5-летнего возраста. Высыхающее масло из ядра семени пригодно для изготовления мыла. Жмых идет на корм скоту.

Изученные в кариологическом отношении виды гевеи — *H. benthamiana*, *H. brasiliensis*, *H. guianensis*, *H. spruceana* Müll. Arg., *H. collina* (син. *H. guianensis*), *H. pauciflora*, *H. rigidifolia* Müll. Arg., в большинстве случаев имеют 36 соматических хромосом ($2n=36$) и 18 хромосом ($n=18$) в тканях генеративных органов (Ramaer, 1935, Baldwin, 1947a, b; Majumder, 1964; Ong, 1976; Kong et al., 1987; Saraswathy Amma et al., 1990; Ammal & Saraswathyamma, 1995; Leitch et al., 1998; Soontornchainaksaeng & Chaiyasut, 1999; Qiu et al., 2010; Ma et al., 2017). У *H. pauciflora* встречаются растения с $2n=18$; отдельные клоны *H. guianensis* имеют $2n=54$ (Baldwin, 1947a).

Хромосомы гевеи мелкие — от 1,6 до 3,5 мкм, большая часть из них метацентрические, но есть и субметацентрические. У гевеи бразильской четыре-пять хромосом гаплоидного набора имеют вторичные перетяжки (Kong et al., 1987; Ammal & Saraswathyamm, 1995; Qiu et al., 2010). При молекулярно-цитогенетическом исследовании выявлено четыре локуса 45S рДНК на двух хромосомах и сайт 5S рДНК на одной из хромосом (Leitch et al., 1998).

Цитологические исследования различных видов маниока (*M. esculenta*, *M. carthagenensis*, *M. glaziovii*, *M. anisophylla* Müll. Arg., *M. anomala* Pohl, *M. caerulescens* Pohl, *M. diamantinensis* Allem, *M. dichotoma*, *M. gracilis* Pohl, *M. leptophylla* Pax & K. Hoffm., *M. nana* Müll. Arg., *M. oligantha* Pax & K. Hoffm., *M. palmata* Müll. Arg., *M. tomentosa* Pohl, *M. tripartita* Müll. Arg., *M. tweedieana*, *M. utilissima*, *M. walkerae* Croizat, *M. zehntneri* Ule, *M. grahamii*) показало, что для них также характерно число хромосом $2n=36$ в соматических тканях и $n=18$ в генеративных (Perry, 1943; Bowden, 1945; Tjio, 1948; Abraham et al., 1964; Datta, 1967; Schmer, 1968; Magoon et al., 1969; Krishnan et al., 1970; Di Fulvio, 1973; Umanah & Hartmann, 1973; Nassar, 1978a, b, 1980, 2000; Jos & Nair, 1979; Bedi et al., 1981; Krishnappa & Reshme, 1982; Hahn et al., 1992; Kavitha & Vembu, 1999; Soontornchainaksaeng & Chaiyasut, 1999; Pôrto et al., 2014; Li et al., 2019). Более высокие числа хромосом отмечены у *M. esculenta* — $2n=54$, и *M. utilissima* — 54, 72, 144; у *M. utilissima* при обработке колхицином получены растения с $2n=72$ и 144 (Graner, 1941; Carvalho et al., 1999).

Кариотип *M. esculenta* включает мелкие метацентрические и субметацентрические хромосомы, размеры которых варьируют от 1,2 до 4,4 мкм. У данного вида содержится от 1 до 4 спутничных хромосом. Еще несколько изученных видов маниока (*M. caerulescens*, *M. carthaginensis*, *M. diamantinensis*, *M. dichotoma*, *M. glaziovii*) характеризуются сходными кариотипами. Интерфазные ядра этих видов содержат от 1 до 6 ядрышек. У *M. esculenta* при окрашивании флуорохромами выявлено 8 хромосом с СМА-бэндами; слабые DAPI-бэнды наблюдались у одной-двух мелких хромосом. Методом гибридизации *in situ* обнаружены сайты 45S рДНК в терминальных районах шести хромосом. Сайты 5S рДНК локализованы в субтерминальных районах двух хромосом (De Carvalho & Guerra, 2002).

