

DOI: 10.30901/2227-8834-2016-2-22-39

УДК: 58.575.635.656:
631.527

**ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ
ПРОДУКТИВНОСТИ И АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ У
СОРТОВ ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР С
РЕЦЕССИВНЫМИ АЛЛЕЛЯМИ ГЕНОВ**

**Н. Агаркова¹,
Н. Е. Новикова²,
Р. В. Беляева¹,
Е. В. Головина¹,
Ж. А. Беляева¹,
З. Р. Цуканова¹,
Н. И. Митькина¹**

¹Всероссийский научно-исследовательский институт зернобобовых и крупяных культур, Орел, Россия, e-mail: office@vniizbk.orel.ru

²Орловский государственный аграрный университет, Орел, Россия, e-mail: novik302@mail.ru

Ключевые слова:

физиология растений, генетика, горох, люпин узколистный, соя, рецессивные аллели генов, фотосинтез, корневая система, урожайность.

Актуальность. Селекция зернобобовых культур достигла больших успехов к концу XX века, поскольку базировалась на введении во вновь созданные генотипы рецессивных аллелей ряда генов. Роль этих генов в формировании продукционного процесса и адаптивных реакций на стресс-факторы в полной мере не изучена. Цель исследования – анализ степени влияния на семенную продуктивность рецессивных аллелей генов, определяющих короткостебельность, усатый тип листа, детерминацию стебля, неосыпаемость и морщинистость семян у гороха; ограничение ветвления и детерминацию стебля у люпина узколистного; фотопериодическую реакцию у сои. **Материалы и методы.** Особенности продукционного процесса изучали на 250-ти коллекционных образцах, полученных из Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова (ВИР); на 52-х сортах, гибридах и мутантах гороха и сои селекции Всероссийского научно-исследовательского института зернобобовых и крупяных культур (ВНИИЗБК); на 12 сортах люпина узколистного селекции различных научно-исследовательских учреждений. Исследовали рост и развитие растений, фотосинтетическую деятельность, особенности корневой системы, урожайность зерна, содержание белка в зерне. Экспериментальный материал изучали в коллекционных, гибридных, селекционных питомниках и конкурсном сортоиспытании (КСИ) в вегетационных опытах с начала 80-х годов XX века по 2013 год. **Результаты и выводы.** Селекция новых сортов зернобобовых культур в основном была направлена на изменение морфологических признаков: типа листа, архитектоники стебля, динамики онтогенеза, которые прежде всего оказывают влияние на адаптивные свойства растений в агроценозах. Показано, что один или несколько рецессивных аллелей генов, введенных в генотипы новых сортов гороха зернового и овощного использования, люпина узколистного и сои, влияют на изменение большого числа морфологических, физиологических показателей, определяющих рост, развитие растений, а также признаков в системе формирования урожая в конкретных условиях среды. Уменьшение площади листовой поверхности у усатых сортов гороха и сортов люпина узколистного с ограничением ветвления и детерминацией стебля сопряжено с ослаблением роста корневой системы, что обусловлено трофическим взаимодействием между этими органами и влечет изменения в адаптивной системе растений. Выявлена сортовая специфика сои по чувствительности к фотопериоду в отдельные фазы развития: сорта южного происхождения обладают более сильной реакцией на длину дня, чем сорта сои северного экотипа.

DOI: 10.30901/2227-8834-2016-2-22-39

FEATURES OF THE FORMATION OF PRODUCTIVITY AND ADAPTIVE REACTIONS IN LEGUMINOUS CROP VARIETIES WITH RECESSIVE ALLELES OF GENES

S. N. Agarkova¹,
N. E. Novikova²,
R. V. Belyaeva¹,
E. V. Golovina¹,
Zh. A. Belyaeva¹,
Z. R. Tsukanova¹,
N. I. Mit'kina¹

¹The All-Russian Research Institute of Legumes and Groat Crops, Orel, Russia, e-mail: office@vniizbk.orel.ru

²Orel State Agrarian University, Orel, Russia, e-mail: novik302@mail.ru

Key words:

plant physiology, genetic, peas, blue lupin, soybean, recessive alleles of genes, photosynthesis, root system, seed productivity

Background. Leguminous crop breeding made great progress by the end of the 20th century, as it was based on the introduction into the newly developed genotypes of recessive alleles of a number of genes whose role in the formation of the production process and adaptive responses to stress factors has not yet fully explored. The purpose of the research was to analyze the degree of the effect on the seed production of recessive alleles of the genes that determine shortness, “leafless” type of leaf, determination of the stalk, nonshattering and wrinkled seeds in pea; limiting branching and determination of the stem in blue lupin; and photoperiodic response in soybean. **Materials and methods.** Features of the production process were studied in 250 accession from the Vavilov Institute’s collection; 50 varieties, hybrids and mutants of pea and soybean bred at the Research Institute of Legumes and Groat Crops; and 12 varieties of blue lupin developed at various research institutions. We studied the growth and development of plants, their photosynthetic activity, symbiotic nitrogen fixation, features of the root system, yield of green mass and grain, and protein content in seed. The experimental material was studied in the collection, hybridization and breeding nurseries as well as during the competitive variety testing (CVT) in vegetation experiments from the early 1980s up to 2013. **Results and conclusion.** Breeding of new legume varieties was mainly focused on the change of morphological traits: leaf type, stem architectonics, ontogeny dynamics, etc. which primarily affected the adaptive properties of plants in agroecosystems. It is shown that one or more recessive alleles of the genes introduced into the genotypes of new varieties of grain and vegetable pea, blue lupin and soybean affect the changes in a large number of morphological and physiological parameters determining plant growth and development as well as the traits in the yield formation system under definite environmental conditions. Reduction of leaf surface area in leafless pea varieties and blue lupin varieties with limited branching and stem determination is connected with the weakening of the root system growth, which is preconditioned by trophic interactions between these organs and involves changes in the adaptive system of plants. Specificity of soybean varieties was revealed in their sensitivity to photoperiod in some phases of their development: varieties of southern origin have stronger response to day length than those of the northern ecotype.

