

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 633.358:581.16
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-32-46



Сравнительная оценка содержания фотосинтетических пигментов у представителей внутривидовых таксонов *Pisum sativum* L.

С. В. Бобков¹, К. А. Башкирова¹, Е. В. Семенова², М. А. Вишнякова²

¹ Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур, Орел, Россия

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Елена Викторовна Семенова, e.semenova@vir.nw.ru

Актуальность. Повышение содержания фотосинтетических пигментов (ФП) и продление времени их функционирования обеспечивают растениям увеличение урожайности и устойчивости к абиотическим стрессорам. Для гороха это особенно актуально вследствие широкого внедрения в производство безлисточковых сортов. На ряде культур, в том числе и на горохе, описаны гомологи гена *STAY-GREEN*, мутации в котором позволяют листьям фотосинтезировать более продолжительное время. Поиск вариантов генов, определяющих высокое содержание ФП на протяжении всего периода вегетации гороха, можно рассматривать в качестве потенциального ресурса роста урожайности культуры.

Материалы и методы. Определяли содержание ФП в прилистниках на первом продуктивном узле в начале и в конце периода налива семян у 21 образца гороха из коллекции ВИР. Образцы разного селекционного статуса относились к пяти подвидам *Pisum sativum* L. Исследования проводили в 2016, 2017, 2022 г. в лаборатории физиологии растений Федерального научного центра зернобобовых и крупяных культур (г. Орел, Россия).

Результаты и заключение. Выявлен значительный полиморфизм образцов по содержанию ФП. Образец к-3370 дикого подвида *P. sativum* subsp. *elatius* (Bieb.) Schmalh. отличался стабильно высоким в сравнении с современными сортами содержанием хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов и более длительным их функционированием. Сопоставимые результаты показали примитивные формы из культивируемых подвигов *transcaucasicum* Makash. и *asiaticum* Govorov. Поскольку проанализированные образцы представляют собой первичный генпул вида *P. sativum*, изучаемый признак может быть передан создаваемым сортам.

Ключевые слова: горох (*Pisum sativum* L.), подвиды, *STAY-GREEN*, хлорофилл, каротиноиды, хлорофиллид, дикий горох, образец, хозяйственно ценный признак

Благодарности: работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования в рамках государственных заданий Федерального научного центра зернобобовых и крупяных культур по разделу FGZZ-2022-0003 «Физиолого-биохимическое изучение генетических ресурсов зернобобовых и крупяных культур для использования в селекционном процессе» и Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова по теме № FGEM-2022-0002 «Выявление возможностей генофонда бобовых культур для оптимизации их селекции и диверсификации использования в различных отраслях народного хозяйства».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Бобков С.В., Башкирова К.А., Семенова Е.В., Вишнякова М.А. Сравнительная оценка содержания фотосинтетических пигментов представителей внутривидовых таксонов *Pisum sativum* L. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2024;185(4):32-46. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-32-46

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-32-46

Comparative assessment of the photosynthetic pigment content among representatives of intraspecific taxa in *Pisum sativum* L.

Sergey V. Bobkov¹, Ksenia A. Bashkirova, Elena V. Semenova², Margarita A. Vishnyakova²¹ Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, Orel, Russia² N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia**Corresponding author:** Elena V. Semenova, e.semenova@vir.nw.ru

Background. Higher content of photosynthetic pigments (PP) and longer time of their functioning increase the yield and resistance to abiotic stressors in plants. It is especially relevant for pea (*Pisum sativum* L.), since more and more leafless cultivars are introduced into production. Homologs of the *STAY-GREEN* gene (*SGR*), with mutations enabling leaves to photosynthesize longer, have been described for a number of crops, including pea. Therefore, searching for sources of higher PP levels throughout the entire pea growing season is promising for the crop's yield increase.

Materials and methods. The analysis included 21 accessions of five *P. sativum* subspecies from the VIR collection. The content of chlorophyll (Chl *a* and Chl *b*), carotenoids, and chlorophyllide (Chlide *a*) in stipules was assessed on the first productive node at the start and the end of the seed-filling period.

Results. The analyzed accessions showed significant polymorphism in their PP content. Principal component analysis divided the material into two categories: with high and low PP content. Both included representatives of different intraspecific taxa. Wild pea accession k-3370 (subsp. *elatius*) had the highest PP content both at the start and the end of its seed-filling period, along with a significantly higher ratio of chlorophyll to chlorophyllide, a chlorophyll degradation product. The latter indicator attested to the resistance of chlorophyll to degradation during the completion of seed filling.

Conclusion. Accessions with high PP content, comparable with the highest values in wild accession k-3370 and exceeding the values in contemporary pea cultivars, can serve as sources of this trait for the development of new high-yielding genotypes. Primitive cultivated forms of subspp. *transcaucasicum* and *asiaticum* are especially valuable in this context. Since all the studied accessions represented the primary genepool of *P. sativum*, the trait can be transferred to the cultivars under development.

Keywords: pea (*Pisum sativum* L.), subspecies, *STAY-GREEN*, chlorophyll, carotenoids, chlorophyllide, wild pea, accession, valuable agronomic trait

Acknowledgments: the work was supported by the Ministry of Science and Higher Education within the framework of the state tasks assigned to the Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, Section FGZZ-2022-0003 "Physiological and biochemical studies of legume and groat crop genetic resources for utilization in breeding practice", and the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Project No. FGEM-2022-0002 "Identifying possibilities in the genetic diversity of leguminous crops to optimize their breeding and diversify uses in various sectors of the national economy".

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Bobkov S.V., Bashkirova K.A., Semenova E.V., Vishnyakova M.A. Comparative assessment of the photosynthetic pigment content among representatives of intraspecific taxa in *Pisum sativum* L. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):32-46. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-32-46

Введение

Горох (*Pisum sativum* L.) – основная зернобобовая культура в России, источник ценного белка, резистентного крахмала, биологически активных и минеральных веществ (Vishnyakova et al., 2001).

Современная селекция гороха направлена на создание высокоурожайных, энергосберегающих и энергетически эффективных сортов, пригодных к созданию высокопроизводительных агрофитоценозов с оптимальным расположением листового аппарата и с длительной активностью фотосинтетической поверхности, определяющей высокую фотосинтетическую производительность, обеспечивающих максимальное поглощение солнечной энергии, обладающих устойчивостью к действию биотических и абиотических стрессоров и высокой аттрагирующей способностью плодов. Повышение последнего показателя, отражающего донорно-акцепторные отношения (индекс урожайности), у гороха привело к созданию целого ряда новых морфотипов (Sinjushin et al., 2022). Наряду с увеличением индекса урожайности у ряда этих морфотипов произошло заметное снижение фотосинтетического потенциала, поэтому следующего существенного роста урожайности можно ожидать за счет увеличения эффективности фотосинтетического аппарата.

Один из путей достижения этой цели – увеличение содержания хлорофилла в фотосинтезирующих органах. Многолетняя селекция на высокое содержание хлорофилла позволила создать высокоурожайные сорта риса (Wang et al., 2015). Геномный анализ 365 сортов и 446 образцов риса *Oryza sativa* L. subsp. *japonica* выявил 25 генов-кандидатов, влияющих на содержание хлорофилла (Zhao et al., 2019). Увеличение времени функционирования фотосинтетических пигментов (ФП), или замедление старения растений, – еще один путь более эффективного использования фотосинтетического потенциала растений. У большинства растений максимум содержания хлорофилла приходится на завершение вегетативного роста и начало перехода к генеративному развитию (Dymova, Golovko, 2018). У гороха уже к началу периода налива зерна происходит заметное уменьшение содержания хлорофилла в фотосинтезирующих органах (Bobkov, Bychkov, 2018, 2021; Bobkov, Bashkirova, 2021). Замедление процесса старения, связанного с сохранением фотосинтетической активности в период налива семян, может привести к росту урожайности и повышению стрессоустойчивости (Wong et al., 2023).

Большие надежды на увеличение времени функционирования фотосинтетического аппарата связаны с фенотипом stay-green («остаться зеленым»), у которого нарушен или отсрочен катаболизм хлорофилла, что определяется мутацией гена *STAY-GREEN* (*SGR*). *SGR* кодирует хлорофилл-деградирующую Mg^{2+} -дехелатазу – фермент, несущий ответственность за первый этап деградации Chl *a* (Shimoda et al., 2016).