Было высказано предположение, что гевея бразильская, а также другие виды гевеи являются аллотетраплоидами с основным числом $x=9$ и произошли в результате гибридизации двух диплоидных видов (Baldwin, 1947a; Leitch et al., 1998). Одним из возможных предков *H. brasiliensis* могла бы быть *H. pauciflora*, у которой встречаются формы с $2n=18$ (Baldwin, 1947a). В отношении видов маниока также есть мнение, что они являются аллотетраплоидами с $x=9$ (Perry, 1943; De Carvalho et al., 1999; De Carvalho & Guerra, 2002). Подтверждением возможной аллополиплоидной природы является наличие большого числа гибридов в обоих родах, а гибридизация часто сопровождается полиплоидизацией (Soltis & Soltis, 1999; Wolfe, 2001; Pershina, 2009; Rodionov, 2013; Soltis et al., 2014).

В последние два десятилетия в связи с развитием биоинформационных технологий выяснилось, что многие виды растений являются древними полиплоидами (палеополиплоидами) и образовались в результате дупликации геномов или гибридизации. В дальнейшем у таких организмов накапливаются генные и хромосомные мутации, утрачиваются часть генов или хромосом, активируются мобильные генетические элементы. В результате этого геномы стабилизируются, происходит их постепенная диплоидизация и хромосомные наборы с кариологической точки зрения не отличаются от диплоидных (Cui et al., 2006; Pershina, 2009; Rodionov, 2013; Soltis et al., 2014).

Полногеномное секвенирование экономически важных видов показало, что *H. brasiliensis* и родственные виды также являются древними полиплоидами (Rahman et al., 2013; Lau et al., 2016; Pootakham et al., 2016; Tang et al., 2016; Liu et al., 2020). Палеополиплоидами оказались и представители рода *Manihot*, как было выявлено при анализе ядерного генома *M. esculenta* и частичном изучении генома *M. glaziovii* (Prochnik et al., 2012; Wang et al., 2014; Bredeson et al., 2016). Установлено, что полиплоидизация произошла у общего предка гевеи и маниока еще задолго до их дивергенции, примерно 35–36 млн лет тому назад (Rahman et al., 2013; Bredeson et al., 2016; Pootakham et al., 2017; Liu et al., 2020). Современные виды гевеи и маниока обладают хорошей фертильностью, в мейозе у них образуются 18 бивалентов и они ведут себя как диплоиды.

Расчетное число белок-кодирующих генов у гевеи бразильской составляет 70–85 тысяч, из которых 12,7% являются уникальными для этого вида (Rahman et al., 2013; Lau et al., 2016). Около 78% генома *H. brasiliensis* составляет повторяющаяся ДНК. Ключевые гены у гевеи связаны с биосинтезом млечного сока, формированием каучуконосной древесины, устойчивостью к заболеваниям и латексным аллергенам. В биосинтез каучука вовлечено 20 семейств генов (Tang et al., 2016). При изучении РНК-транскриптов генов, ответственных за образование млечного сока, установлено, что всего семь семейств генов обеспечивают более 51% латексного транскриптома (Ko et al., 2003).

У гевеи бразильской изучены также хлоропластный и митохондриальный геномы (Tangphatsornruang et al., 2011; Shearman et al., 2014; Feng et al., 2020). Эти исследования также показали близкие филогенетические связи между

родами *Hevea* и *Manihot*. Кроме того, при анализе данных, полученных при секвенировании геномов, выявлено сходство этих двух родов еще с двумя родами семейства Euphorbiaceae — *Jatropha* L. — ятрофа и *Ricinus* L. — клещевина (Tangphatsornruang et al., 2011 Rahman et al., 2013; Lau et al., 2016; Rootakham et al., 2016). С помощью информационных технологий установлено, что *Manihot esculenta* дивергировал от *Hevea braziliensis* 5,1 млн лет назад, от *Jatropha curcas* L. 6,4 млн лет назад и от *Ricinus communis* L. 14,8 млн лет назад.

Заключение. Люди давно и успешно используют виды родов *Hevea* и *Manihot* в качестве продуктов питания, лекарственных средств, кормов для сельскохозяйственных животных, предметов быта. Получение знаний о биологических особенностях видов гевеи и маниока необходимо для эффективного выращивания и сохранения этих ценных растений.