С начала XX века *SGR* гомологи были идентифицированы у ряда сельскохозяйственных культур, в том числе у гороха (*P. sativum*) (Armstead et al., 2007). К настоящему времени установлено, что фенотип «остаться зеленым» – следствие мутации в гене *SGR* – встречается, кроме гороха, и у других бобовых: люцерны (*Medicago truncatula* Gaertn.) (Zhou et al., 2011), сои (*Glycine max* (L.) Merr.) (Shi et al., 2016), нута (*Cicer arietinum* L.) (Sivasakthi et al., 2019), фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) (Davis et al., 2010), бобов (*Vicia faba* L.) (Chen et al., 2023).

Биохимические свойства и картирование в двух расщепляющихся популяциях гороха показали, что *PsSGR* представляет тот же описанный ранее Г. Менделем локус, который определяет желтую (*J*) или зеленую окраску семян (*j*) (Armstead et al., 2007; Sato et al., 2007).

Актуальность селекции гороха на повышение содержания ФП и увеличение времени их функционирования обусловлена еще и широким внедрением в производство преимущественно безлисточковых сортов, ассимиляционная поверхность которых значительно снижена по сравнению с диким типом. Известно, что в период вегетативного роста, до образования 11-го метамера (настоящего листа), растения безлисточкового морфотипа, определяемого рецессивной мутацией *af*, уступают дикому типу, имеющему традиционные листья и несущему доминантный аллель *Af*, по площади листовой поверхности, суммарной сухой массе листьев, побега и корней (Kof, Kondykov, 2007). Для компенсации негативных эффектов от снижения фотосинтетического потенциала у растений безлисточкового морфотипа в селекционном процессе гороха целесообразно использовать сорта и линии с рецессивным аллелем *sgr*, а также проводить поиск новых генов высокого содержания фотосинтетических пигментов у образцов, мало затронутых селекцией, и, вероятно, среди диких родичей (Bobkov, Bychkov, 2021).

Вид *P. sativum* (горох посевной) очень полиморфен и включает в себя как культурные и давно культивируемые формы, так и представителей дикой флоры. Существует несколько внутривидовых классификаций вида *P. sativum*. На основе коллекции гороха ВИР в течение более чем векового ее существования создано две крупных классификации: Л. И. Говоровым (Govorov, 1937) и Р. Х. Макашевой (Makasheva, 1979). Наряду с классическими морфобиологическими признаками и происхождением, использованными в первой классификации, к созданию второй были привлечены данные кариологии, генетики, биохимии, иммунохимии и др. Система Р. Х. Макашевой, принятая в настоящее время отечественными исследователями, делит вид на 6 подвидов, представителей пяти из которых изучали в данной работе. К трем из них, *transcaucasicum* Makash., *asiaticum* Govorov и *abyssinicum* (A. Br.) Berger, относятся только культивируемые формы. Первый подвид имеет очень ограниченный ареал в Грузии и включает староместные узколокальные примитивные сорта. Второй подвид широко распространен в Передней и Центральной Азии и в Северной Африке. Он включает широчайший набор примитивных форм, так же как и у subsp. *transcaucasicum*, очень мало подвергшихся селекционной обработке. В обоих случаях диагностические признаки, отличающие подвиды от культурного, имеющего преимущественно сорта научной селекции *P. sativum* subsp. *sativum* не четки и не определены. О. Э. Костерин – крупнейший специалист по эволюции и геногеографии дикорастущих форм рода *Pisum* – предлагает считать оба подвида синонимами *P. sativum* subsp. *sativum*, который также включает только окультуренные формы (Kosterin, 2017). Подвид *abyssinicum*, представителей которого культивируют в Эфиопии и Йемене, по гипотезе Л. И. Говорова (Govorov, 1937), является спонтанным гибридом между диким видом *P. fulvum* Sibth. et Smith и диким подвидом *P. sativum* subsp. *elatius* (Bieb.) Schmalh. Особое место в нашем исследовании отведено разновидности *jomardii* (Schrunk) Alef., которая, предположительно, была независимо domesticiрована в Египте и имеет длительную историю таксономического ранжирования: от вида (Schrunk, 1818), подвида (Ко-

sterin, Bogdanova, 2008) до разновидности. Но в настоящее время ей приписывают статус *P. sativum* subsp. *sativum* var. *jomardii* (Schrank) Govorov (Kosterin, 2017).

По современным представлениям, только один подвид этой классификации – subsp. *elatius* – имеет статус дикого с характерными признаками дикости, отличающими его от культурного гороха (Kosterin, Bogdanova, 2008).

Целью данного исследования стало сравнительное изучение представителей внутривидовых таксонов гороха, включающих как сорта современной селекции, так и малоокультуренные и дикие формы, по содержанию ФП для выявления источников высокой эффективности фотосинтеза для последующего использования в создании сортов, отвечающих требованиям современных потребителей.

Материал и методы

Содержание ФП определяли у 21 образца гороха коллекции ВИР. Большая часть образцов собрана в экспедициях и представлена местными сортами (LR) и дикими формами (WL). Сорта научной селекции (AC) созданы в российских селекционных учреждениях (табл. 1). Анализ содержания хлорофиллида *a* – продукта распада хлорофилла *a* – осуществляли с привлечением современных сортов ‘Гамбит’ и ‘Тип’ безлисточкового морфотипа (*af*).

В изучаемую выборку вошли представители пяти подвидов *P. sativum*: *elatius* (Bieb) Schmalh.; *abyssinicum* (A. Br.) Berger; *transcaucasicum* Makash.; *asiaticum* Govorov; *sativum*. Особое место отведено разновидности var. *jomardii* (Schrank) Alef., возделываемой в Египте и обладающей довольно характерным комплексом внешних признаков,

Таблица 1. Образцы разных подвидов *Pisum sativum* L. из коллекции ВИР, анализируемые по содержанию фотосинтетических пигментов

Table 1. Accessions of different *Pisum sativum* L. subspecies from the VIR collection, analyzed for the content of photosynthetic pigments

Подвид / Subspecies	№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название / Name	Происхождение (регион сбора или селекции) / Origin (region of collecting or breeding)	Статус образца / Accession's status	Морфотип / Morphotype
<i>sativum</i>	9249 ^{1, 2, 3}	‘Темп’	Орловская обл.	AC	листочковый
<i>sativum</i>	9806 ¹	‘Шеврон’	Самарская обл.	AC	безлисточковый
<i>sativum</i>	10088 ¹	‘Ягуар’	Орловская обл.	AC	усато-листочковый (хамелеон)
<i>sativum</i>	и-643593 ¹	‘Гамбит’	Липецкая обл.	AC	безлисточковый
<i>sativum</i>	9825 ¹	‘Тип’	Чехия	AC	безлисточковый
<i>elatius</i>	1703 ¹	б/н	Тамбовская обл.	WL	листочковый
<i>elatius</i>	1851 ¹	б/н	Грузия	WL	листочковый
<i>elatius</i>	2524 ¹	б/н	Ливан	WL	листочковый
<i>elatius</i>	3115 ¹	б/н	Италия	WL	листочковый
<i>elatius</i>	3370 ^{1, 2, 3}	б/н	Дания	WL	листочковый
<i>elatius</i>	4014 ¹	б/н	Азербайджан	WL	листочковый
<i>transcaucasicum</i>	296 ¹	местный	Саратовская обл.	LR	листочковый
<i>transcaucasicum</i>	2365 ¹	К 96	Грузия	LR	листочковый
<i>transcaucasicum</i>	3249 ¹	б/н	Грузия	LR	листочковый
<i>abyssinicum</i>	8460 ¹	б/н	неизвестно	LR	листочковый
<i>asiaticum</i>	231 ¹	зимующий	неизвестно	LR	листочковый
<i>asiaticum</i>	1915 ¹	местный	Афганистан	LR	листочковый
<i>asiaticum</i>	1974 ¹	местный	Афганистан	LR	листочковый
<i>asiaticum</i>	2645 ¹	Kardinal Echo	Китай	LR	листочковый
<i>asiaticum</i>	5322 ^{1, 2, 3}	местный	Непал	LR	листочковый
<i>sativum</i> var. <i>jomardii</i>	3792 ¹	б/н	Великобритания	LR	листочковый

Примечание: AC – сорт научной селекции; LR – местный сорт; WL – дикая форма; ¹ – экспериментальный материал 2022 г. (21 образец); ² – экспериментальный материал 2017 г. (3 образца); ³ – экспериментальный материал 2016 г. (3 образца)

Note: AC – advanced cultivar developed through scientific breeding; LR – landrace; WL – wild form; ¹ – experimental material from 2022 (21 accessions); ² – experimental material from 2017 (3 accessions); ³ – experimental material from 2016 (3 accessions)

которая, по классификации Р.Х. Макашевой (Makasheva, 1979), относится к подвиду *asiaticum*.

Образцы выращивали в 2016, 2017 и 2022 г. на опытном поле Федерального научного центра зернобобовых и крупяных культур на делянках 1 м², густота посева составила 1,2 млн растений/га. Почва темно-серая лесная, pH_{KCl} – 5,3, содержание гумуса (по Тюрину) – 4,89%, подвижных форм фосфора и калия (по Кирсанову) – 170 и 135 мг/кг соответственно (Novikova

в формирующихся семенах определяли по содержанию воды ниже 55% (Ney et al., 1993). В 2022 г. для анализа содержания ФП в стадии начала налива отобрали 79 растений (19 образцов с повторениями) со средним содержанием воды в семяпочках 81,5% (95-процентный доверительный интервал (ДИ) – 80,2–82,9%), а для стадии завершения налива – 93 растения (19 образцов с повторениями) со средним содержанием воды 59,0% (95-процентный ДИ – 58,3–59,8%) (рис. 1).

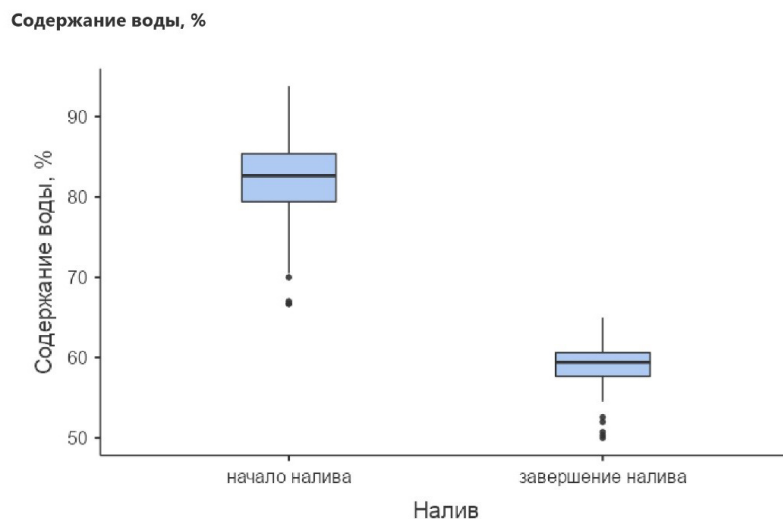


Рис. 1. Содержание воды в семяпочках образцов гороха в начале и при завершении налива семян, %

Fig. 1. Water content in ovules of pea accessions at the start and the end of seed filling, %

et al., 2017). Посев проводили ручным способом. Пробы для анализа брали с рандомно выбранных растений. Период взятия проб в 2016 г. характеризовался сильными перепадами температур и хорошей обеспеченностью осадками (ГТК = 1,7). В 2017 г. во время взятия проб растения получали достаточное количество влаги (ГТК = 1,98). Взятие проб в 2022 г. происходило в засушливых условиях (ГТК = 0,78).

Содержание хлорофиллов и каротиноидов определяли в прилистниках и выражали в мг/г сухого вещества (с. в.). Прилистники для анализа брали с первого и второго продуктивного узла в период начала и завершения налива семян.

В 2016, 2017 г. содержание хлорофиллов *a* (Chl *a*) и *b* (Chl *b*) рассчитывали по формулам R. J. Porra (2002), каротиноидов – по Н. К. Lichtenthaler (1987). В 2022 г. экстракцию и определение содержания Chl *a* и Chl *b*, а также каротиноидов проводили в 95-процентном этиловом спирте в соответствии с рекомендациями Н. К. Lichtenthaler (1987). Оптическую плотность экстрактов ФП измеряли на спектрофотометре ПЭ5300В («ПромЭкоЛаб», Россия). Определение отношения содержания Chl *a* к уровню хлорофиллида *a* (Chlide *a*) проводили в соответствии с методом S. Harpaz-Saad et al. (2007) в модификации K. Szafrńska et al. (2017). Однако для расчета содержания пигментов вместо формулы D. I. Arnon (1949) (цит. по Szafrńska et al., 2017) руководствовались формулой Н. К. Lichtenthaler (1987).

Анализ содержания ФП проводили в начале и в конце периода налива семян. Стадии налива семян на первом продуктивном узле определяли по содержанию воды в семяпочках. Согласно литературным данным, начало налива семян ассоциируется с содержанием воды на уровне 80%, а завершение налива и начало дегидрата-

Пробы для анализа отношения Chl *a* к уровню хлорофиллида *a* (Chlide *a*) брали на стадии завершения налива семян с содержанием воды у образца к-3370 (subsp. *elatius*) и у изучаемых сортов 'Гамбит' и 'Тип' 52,8% (стандартная ошибка (SE) = 3,8%), 50,3% (SE = 1,5%) и 48,0% (SE = 2,8%) соответственно.

Статистическую обработку данных проводили с помощью описательных статистик, однофакторного дисперсионного анализа, анализа главных компонент и стандартной методики мета-анализа с использованием программ MS Excel (Microsoft, США), STATISTICA (StatSoft, США). Парные сравнения образца дикого гороха (subsp. *elatius*) к-3370 с сортами 'Шеврон', 'Ягуар', 'Темп' по содержанию ФП при проведении дисперсионного анализа проводили с использованием критерия наименьшей существенной разницы (НСР) Фишера. В анализ главных компонент включали следующие признаки: содержание хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов и отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам. Мета-анализ проводили с учетом данных по содержанию ФП у образцов коллекции ВИР в 2016, 2017 и 2022 г. и частично опубликованных ранее (Bobkov, Bychkov, 2021). Для корректного сравнения результатов многолетних исследований по содержанию ФП у образца дикого гороха к-3370 и сорта 'Темп' вместо фактических единиц использовали стандартизованную среднюю разность (Cohen, 1988).

Результаты

В период начала налива семян содержание хлорофилла *a* у образцов разных таксонов и сортов варьировало от 2,5 до 4,8 мг/г от сухого веса (с. в.), хлорофилла *b* – от 1,0 до 2,1 мг/г с. в., каротиноидов – от 0,68 до 1,21 мг/г с. в. (табл. 2).

Таблица 2. Содержание фотосинтетических пигментов в начале и конце периода налива семян в бобах на первом продуктивном узле гороха, мг/г с. в. (в порядке убывания содержания хлорофилла *a* в начале налива семян) (Орел, 2022 г.)

Table 2. The content of photosynthetic pigments at the start and the end of seed filling in the first productive node of pea plants, mg/g DW (in descending order of chlorophyll *a* content at the start of seed filling) (Orel, 2022)

№ по каталогу ВПР / VIR catalogue No.	Название подвида <i>Pisum sativum</i> L. / <i>Pisum sativum</i> L. subspecies name	Начало налива семян в первом продуктивном узле / The start of seed filling in the first productive node				Завершение налива семян в первом продуктивном узле / The completion of seed filling in the first productive node			
		Число исследованных растений / Number of plants analyzed	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Каротиноиды / Carotenoids	Число исследованных растений / Number of plants analyzed	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Каротиноиды / Carotenoids
3370	subsp. <i>elatius</i>	3	4,8	2,1	1,21	5	4,3	1,6	1,18
296	subsp. <i>transcaucasicum</i>	4	4,8	1,7	1,31	6	4,1	1,8	1,10
1974	subsp. <i>asiaticum</i>	5	4,7	1,8	1,37	5	3,5	1,4	0,88
5322	subsp. <i>asiaticum</i>	3	4,7	1,8	1,23	5	1,9	0,7	0,57
9806	subsp. <i>sativum</i>	3	4,5	1,8	1,09	5	2,3	0,9	0,65
2645	subsp. <i>asiaticum</i>	4	4,5	1,7	1,28	5	2,5	1,0	0,71
3115	subsp. <i>elatius</i>	5	4,3	1,5	1,17	5	1,7	0,8	0,50
231	subsp. <i>asiaticum</i>	5	4,1	1,6	1,13	5	3,1	1,5	0,78
10088	subsp. <i>sativum</i>	3	4,1	1,4	1,08	5	2,7	1,0	0,70
1703	subsp. <i>elatius</i>	4	4,1	1,7	1,03	5	3,9	1,8	1,06
4014	subsp. <i>elatius</i>	3	4,0	1,3	1,06	5	2,5	0,9	0,79
3249	subsp. <i>transcaucasicum</i>	5	3,9	1,6	0,98	5	3,4	1,5	0,83
1915	subsp. <i>asiaticum</i>	5	3,8	1,5	1,09	5	4,3	1,7	1,11