Список литературы/References

Abraham, A., Panicker, P. K. S. & Mathew, P. M. (1964). Polyploidy in relation to breeding in tuber crops. *J. of the Indian Botanical Society*. Vol. 43. No 2. P. 278–283.

Allem, A. C. (1977). Notas taxonômicas e novos sinônimos em espécies de *Manihot* – I (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Biologia*. Vol. 37. No 4. P. 825–835.

Allem, A. C. (1978). Notas taxonômicas e novos sinônimos em espécies de *Manihot* – II (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Biologia*. Vol. 38. No 3. P. 721–726.

Allem, A. C. (1979a). Notas taxonômicas e novos sinônimos em espécies de *Manihot* – III (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Biologia*. Vol. 39. No 3. P. 545–550.

Allem, A. C. (1979b). Notas taxonômicas e novos sinônimos em espécies de *Manihot* – IV (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Biologia*. Vol. 39. No 4. P. 735–738.

Allem, A. C. (1979c). Notas taxonômicas e novos sinônimos em espécies de *Manihot* – V (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Biologia*. Vol. 39. No 4. P. 891–896.

Allem, A. C. (1987). *Manihot esculenta* is a native of the Neotropics. *Plant Genetic Resources Newsletter*. Vol. 71. P. 22–24.

Allem, A. C. (1989). Four new species of *Manihot* (Euphorbiaceae) from Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*. Vol. 49. No 3. P. 649–662.

Allem, A. C. (1994). The origin of *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae). *Genetic Resources and Crop Evolution*. Vol. 41. No 3. P. 133–150. DOI: 10.1007/BF00051630.

Allem, A. C. (1999a). The closest wild relatives of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Euphytica*. Vol. 107. No 2. P. 123–133

Allem, A. C. (1999b). A new species of *Manihot* (Euphorbiaceae) from the Brazilian Amazon. *International J. of Plant Sciences*. Vol. 160. No 1. P. 181–187.

Ammal, L. S. & Saraswathyamma, C. K. (1995). Karyomorphological analysis in *Hevea brasiliensis*. *J. of Cytology and Genetics*. Vol. 30. No 2. P. 115–118.

Baldwin, J. T. (1947a). *Hevea*: a first interpretation. A cytogenetic survey of a controversial genus, with a discussion of its implications to taxonomy and to rubber production. *J. of Heredity*. Vol. 38. No 2. P. 54–64.

Baldwin, J. T. (1947b). *Hevea rigidifolia*. *American J. of Botany*. Vol. 34. No 5. P. 261–266.

Bedi, Y. S., S. Bir, S. S. & Gill, B. S. (1981). In: Chromosome number reports LXXI. [Ed.: A. Löve]. *Taxon*. Vol. 30. No 2. P. 506–517.

Borodin, A. M., Kolutsky, K. K. & Pravdin, L. F. (1982). *Rainforests* [Ed.: L. F. Pravdin]. M: Lesnaya promyshlennost'. 296 p. (in Russian).

Bowden, W. M. (1945). A list of chromosome numbers in higher plants. *American J. of Botany*. Vol. 32. No 2. P. 81–92.

Bredeson, J. V., Lyons, J. B., Prochnik, S. E., Wu, G. A., Ha, C. M., Edsinger-Gonzales, E. ... & Rokhsar, D. S. (2016). Sequencing wild and cultivated cassava and related species reveals extensive interspecific hybridization and genetic diversity. *Nature Biotechnology*. Vol. 34. No 5. P. 562–570. DOI: 10.1038/nbt.3535.

Cui, L., Wall, P. K., Leebens-Mack, J. H., Lindsay, B. G., Soltis, D. E., Doyle, J. J. ... & de Pamphilis, C. W. (2006). Widespread duplications throughout the history of flowering plants. *Genome Research*. Vol. 16. No 6. P. 738–749.

Datta, N. (1967). In: IOPB chromosome number reports XII. [Ed.: A. Löve]. *Taxon*. Vol. 16. No 4. P. 341–350.

Dean, W. (1987). *Brazil and the struggle for rubber: a study in environment history*. Cambridge and New York: Cambridge University Press. 234 p.

De Carvalho, R. & Guerra, M. (2002). Cytogenetics of *Manihot esculenta* Crantz (cassava) and eight related species. *Hereditas*. Vol. 136. No 2. P. 159–168. DOI: 10.1034/j.1601-5223.2002.1360212.x.