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

№ по каталогу ВПР / VIR catalogue No.	Название подвида <i>Pisum sativum</i> L. / <i>Pisum sativum</i> var. <i>jomardii</i> subspecies name	Начало налива семян в первом продуктивном узле / The start of seed filling in the first productive node				Завершение налива семян в первом продуктивном узле / The completion of seed filling in the first productive node			
		Число исследованных растений / Number of plants analyzed	Chl a	Chl b	Каротиноиды / Carotenoids	Число исследованных растений / Number of plants analyzed	Chl a	Chl b	Каротиноиды / Carotenoids
3792	subsp. <i>sativum</i> var. <i>jomardii</i>	5	3,8	1,5	0,99	4	2,4	0,9	0,69
1851	subsp. <i>elatius</i>	5	3,5	1,2	0,95	5	2,7	1,0	0,71
2365	subsp. <i>transcaucasicum</i>	4	3,3	1,1	0,87	5	1,9	0,7	0,55
8460	subsp. <i>abyssinicum</i>	5	3,0	1,1	0,78	3	1,6	0,8	0,47
2524	subsp. <i>elatius</i>	5	2,8	0,9	0,79	5	2,4	1,0	0,67
9249	subsp. <i>sativum</i>	3	2,5	1,0	0,68	5	2,2	0,9	0,65
Статистическая оценка									
		min	2,5	0,9	0,68		1,6	0,7	0,50
		max	4,8	2,1	1,37		4,3	1,8	1,20
		mean	3,9	1,5	1,05		2,8	1,2	0,80
		V. %	19	23	19		32	33	27
		НСР ₀₅	1,7	0,7	0,42		1,2	0,5	0,28

Наибольшее содержание ФП наблюдалось у образца к-3370 (subsp. *elatius*): хлорофиллы *a* и *b* – 4,8 и 2,1 мг/г с. в., каротиноиды – 1,21 мг/г с. в. Следует обратить внимание на то, что сорта ‘Шеврон’ и ‘Ягуар’ также отличались высоким содержанием хлорофиллов и каротиноидов (см. табл. 2). Однако листочковый сорт ‘Темп’ содержал минимальное количество ФП (хлорофиллы *a* и *b* – 2,5 и 1,0 мг/г с. в., каротиноиды – 0,68 мг/г с. в.).

В период завершения налива в семенах на первом продуктивном узле содержание хлорофилла *a* у представителей всех подвидов гороха варьировало от 1,6 до 4,3 мг/г с. в., хлорофилла *b* – от 0,7 до 1,8 мг/г с. в., каротиноидов – от 0,5 до 1,2 мг/г с. в. В этот период образец к-3370 (subsp. *elatius*) сохранял лидирующее положение по содержанию ФП (хлорофиллы *a* и *b* – 4,3 и 1,6 мг/г с. в., каротиноиды – 1,18 мг/г с. в.), уступая образцу к-1915 (subsp. *asiaticum*) по содержанию хлорофилла *b* (1,7 мг/г с. в.) и превышая его по каротиноидам (1,11 мг/г с. в.). Образец к-296 (subsp. *transcaucasicum*) наряду с образцом к-3370 отличался высоким содержанием ФП как в начале, так и в конце периода налива семян в первом продуктивном узле.

Анализ главных компонент в начале и завершении налива семян позволил выявить структуру связей между изученными признаками у представителей разных таксонов гороха (табл. 3).

В начале налива семян распределение образцов относительно осей главных компонент было довольно диффузным (рис. 2, а). На этой стадии все три сорта располагались в разных локациях факторного пространства, что свидетельствует о различиях между ними по содержанию ФП.

На стадии завершения налива семян в бобах на первом продуктивном узле расположение образцов относительно осей главных компонент изменилось: наметилось более четкое разделение исследуемого материала на группы. По PC1 (на рис. 2, б обозначена как Factor 1) сорта гороха с умеренным содержанием ФП (‘Шеврон’, ‘Ягуар’ и ‘Темп’) сформировали одну группу с представителями подвидов *asiaticum* (к-2645) и *sativum* var. *jomardii* (к-3792). По PC1 разделились группы образцов с низким – к-5322 (subsp. *asiaticum*), к-2365 (subsp. *transcaucasicum*) – и высоким содержанием хлорофилла – к-1703 (subsp. *elatius*), к-296 (subsp. *transcaucasicum*), к-1915 (subsp. *asiaticum*), к-1915 (subsp. *asiaticum*). По PC2 (на рис. 2, б обозначена как Factor 2) выделился образец к-4014 (subsp. *elatius*) с невысоким содержанием ФП (см. табл. 2). При разделении образцов по главным компонентам 1 и 2 также выделились обособленные группы. Среди них можно отметить группу, состоящую из 2 образцов: к-3115 (subsp. *elatius*) и к-8460 (subsp. *abyssinicum*), и группу образцов к-1974 (subsp. *asiaticum*), к-3249

Таблица 3. Факторные нагрузки 5 признаков для 19 образцов разных подвидов *Pisum sativum* L. из коллекции ВИР

Table 3. Factor loadings for 5 indicators in 19 accessions of various *Pisum sativum* L. subspecies from the VIR collection

Признак / Indicator	Начало налива семян / The start of seed filling		Завершение налива семян / The completion of seed filling	
	PC1	PC2	PC1	PC2
Хлорофилл <i>a</i> , мг/г с. в.	0,973	0,2122	0,991	0,1220
Хлорофилл <i>b</i> , мг/г с. в.	0,985	–0,1480	0,982	–0,1690
Сумма хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i> , мг/г с. в.	0,992	0,0991	0,998	0,0331
Каротиноиды, мг/г с. в.	0,929	0,3106	0,969	0,1999
Отношение Chl <i>a</i> / Chl <i>b</i>	–0,529	0,8464	–0,185	0,9820

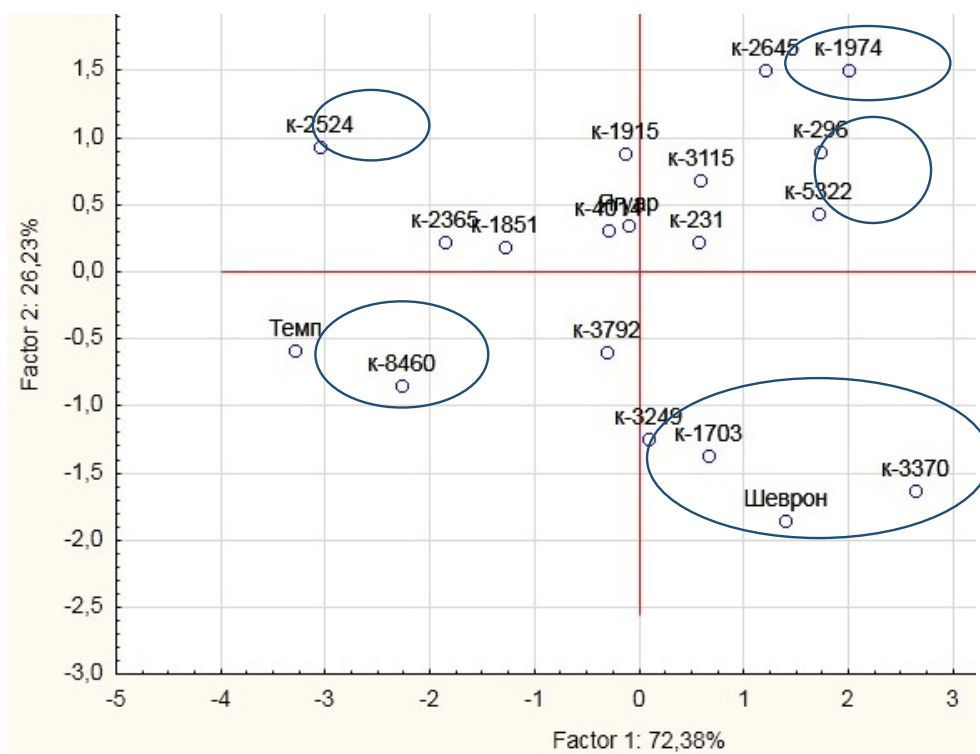
Примечание: PC1 – первая главная компонента; PC2 – вторая главная компонента

Note: PC1 is the first principal component; PC2 is the second principal component

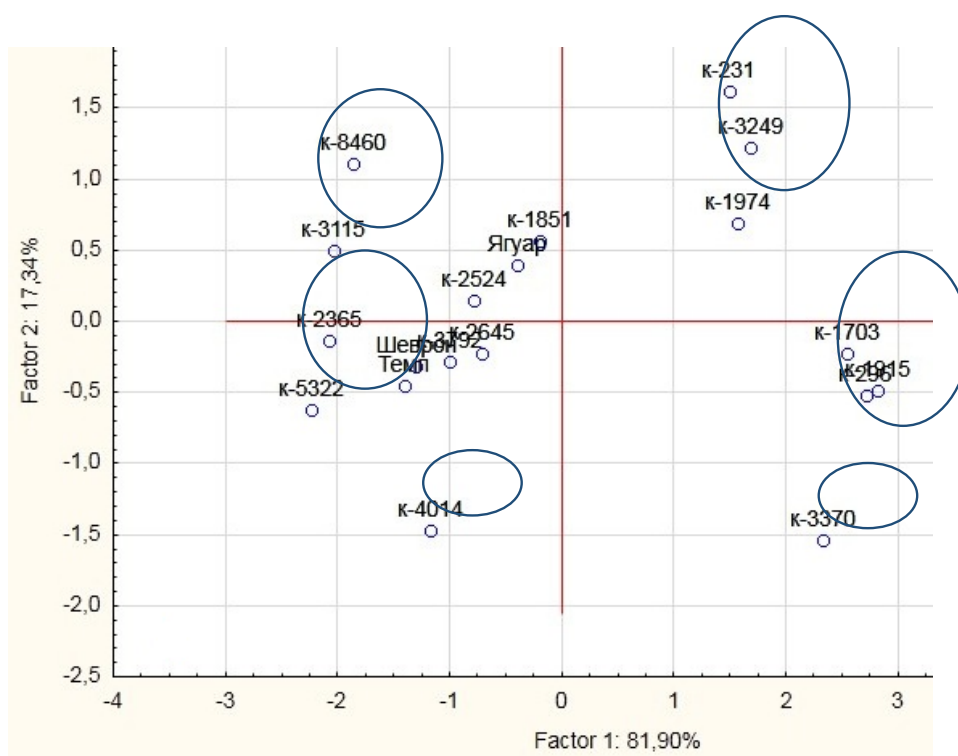
Две главные компоненты (PC1 и PC2) при анализе содержания ФП в начале налива семян объясняли 98,6% (PC1 = 72,4%, PC2 = 26,2%) общей изменчивости признаков, а в конце налива – 99,2% (PC1 = 81,9%, PC2 = 17,3%). Первая главная компонента как в начале, так и в завершении налива семян на первом продуктивном узле положительно и сильно (> +0,96) коррелировала с содержанием хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов и общим содержанием хлорофиллов и в период начала налива семян – отрицательно (–0,53) с отношением Chl *a* / Chl *b*. Эта компонента определяет уровень накопления фотосинтетических пигментов в прилистниках гороха. Вторая главная компонента в начале и конце налива семян положительно сильно (0,85 и 0,98 соответственно) коррелировала с отношением Chl *a* / Chl *b* и преимущественно описывала различия между образцами по соотношению хлорофиллов.

(subsp. *transcaucasicum*), к-231 (subsp. *asiaticum*), располагающуюся рядом с компактной группой из образцов с высоким содержанием ФП: к-1915, к-296 и к-1703. Следует отметить, что образец к-3370 (subsp. *elatius*), занимающий обособленное положение как в начале, так и в конце периода налива семян, отличился не только высоким содержанием хлорофилла, но и наибольшим среди изученных образцов содержанием каротиноидов (1,18 мг/г с. в.).

Таким образом, в период завершения налива семян изученный материал разделился на две категории – с низким и высоким содержанием ФП. В обе категории вошли образцы разных внутривидовых таксонов – с высоким содержанием пигментов: к-3370, к-1915, к-296, к-1703, в категорию с низким – к-3115, к-8460, к-2365, к-5322, к-9249, к-9806, к-3732. Образец дикого гороха



а



б

Рис 2. Проекция образцов гороха на оси главных компонент на основе данных по содержанию фотосинтетических пигментов: начало (а) и завершение (б) периода налива семян на первом продуктивном узле
Fig. 2. Projection of pea accessions on the axes of the principal components based on the photosynthetic pigment content data: the start (a) and the end (б) of the seed-filling period at the first productive node

к-3370 (subsp. *elatus*) в период налива семян отличался наибольшим содержанием ФП.

По результатам 2022 г. с использованием набора из 19 образцов проведен однофакторный дисперсионный анализ различий по содержанию ФП в прилистниках на первом продуктивном узле между образцом к-3370 и сортами 'Темп', 'Шеврон' и 'Ягуар'. В начале периода налива семян анализ не выявил значимых различий: $\text{Chl } a - F(18, 60) = 1.254, p = 0.251, \eta^2 = 0.273$; $\text{Chl } b - F(18, 60) = 1.682, p = 0.069, \eta^2 = 0.335$; каротиноиды - $F(18, 60) = 1.621, p = 0.083, \eta^2 = 0.327$. Существенные различия с высокими значениями размера эффекта ($\eta^2 = 0.514-0.540$) наблюдались главным образом в период завершения налива семян: $\text{Chl } a - F(18, 74) = 4.351, p < 0.001, \eta^2 = 0.514$; $\text{Chl } b - F(18, 74) = 4.824, p < 0.001, \eta^2 = 0.540$; каротиноиды - $F(18, 74) = 4.489, p < 0.001, \eta^2 = 0.522$.

Парные сравнения средних с использованием критерия НСР₀₅ Фишера выявили существенные различия в начале налива семян между образцом к-3370 и сортом 'Темп' по содержанию $\text{Chl } b$ и каротиноидов ($p = 0.006$ и 0.035 соответственно) и при завершении налива между образцом к-3370 и тремя современными сортами по содержанию $\text{Chl } a$ ($p = 0.001-0.009$), $\text{Chl } b$ ($p = 0.009-0.021$) и каротиноидов ($p < 0.000-0.001$) (табл. 4).

В начале налива семян образец к-3370 превышал сорт 'Темп' по содержанию $\text{Chl } b$ на 1,149 мг/г с. в., а по содержанию каротиноидов - на 0,530 мг/г с. в. В период

завершения налива семян в бобах первого продуктивного узла образец дикого гороха к-3370 (subsp. *elatus*) превышал сорта 'Темп', 'Шеврон' и 'Ягуар' по содержанию $\text{Chl } a$ на 2,09, 2,01 и 1,57 мг/г с. в., $\text{Chl } b$ - 0,87, 0,88 и 0,80 мг/г с. в., каротиноидов - 0,53, 0,53 и 0,48 мг/г с. в. соответственно. Интересно, что из всех современных сортов, представленных тремя разными морфотипами, в конце налива семян самое высокое содержание хлорофилла было у сорта 'Ягуар' - морфотип «хамелеон» (ярусная гетерофилия), а самое низкое у сорта 'Темп' - традиционного листочкового морфотипа. Уместно отметить, что сорт 'Ягуар' сочетает в себе увеличенное количество усиков (по сравнению с диким типом) и большую фотосинтетическую поверхность, чем у растений *af*. Имеются неоднократные свидетельства того, что растения с морфотипом «хамелеон» удачно сочетают в себе достоинства как листочковых, так и усатых сортов, а главное - благодаря высоким параметрам продукционного процесса формируют биомассу, значительно превосходящую лучшие листочковые и усатые стандарты (Zelenov, 2018).

Для проведения мета-анализа многолетних данных в качестве параметра использовали стандартизованную среднюю разность (Cohen, 1988) содержания ФП между образцом дикого гороха к-3370 и листочковым сортом 'Темп'. При проведении мета-анализа использовали данные по содержанию ФП в прилистниках сложного листа гороха (табл. 5).