De Carvalho, R., Guerra, M., & de Carvalho, P. C. L. (1999). Occurrence of spontaneous triploidy in *Manihot esculenta* Crantz. *Cytologia*. Vol. 64. No 2. P. 137–140. DOI: 10.1508/cytologia.64.137.

Di Fulvio, T. E. (1973). Recuentos cromosomicos en Angiospermas Atrgentinas. *Kurtziana*. Vol. 7. P. 39–42.

Feng, L. Y., Liu, J., Gao, C. W., Wu, H. B., Li, G. H. & Gao, L. Z. (2020). Higher genomic variation in wild than cultivated rubber trees, *Hevea brasiliensis*, revealed by comparative analyses of chloroplast genomes. *Frontiers in Ecology and Evolution*. Vol. 8. Article 237. DOI: 10.3389/fevo.2020.00237.

Graner, E. A. (1941). Polyploid cassava: induced by colchicine treatment. *J. of Heredity*. Vol. 32. No 8. P. 281–288.

Hahn, S. K., Bai, K. V. & Asiedu, R. (1992). Spontaneous somatic tetraploids in cassava. *Japanese J. of Breeding*. Vol. 42. No 2. P. 303–308.

International plant name index. – URL <http://www.ipni.org>.

Jos, J. S. & Nair, S. G. (1979). Pachytene pairing in relation to pollen fertility in five cultivars of cassava. *Cytologia*. Vol. 44. No 4. P. 813–820. DOI: 10.1508/cytologia.44.813.

Kachalov, A. A. (1970). *Trees and shrubs. Handbook* [Ed.: A. I. Kolesnikov]. M: Lesnaya promyshlennost'. 407 p. (in Russian).

Kavitha, K. R. & Vembu, B. (1999). Studies on the karyological pattern of four varieties of *Manihot esculenta* Crantz. *Proc. of the Indian Science Congress Association*. Vol. 86. No 3. Part IV. P. 98.

Ko, J. H., Chow, K. S. & Han, K. H. (2003). Transcriptome analysis reveals novel features of the molecular events occurring in the laticifers of *Hevea brasiliensis* (para rubber tree). *Plant Molecular Biology*. Vol. 53. No 4. P. 479–492. DOI: 10.1023/B:PLAN.0000019119.66643.5d.

Kong, D., Liang, D., Lin, K. & Zhuang, N. (1987). A preliminary study on karyotype analysis of *Hevea brasiliensis*. *Chinese J. of Tropical Crops*. Vol. 8. No 1. P. 87–91.

Krishnan, R., Magoon, M. L. & Vijaya Bai, K. (1970). The pachytene karyology of *Manihot glaziovii*. *Genetica Iberica*. Vol. 22. P. 177–191.

Krishnappa, D. G. & Reshme, R. V. (1982). In: Chromosome number reports LXXVI. [Ed.: A. Löve]. *Taxon*. Vol. 31. No 3. P. 574–598.

Kuluev, B. R., Garafutdinov, R. R., Maksimov, I. V., Sagitov, A. M., Chemeris, D. A., Knyazev, A. V. ... & Chemeris, A. V. (2015). Natural rubber, its sources and components. *Biomics*. Vol. 7. No 4. P. 224–283 (In Russian).

Lau, N. S., Makita, Y., Kawashima, M., Taylor, T. D., Kondo, S., Othman, A. S. ... & Matsui, M. (2016). The rubber tree genome shows expansion of gene family associated with rubber biosynthesis. *Scientific Reports*. Vol. 6. No 24. Article number 28594. DOI: 10.1038/srep28594.

Leitch, A. R., Yoong Lim, K., Leitch, I., O'Neill, M., Chye, M.-L. & Low, F.-Ch. (1998). Molecular cytogenetic studies in rubber, *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. (Euphorbiaceae). *Genome*. Vol. 41. No 3. P. 464–467. DOI: 10.1139/g98-012.

Li, X., He, X., Xiao X., Gao, H., Zhuang, N., & Wang, Y. (2019). Karyotype and cluster analysis of five cassava (*Manihot esculenta* Crantz) varieties. *Chinese J. of Tropical Crops*. Vol. 40. No 1. P. 79–86. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2019.01.012.