Таблица 4. Парные сравнения среднего содержания фотосинтетических пигментов у образца дикого гороха к-3370 (subsp. *elatus*) по отношению к сортам современной селекции с использованием критерия НСР₀₅ Фишера (Орел, 2022 г.)

Table 4. Pairwise comparisons of the mean photosynthetic pigment content in wild pea accession k-3370 (subsp. *elatus*) versus the same indicator in the cultivars developed by modern breeding programs using Fisher's HCP₀₅ test (Orel, 2022)

Сорт / Cultivar	Начало налива семян / The start of seed filling		Завершение налива семян / The completion of seed filling	
	Разница между образцом к-3370 и сортами, мг/г с. в. / Difference between k-3370 and cultivars, mg/g DW	p-value	Разница между образцом к-3370 и сортами, мг/г с. в. / Difference between k-3370 and cultivars, mg/g DW	p-value
Chl a				
'Темп'	1,319	0,145	2,088***	0,001
'Шеврон'	-0,720	0,423	2,006***	0,001
'Ягуар'	-0,312	0,728	1,567**	0,009
Chl b				
'Темп'	1,149**	0,006	0,873**	0,010
'Шеврон'	0,384	0,341	0,879**	0,009
'Ягуар'	0,771	0,059	0,798*	0,021
Каротиноиды				
'Темп'	0,530*	0,035	0,530***	< 0,000
'Шеврон'	0,114	0,643	0,531***	< 0,000
'Ягуар'	0,127	0,606	0,483***	0,001

Примечание: *, **, *** - различия между средними значениями существенны при $p \leq 0.05$; $p \leq 0.01$ и $p \leq 0.001$ соответственно

Note: *, **, *** - differences between mean values are significant at $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$, and $p \leq 0.001$, respectively

Таблица 5. Мета-анализ различий по содержанию фотосинтетических пигментов у образца дикого гороха к-3370 (subsp. *elatius*) и сорта 'Темп', проведенный в 2016, 2017 и 2022 г.**Table 5. Meta-analysis of differences in the photosynthetic pigment content between wild pea accession k-3370 (subsp. *elatius*) and cv. 'Temp', performed in 2016, 2017, and 2022**

Год исследования / Year of research	Стандартизированная средняя разность, d Коэна / Standardized mean difference, Cohen's d	95-процентный доверительный интервал / 95% confidence interval	Тест Кохрена / Cochran's test		
			Q (2)	p-value	I ² , %
ChI a (n = 3, z = 2,39, p = 0,017)					
2016	0,36	-1,25...-1,97	2,996	0,224	35,2
2017	1,91	-0,02...-3,84			
2022	2,27	0,68-3,86			
Оцененное среднее	1,49	0,27-2,71			
ChI b (n = 3, z = 3,34, p < 0,001)					
2016	5,68	2,09-9,28	4,865	0,088	60,1
2017	10,26	4,24-16,28			
2022	3,52	1,54-5,50			
Оцененное среднее	5,56	2,29-8,82			
Каротиноиды (n = 3, z = 2,38, p = 0,017)					
2016	0,4	-1,22...-0,20	3,612	0,164	45,2
2017	2,32	0,25-4,40			
2022	2,45	0,81-4,08			
Оцененное среднее	1,67	0,29-3,04			

По содержанию Chl *a* оцененная за три года исследования средняя разность между образцом к-3370 и сортом 'Темп' в фактических единицах равнялась 1,04 мг/г с. в. (n = 3, z = 2,02, p = 0,043). Стандартизованная средняя разность между образцом к-3370 и сортом 'Темп' равнялась 1,49 единицам (95-процентный ДИ – 0,27–2,71). Исходя из доверительного интервала, число положительных исходов равнялось 100% и существенно отличалось от нуля (z = 2,39, p = 0,017). Следует отметить, что во все годы изучения у образца к-3370 содержание Chl *a* было выше, чем у сорта 'Темп'. Согласно тесту Кохрена, в положительных исходах мета-анализа не обнаружено существенной гетерогенности (Q(2) = 2,996; p = 0,224; I² = 35,2%).

Средняя оцененная фактическая разность по содержанию Chl *b* между образцом к-3370 и сортом 'Темп' составила 2,81 мг/г с. в. (n = 3, z = 19, p < 0,001). Стандартизованная средняя разность между образцом к-3370 и сортом 'Темп' равнялась 5,56 единицам (95-процентный ДИ – 2,29–8,82). Доверительный интервал не включал ноль, что указывало на существенную оцененную стандартизованную разность. Тест на гетерогенность не имел статистической значимости, что указывало на определенную степень разнородности данных (I² = 60,1%).

Средняя оцененная разность по содержанию каротиноидов между образцом к-3370 и сортом 'Темп' в фактических единицах оказалась несущественной и составила 0,221 мг/г с. в. Однако стандартизованная средняя разность равнялась 1,67 единицам и была статистически значимой (n = 3, z = 2,18, p = 0,017). Тест Кохрена (Q(2) = 3,612; p = 0,164; I² = 45,2%) не выявил существенной ге-

терогенности между данными, полученными в разные годы.

Следует обратить внимание на то, что оценка различий по содержанию Chl *a*, Chl *b* и каротиноидов не выявила выбросов и экстремальных значений в данных, которые могли бы повлиять на оцененные результаты опытов.

Изученный в 2016, 2017 и 2022 г. образец гороха к-5322 (subsp. *asiaticum*) наряду с образцом к-3370 отличался высоким содержанием ФП. Мета-анализ стандартизованной разности средних данных, полученных в указанные годы, показал, что образец к-5322 существенно уступал образцу к-3370 по содержанию хлорофилла *a* и *b* и, что статистически не доказано, по содержанию каротиноидов (Chl *a*: d = 1,72; ДИ – 0,20–3,24, z = 2,22, p = 0,026; Chl *b*: d = 1,71; ДИ – 0,06–3,36, z = 2,03, p = 0,042; каротиноиды: d = 1,98; ДИ – –0,3...–4,27, z = 1,7, p = 0,089).

О начале деградации хлорофиллов можно судить при появлении и накоплении продуктов его распада: феофитина и хлорофиллида (Chlide) (Szafránska, et al., 2017). Проведено исследование содержания Chl *a* и Chlide *a* у образца дикого гороха к-3370 и сортов 'Гамбит' и 'Тип'. Дисперсионный анализ не выявил существенных различий между образцом к-3370, сортами 'Гамбит' и 'Тип' как по содержанию Chl *a* (F(2, 8) = 0,323, p = 0,733, η² = 0,075), так и Chlide *a* (F(2, 8) = 1,930, p = 0,207, η² = 0,325). Однако по отношению пигментов Chl *a* / Chlide *a* выявлены различия на границе статистической значимости: F(2, 8) = 4,497, p = 0,049, η² = 0,529. Отношение Chl *a* / Chlide *a* у образца к-3370 равнялось 20,4, а у сортов 'Гамбит' и 'Тип' это отношение составило 9,6 и 9,5 соответственно (табл. 6).

Таблица 6. Оценка различий по содержанию Chl *a*, Chlide *a* и отношению Chl *a* / Chlide *a* между образцом дикого гороха к-3370 и сортами культурного гороха (Орел, 2022 г.)**Table 6.** Assessment of differences between wild accession k-3370 and advanced pea cultivars in Chl *a*, Chlide *a*, and the Chl *a* / Chlide *a* ratio (Orel, 2022)

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название сорта / Cultivar	Chl <i>a</i>		Chlide <i>a</i>		Chl <i>a</i> / Chlide <i>a</i>	
		Разница между образцом к-3370 и сортами, мг/г с. в. / Difference between k-3370 and cultivars, mg/g DW	<i>p</i> -value	Разница между образцом к-3370 и сортами, мг/г с. в. / Difference between k-3370 and cultivars, mg/g DW	<i>p</i> -value	Разница между образцом к-3370 и сортами / Difference between k-3370 and cultivars	<i>p</i> -value
и-643593	‘Гамбит’	–1,39	0,482	–0,442	0,093	10,80	0,030
к-9825	‘Тип’	–1,30	0,513	–0,342	0,178	10,92	0,028

Примечание: парные сравнения проведены с использованием критерия НСР₀₅ Фишера

Note: pairwise comparisons were made using Fisher's HCP₀₅ test

Полученные результаты указывают на меньшее количество продукта деградации хлорофилла Chlide *a* у образца к-3370 в сравнении с сортами культурного гороха.

Обсуждение

Таким образом, в нашем исследовании наряду с сортами современной селекции присутствовали формы, очень ограниченно затронутые селекцией – местные сорта (landraces) – представители подвидов *transcausicum*, *abyssinicum* и *asiaticum*, разновидности *jomardii*, принадлежащей к *P. sativum* subsp. *sativum*, и дикорастущего подвида *elatius*.

Предыдущие исследования авторов данной статьи показали, что содержание ФП у гороха зависит от генотипа (Bobkov, Bychkov, 2018), различно в разных органах растения (Bobkov, Bashkistrova, 2021) и подвергается значительным изменениям в онтогенезе растений (Bobkov, Bychkov, 2020). Наибольшее содержание хлорофилла и каротиноидов в этих многолетних экспериментах наблюдалось в период бутонизации, затем статистически значимо снижалось к периоду начала и завершения налива семян. В этих исследованиях образец дикого гороха к-3370 (subsp. *elatius*) существенно превышал по содержанию ФП современные сорта научной селекции.

Считается, что содержание ФП больше у растений, возделываемых в культурном агроценозе, чем у дикорастущих (Dymova, Golovko, 2018). Однако в нашем опыте образцы и дикого, и культурного гороха имели одинаковый агрофон и в начале налива зерна сорт традиционного морфотипа – ‘Темп’ – имел минимальное содержание хлорофиллов *a* и *b* в изучаемой выборке. В данном исследовании, так же как и в проводимых ранее в 2016, 2017 г. (Bobkov, Bychkov, 2018, 2020), образец дикого подвида гороха к-3370 (subsp. *elatius*) уверенно лидировал по содержанию хлорофиллов и каротиноидов. Следует отметить, что этот образец отличался повышенным содержанием ФП как в период начала налива семян, так и при его завершении.

Мета-анализ данных настоящего и предшествовавших исследований (2016–2017 гг.), примененный к дикому образцу к-3370 и к листовому сорту ‘Темп’, взятому в качестве контроля, включал содержание ФП в прилистниках в период завершения налива семян. Согласно трехлетним данным, образец к-3370 превышал сорт ‘Темп’ по содержанию Chl *a*, Chl *b* и каротиноидов на 1,04 мг/г с. в., 2,81 мг/г с. в. и 0,221 мг/г с. в. соответственно. Различия в содержании Chl *a*, Chl *b* и каротиноидов, выраженные для корректного сравнения в стандартизированной разности средних (d Коэна), составляли 1,49, 5,56 и 1,67 единиц и были статистически значимыми. Исходя из оценки по J. Cohen (2013), обобщенный размер эффекта можно квалифицировать как значительный.

Конкурентом образца к-3370 по высокому содержанию ФП в исследованиях 2016–2017 гг. служил образец гороха из подвида *asiaticum* (к-5322). В настоящем исследовании, при более строгих требованиях к анализу растений на определенном этапе онтогенеза во время взятия проб, образец к-5322 отличался высоким содержанием ФП в начале налива (Chl *a*: 4,3 мг/г с. в.) и относительно низким при его завершении (Chl *a*: 1,9 мг/г с. в.). Мета-анализ данных за три года исследований позволил однозначно заключить о превосходстве образца к-3370 над образцом к-5322 по содержанию ФП (стандартизированная разность средних по содержанию Chl *a*, Chl *b* и каротиноидов равнялась 1,72, 1,71 и 1,98 соответственно). Сопоставимые с самыми высокими показателями содержания ФП, превосходящие значения оцениваемых признаков современных сортов разных морфотипов результаты показали и малокультурные формы из подвидов *transcausicum* и *asiaticum*. Изученные образцы абиссинского гороха и разновидности *jomardii* не отличались по искомым нами характеристикам.

Исходя из анализа главных компонент, проведенного по данным настоящего исследования, образцы гороха к-1915, к-296 (subsp. *asiaticum*), к-1703, к-3370 (subsp. *elatius*) следует рассматривать в качестве перспективных

источников высокого содержания ФП, а последний – еще и как источник замедленной деградации хлорофилла, о чем свидетельствует существенное увеличение у него отношения $\text{Chl } a / \text{Chlide } a$ по сравнению с сортами культурного гороха 'Гамбит' и 'Тип'.

Важным направлением дальнейших исследований может служить оценка различий между образцами дикого и малокультурных форм гороха с высоким содержанием ФП и культиварами с рецессивным аллелем *i* (*stay-green*) для использования в селекции новых сортов с высоким потенциалом продуктивности.

Заключение

Повышение содержания ФП – важное условие для селекции сортов гороха нового поколения с высоким потенциалом продуктивности. Селекционная работа в этом направлении определяется еще и необходимостью компенсации снижения фотосинтетического потенциала за счет создания и использования в производстве преимущественно безлисточковых сортов. Оценка содержания ФП у 21 образца – представителей нескольких подвидов гороха (*P. sativum*) коллекции ВИР, включающих как культурные, так и дикие формы, – выявила полиморфизм образцов по данному признаку. Анализ главных компонент с учетом содержания хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов в период завершения налива семян позволил разделить материал на две категории: с низким и высоким содержанием ФП. В категорию с высоким содержанием пигментов вошли образцы разных внутривидовых таксонов, сформировавшие 4 группы. Образец дикого гороха к-3370 (subsp. *elatius*) как в начале, так и в завершении периода налива семян отличался наибольшим содержанием ФП. У этого образца выявлено существенно большее отношение хлорофилла к продукту распада хлорофиллиду, что указывает на устойчивость хлорофилла к деградации в период завершения налива семян в первом продуктивном узле в сравнении с сортами культурного гороха. Результаты, сопоставимые с самыми высокими показателями содержания ФП у этого образца и превосходящие значения оцениваемых признаков современных сортов разных морфотипов, показали и примитивные окультуренные формы из подвидов *transcaucasicum* и *asiaticum*. Все эти образцы относятся к первичному генпулу вида *P. sativum*, и, следовательно, изучаемый признак можно легко передать создаваемым сортам.

References / Литература

Armstead I., Donnison I., Aubry S., Harper J., Hörtensteiner S., James C. et al. Cross-species identification of Mendel's I locus. *Science*. 2007;315(5808):73. DOI: 10.1126/science.1132912

Bobkov S.V., Bashkirova K.A. Content of photosynthetic pigments in various organs of wild and cultural pea. *Legumes and Groat Crops*. 2021;4(40):15-23. [in Russian] (Бобков С.В., Башкирова К.А. Содержание фотосинтетических пигментов в различных органах растений дикого и культурного гороха. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2021;4(40):15-23). DOI: 10.24412/2309-348X-2021-4-15-23

Bobkov S.V., Bychkov I.A. Content of photosynthetic pigments in ontogenesis of wild and cultural pea. *Vestnik of Kazan State Agrarian University*. 2021;4(60):4-14. [in Russian] (Бобков С.В., Бычков И.А. Содержание фотосинтетических пигментов в онтогенезе культурного гороха.

Vestnik Kazanskogo государственного аграрного университета. 2021;4(60):4-14). DOI: 10.12737/2073-0462-2021-10-14

Bobkov S.V., Bychkov I.A. Contents of photosynthetic pigments and activity of oxidative stress enzymes in wild pea. *Zemledelie = Crop Farming*. 2018;(4):29-33. [in Russian] (Бобков С.В., Бычков И.А. Содержание фотосинтетических пигментов и активность ферментов окислительного стресса у диких образцов гороха. *Земледелие*. 2018;(4):29-33). DOI: 10.24411/0044-3913-2018-10409

Chen J., Zhou H., Yuan X., He Y., Yan Q., Lin Y. et al. Homolog of pea *SGR* controls stay-green in faba bean (*Vicia faba* L.). *Genes (Basel)*. 2023;14(5):1030. DOI: 10.3390/genes14051030

Cohen J. Statistical power analysis for the behavioral sciences. 2nd ed. New York, NY: Routledge; 1988. DOI: 10.4324/9780203771587

Davis J.G., Myers J.R., McClean P.E., Lee R. *Staygreen (SGR)*, a candidate gene for the persistent color phenotype in common bean. *Acta Horticulturae*. 2010;859:99-102. DOI: 10.17660/ActaHortic.2010.859.10

Dymova O.V., Golovko T.K. Photosynthetic pigments: functioning, ecology and biological activity. *Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre*. 2018;(3-4):5-16. [in Russian] (Дымова О.В., Головки Т.К. Фотосинтетические пигменты: функционирование, экология, биологическая активность. *Известия Уфимского научного центра РАН*. 2018;(3-4):5-16).