Liu, J., Shi, C., Shi, Ch.-Ch., Li, W., Zhang, Q. J. Zhang, Y. ... & Gao, L. Zh. (2020). The chromosome-based rubber tree genome provides new insights into spurge genome evolution and rubber biosynthesis. *Molecular Plant*. Vol. 13. No 2. P. 336–350. DOI: 10.1016/j.molp.2019.10.017.

Ma, M. R., Wang, Y., Zhuang, N. Sh. & Gao, N. Q. (2017). Karyotype analysis of four main rubber tree (*Hevea brasiliensis*) cultivars. *Genomics and Applied Biology*. Vol. 36. No 1. P. 311–317.

Magoon, M. L., Krishnan, R. & Vijaya Bai, K. (1969). Morphology of the pachytene chromosomes and meiosis in *Manihot esculenta* Crantz. *Cytologia*. Vol. 34. No 4. P. 612–626. DOI: 10.1508/cytologia.34.612.

Majumder, S. K. (1964). Chromosome studies of some species of *Hevea*. *J. of the Rubber Research Institute of Malaya*. Vol. 18. Part 5. P. 269–275.

Nassar, N. M. A. (1978a). Chromosome number and meiotic behaviour of some wild *Manihot* species native to Central Brazil. *Brazilian J. of Genetics*. Vol. 1. No 1. P. 51–57.

Nassar, N. M. A. (1978b). Genetic resources of cassava: 4-chromosome behaviour in some wild *Manihot* species. *Indian J. of Genetics and Plant Breeding*. Vol. 38. No 1. P. 135–137.

Nassar, N. M. A. (1980). Attempts to hybridize wild *Manihot* species with cassava. *Economic Botany*. Vol. 34. No 1. P. 13–15

Nassar, N. M. A. (2000). Cytogenetics and evolution of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Genetics and Molecular Biology*. Vol. 23. No 4. P. 1003–1014.

Nassar, N. M. A., Hashimoto, D. Y. C. & Fernandes, S. D. C. (2008). Wild *Manihot* species: botanical aspects, geographic distribution and economic value. *Genetics and Molecular Research*. Vol. 7. No 1. P. 16–28.

Ong, S. N. (1976). Chromosome morphology at pachytene stage in *Hevea brasiliensis* — a preliminary report. *Proc. of the International Rubber Conference*. [Ed.: B. Sripathi]. Kuala Lumpur. P. 3–12.

Pershina, L. A. (2009). On the role of wide hybridization and polyploidy in plants' evolution. *Vestnik VOGiS*. Vol. 13. No 2. P. 336–344 (In Russian).

Perry, B. A. (1943). Chromosome number and phylogenetic relationships in the in the Euphorbiaceae. *American J. of Botany*. Vol. 30. No 7. P. 527–543.

Pootakham, W., Sonthirod, C., Naktang, C., Ruang-Areerate, P., Yoocha, T., Sangsrakru, D. ... & Tangphatsornruang, S. (2017). *De novo* hybrid assembly of the rubber tree genome reveals evidence of paleotetraploidy in *Hevea* species. *Scientific Reports*. Vol. 7. No 2. Article number 41457. DOI: 10.1038/srep41457.

Pôrto, N. A., Martins, M. T. C. S., Alves, L. I. F., Costa, F. R., de L. Neves, J. A., Bruno, R. L. A. ... & Leonardo, P. F. (2014). In: IAPT/IOPB Chromosome Data 18 [Ed.: K. Marhold]. *Taxon* Vol. 63, No 6. P. 1387–1393.

Prochnik, S., Marri, P. R., Desany, B., Rabinowicz, P. D., Kodira, C., Mohiuddin, M. ... & Rounsley, S. (2012). The cassava genome: current progress, future directions. *Tropical Plant Biology*. Vol. 5. No 1. P. 88–94. DOI: 10.1007/s12042-011-9088-z.

Qiu, H., Wang, Y., Gao, H. & Zhuang, N. (2010). Karyotype analysis of four *Hevea brasiliensis* cultivars. *Chinese J. of Tropical Crops*. Vol. 31. N 4. P. 509–514.

Rahman, A. Y. A., Usharraj, A. O., Misra, B. B., Thottathil, G. P., Jayasekaran, K., Feng, Y. ... & Alam, M. (2013). Draft genome sequence of the rubber tree *Hevea brasiliensis*. *BMC Genomics*. Vol. 14. Article Number 75. DOI: 10.1186/1471-2164-14-75

Ramaer, H. (1935). Cytology of *Hevea*. *Genetica*. Vol. 17. No 3–4. P. 193–236.

Rodionov, A. V. (2013). Role of interspecific hybridization and polyploidy in the evolution of plants. *Vavilovsky Zh. Genetiki i Seleksii*. Vol. 17. No 4. P. 916–929 (in Russian).

Rogers, D. J. & Appan, S. G. (1973). *Manihot*, *Manihotoides* (Euphorbiaceae). *Flora Neotropica*. Vol 13. New York: Hafner Press, 280 p.

Saraswathy Amma, C. K., Namboodiri, A. N. & Panikkar, A. O. N. (1990). Meiotic abnormalities in a sterile clone of *Hevea brasiliensis* (Willd. ex Adr. de Juss.) Muell. Arg. *Cytologia*. Vol. 55. No 2. P. 225–229. DOI: 10.1508/cytologia.55.225.

Schmer, S. H. (1968). Microsporogenesis in *Manihot esculenta*. *Cytologia*. Vol. 33. No 1. P. 97–99. DOI: 10.1508/cytologia.33.97.

Shearman, J. R., Sangsrakru, D., Ruang-Areerate, P., Sonthirod, C., Uthaisaisanwong, P., Yoocha, T. ... & Tangphatsornruang, S. (2014). Assembly and analysis of a male sterile rubber tree mitochondrial genome reveals DNA rearrangement events and a novel transcript. *BMC Plant Biology*. Vol. 14. Article 45. DOI: 10.1186/1471-2229-14-45.

Soltis, D. E. & Soltis, P. S. (1999). Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trend in Ecology and Evolution*. Vol. 14. No 9. P. 348–352.

Soltis, D. E., Visger, C. J. & Soltis, P. S. (2014). The polyploidy revolution then...and now: Stebbins revisited. *American J. of Botany*. Vol. 101. No 7. P. 1057–1078. DOI: 10.3732/ajb.1400178.

Soontornchainaksaeng, P. & Chaiyasut, K. (1999). Cytogenetic investigation of some Euphorbiaceae in Thailand. *Cytologia*. Vol. 64. No 3. P. 229–234. DOI: 10.1508/cytologia.64.229.

Tang, C., Yang, M., Fang, Y., Luo, Y., Gao, S., Xiao, X. ... & Huang, H. (2016). The rubber tree genome reveals new insights into rubber production and species adaptation. *Nature Plants*. Vol. 2. Article number 16073. DOI: 10.1038/nplants.2016.73.

Tangphatsornruang, S., Uthaisaisanwong, P., Sangsrakru, D., Chanprasert, J., Yoocha, T., Jomchai, N., & Tragoonrung, S. (2011). Characterization of the complete chloroplast genome of *Hevea brasiliensis* reveals genome rearrangement, RNA editing sites and phylogenetic relationships. *Gene*. Vol. 475. No 2. P. 104–112. DOI: 10.1016/j.gene.2011.01.002.

The Plant List. – URL <http://www.theplantlist.org>.

Tjio, J. H. (1948). The somatic chromosomes of some tropical plants. *Hereditas*. Vol. 34. No 1–2. P. 135–146.

Umanah, E. E. & Hartmann, R. W. (1973). Chromosome numbers and karyotypes of some *Manihot* species. *J. of the American Society for Horticultural Science*. Vol. 98. No 3. P. 272–274.

Wang, W., Feng, B., Xiao, J., Xia, Z., Zhou, X., Li, P., & Peng, M. (2014). Cassava genome from a wild ancestor to cultivated varieties. *Nature Communications*. Vol. 5, Article number 5110. DOI: 10.1038/ncomms5110.

Wolfe, K. H. (2001). Yesterday's polyploidization and mystery of diploidization. *Nature Reviews Genetics*. Vol. 2. No 5. P. 333–341. DOI: 10.1038/35072009.

Wulf, E. V. & Maleeva, O. F. (1969). *The world resources of the useful plants: food, fodder, technical, medicinal, etc.: Handbook* [Ed.: F. H. Bakhteev]. Leningrad: Nauka. 568 p. (in Russian).