Govorov L.I. *Pisum L.* – Pea (Gorokh). In: N.A. Bazilevskaya, E.I. Barulina (eds). *Flora of Cultivated Plants. Vol. IV. Grain Legumes (Zernovye bobovye)*. Moscow; 1937. p.229-336. [in Russian] (Говоров Л.И. *Pisum L.* – Горох. В кн.: *Культурная флора СССР. Т. IV. Зерновые бобовые* / под ред. Н.А. Базилевской, Е.И. Барулиной. Москва; 1937. С.229-336).

Harpaz-Saad S., Azoulay T., Arazi T., Ben-Yaakov E., Mett A., Shibolet Y.M. et al. Chlorophyllase is a rate-limiting enzyme in chlorophyll catabolism and is posttranslationally regulated. *The Plant Cell*. 2007;19(3):1007-1022. DOI: 10.1105/tpc.107.050633

Kof E.M., Kondykov I.V. Pea (*Pisum sativum* L.) growth mutants. *International Journal of Plant Developmental Biology*. 2007;1(1):141-146.

Kosterin O.E. On three cultivated subspecies of pea (*Pisum sativum* L.). *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2007;21(6):694-700. DOI: 10.18699/VJ17.287

Kosterin O.E., Bogdanova V.S. Relationship of wild and cultivated forms of *Pisum L.* as inferred from an analysis of three markers of the plastid, mitochondrial and nuclear genomes. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2008;55(5):735-755. DOI: 10.1007/s10722-007-9281-y

Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*. 1987;148:350-382. DOI: 10.1016/0076-6879(87)48036-1

Makasheva R.Kh. Flora of cultivated plants. Vol. 4. Grain legumes. Part 1. Pea. Leningrad: Kolos; 1979. [in Russian] (Макашева Р.Х. Культурная флора СССР. Т. 4. Зерновые бобовые культуры. Часть 1. Горох. Ленинград: Колос; 1979).

Ney B., Duthion C., Fontaine E. Timing of reproductive abortions in relation to cell division, water content, and growth of pea seeds. *Crop Science*. 1993;33(2):267-270. DOI: 10.2135/cropsci1993.0011183X003300020010x

Novikova N.E., Kosikov A.O., Bobkov S.V., Zelenov A.A. The effects of late foliar fertilization and application of growth regulators on the yield and protein productivity of pea

- (*Pisum sativum* L.). *Agricultural Chemistry*. 2017;(1):32-40. [in Russian] (Новикова Н.Е., Косиков А.О., Бобков С.В., Зеленов А.А. Влияние регуляторов роста и поздней некорневой подкормки удобрениями на урожайность и белковую продуктивность. *Агрохимия*. 2017;(1):32-40).
- Porra R.J. The chequered history of the development and use of simultaneous equations for the accurate determination of chlorophylls *a* and *b*. *Photosynthesis Research*. 2002;73(1-3):149-156. DOI: 10.1023/A:1020470224740
- Sato Y., Morita R., Nishimura M., Yamaguchi H., Kusaba M. Mendel's green cotyledon gene encodes a positive regulator of the chlorophyll-degrading pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(35):14169-14174. DOI: 10.1073/pnas.0705521104
- Schränk F.P. *Flora Monacensis*. Vol. 4. Munich; 1818.
- Shi S., Miao H., Du X., Gu J., Xiao K. *GmSGR1*, a stay-green gene in soybean (*Glycine max* L.), plays an important role in regulating early leaf-yellowing phenotype and plant productivity under nitrogen deprivation. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2016;38(4):97. DOI: 10.1007/s11738-016-2105-y
- Shimoda Y., Ito H., Tanaka A. Arabidopsis *STAY-GREEN*, Mendel's green cotyledon gene, encodes magnesium-dechelatase. *The Plant Cell*. 2016;28(9):2147-2160. DOI: 10.1105/tpc.16.00428
- Sinjushin A., Semenova E., Vishnyakova M. Usage of morphological mutations for improvement of a garden pea (*Pisum sativum*): the experience of breeding in Russia. *Agronomy*. 2022;12(3):544. DOI: 10.3390/agronomy12030544
- Sivasakthi K., Marques E., Kalungwana N., Carrasquilla-Garcia N., Chang P.L., Bergmann E.M. et al. Functional dissection of the chickpea (*Cicer arietinum* L.) stay-green phenotype associated with molecular variation at an ortholog of Mendel's I gene for cotyledon color: implications for crop production and carotenoid biofortification. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(22):5562. DOI: 10.3390/ijms20225562
- Szafrńska K., Reiter R.J., Posmyk M.M. Melatonin improves the photosynthetic apparatus in pea leaves stressed by paraquat via chlorophyll breakdown regulation and its accelerated *de novo* synthesis. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:878. DOI: 10.3389/fpls.2017.00878
- Vishnyakova M.A., Yankov I.I., Bulyn'tsev S.V., Buravtseva T.V., Petrova M.V. Pea, beans, common bean... Cultivars. Growing. Storage. Applications (Gorokh, boby, fasol... Sorta. Vyrashchivaniye. Khraneniye. Primeneniye). St. Petersburg: Agropromizdat; 2001. [in Russian] (Вишнякова М.А., Янков И.И., Булынецев С.В., Буравцева Т.В., Петрова М.В. Горох, бобы, фасоль... Сорты. Выращивание. Хранение. Применение. Санкт-Петербург: Агропромиздат; 2001).
- Wang Q., Xie W., Xing H., Yan J., Meng X., Li X. et al. Genetic architecture of natural variation in rice chlorophyll content revealed by a genome-wide association study. *Molecular Plant*. 2015;8(6):946-957. DOI: 10.1016/j.molp.2015.02.014
- Wong A.C.S., van Oosterom E.J., Godwin I.D., Borrell A.K. Integrating *stay-green* and *PIN-FORMED* genes: *PIN-FORMED* genes as potential targets for designing climate-resilient cereal ideotypes, *AOB PLANTS*. 2023;15(4):plad040. DOI: 10.1093/aobpla/plad040
- Zelenov A.N. Potential of heterophyllous form of peas and ways of its realization. *Agrarian Russia*. 2011;(3):13-16. [in Russian] (Зеленов А.Н. Потенциал гетерофильной формы гороха и пути его реализации. *Аграрная Россия*. 2011;(3):13-16).
- Zhao Y., Qiang C., Wang X., Chen Y., Deng J., Jiang C. et al. New alleles for chlorophyll content and stay-green traits revealed by a genome wide association study in rice (*Oryza sativa*). *Scientific Reports*. 2019;9(1):2541. DOI: 10.1038/s41598-019-39280-5
- Zhou C., Han L., Pislariu C.I., Nakashima J., Fu C., Jiang Q. et al. From model to crop: functional analysis of a *STAY-GREEN* gene in the model legume *Medicago truncatula* and effective use of the gene for alfalfa improvement. *Plant Physiology*. 2011;157(3):1483-1496. DOI: 10.1104/pp.111.185140

Информация об авторах

Сергей Васильевич Бобков, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур, 302502 Россия, Орел, пос. Стрелецкий, ул. Молодежная, 10, корп. 1, svbobkov@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-8146-0791>

Ксения Александровна Башкирова, младший научный сотрудник, Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур, 302502 Россия, Орел, пос. Стрелецкий, ул. Молодежная, 10, корп. 1, xeni43339@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0002-3370-0604>

Елена Викторовна Семенова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, e.semenova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2637-1091>

Маргарита Афанасьевна Вишнякова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, m.vishnyakova.vir@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-2808-7745>

Information about the authors

Sergey V. Bobkov, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, 10, bldg. 1, Molodezhnaya St., Streletsky Settlm., Orel 302502, Russia, svbobkov@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-8146-0791>

Ksenia A. Bashkirova, Associate Researcher, Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, 10, bldg. 1, Molodezhnaya St., Streletsky Settlm., Orel 302502, Russia, xeni43339@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0002-3370-0604>

Elena V. Semenova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, e.semenova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2637-1091>

Margarita A. Vishnyakova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, m.vishnyakova.vir@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-2808-7745>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 22.01.2024; одобрена после рецензирования 28.10.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 22.01.2024; approved after reviewing on 28.10.2024; accepted for publication on 03.12.2024.