Введение

Во второй половине XX – начале XXI веков селекция зернобобовых культур базировалась на введении во вновь создаваемые сорта рецессивных аллелей генов, роль которых в формировании продукционного процесса и адаптивных реакций не изучена в полной мере.

Цель представленных исследований – анализ степени влияния рецессивных аллелей генов, определяющих:

- короткостебельность, усатый тип листа, детерминацию стебля, неосыпаемость и морщинистость семян у гороха;
- ограничение ветвления и детерминацию стебля у люпина узколистного;
- фотопериодическую реакцию у сои на конечный хозяйственный признак – семенную продуктивность.

Материалы и методы

Исследования осуществлялись на коллекционных образцах гороха, люпина узколистного, сои, полученных из Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова (ВИР); на 25 сортах, 12 гибридах, 7 короткостебельных мутантах гороха, созданных во Всероссийском научно-исследовательском институте зернобобовых и крупяных культур (ВНИИЗБК, г. Орел); на 12 сортах люпина узколистного и 8 сортах сои селекции различных научно-исследовательских учреждений. Экспериментальный материал изучали в коллекционных, гибридных, селекционных питомниках и конкурсном сортоиспытании в полевых севооборотах ВНИИЗБК (Орловская область РФ) с начала 80-х годов XX века по 2013 год.

Учет надземной фитомассы проводился общепринятыми для каждой культуры методами. Площадь листьев определяли гравиметрическим способом, основанном на устойчивой корреляции между массой и площадью листьев (Kolomejchenko, 1987). Фотосинтетический потенциал (ФП) рассчитывали по А. А. Ничипоровичу (Nichiporovich, 1956; Nichiporovich et al., 1961), чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) – как частное от деления прироста сухой массы на ФП (Sinyakova, Ivanova, 1981). Поглощающую поверхность корней определяли по методике Д. А. Сабина и

И. И. Колосова (Baslavskaya, Trubeckova, 1964), протяженность корней – расчетным методом исходя из данных по объему и общей адсорбирующей поверхности (Kolosov, 1962). Содержание сырого протеина определяли по методу Кьельдаля с использованием для сжигания проб дигестора с программированным нагревом ДК-6 фирмы «Velp Scientifica», для дальнейшей отгонки и титрования – автомата UDK-152 этой же фирмы.

В опыте с фотопериодической реакцией сои короткий день обеспечивали путем вывоза тележек с сосудами в затемненное помещение, начиная с фазы ветвления и до начала плодообразования. Растения выращивали при двух фотопериодических режимах: естественное освещение – 15 ч в мае до 17 ч в конце июня (контроль) и короткий день – 10 ч.

Результаты и обсуждение

Влияние рецессивных генов короткостебельности на семенную продуктивность гороха

Селекция сортов гороха (*Pisum sativum* L.) в середине прошлого столетия была направлена на создание короткостебельных сортов. В качестве исходных родительских форм использовались зарубежные сорта с уменьшенной длиной междоузлий. В результате совместной работы селекционеров, генетиков и физиологов ВНИИЗБК к началу XI века были созданы короткостебельные сорта гороха зернового и кормового использования, по урожайности превосходящие высокостебельные сорта 70–80-х годов прошлого века в три и более раз (с 10,2 ц/га до 32,4 ц/га). Увеличение урожайности у короткостебельных сортов в большой мере обеспечивается повышением коэффициента хозяйственного использования, который к 2000–2010 гг. достиг практически максимального уровня при относительно стабильной в агроценозе общей биомассе растений и сокращении вегетационного периода на 10–13 дней. Средняя длина стебля составляла 58–60 см. В настоящее время в производстве и селекции гороха предпочтение отдается сортам с усатым типом листа и детерминантным стеблем. Исследование влияния рецессивного аллеля *af* (безлисточковый) на продукционный процесс показало, что в начале

вегетации из-за малой площади листовой поверхности усатые сорта имеют худшие стартовые условия для роста. В полевых экспериментах листочковые сорта формировали к началу цветения листовую по-

верхность в среднем 450 см²/раст. против 272 см²/раст. у усатых сортов. Но в дальнейшем этот разрыв уменьшался и в благоприятных погодных условиях был минимальным или даже отсутствовал (рис. 1).

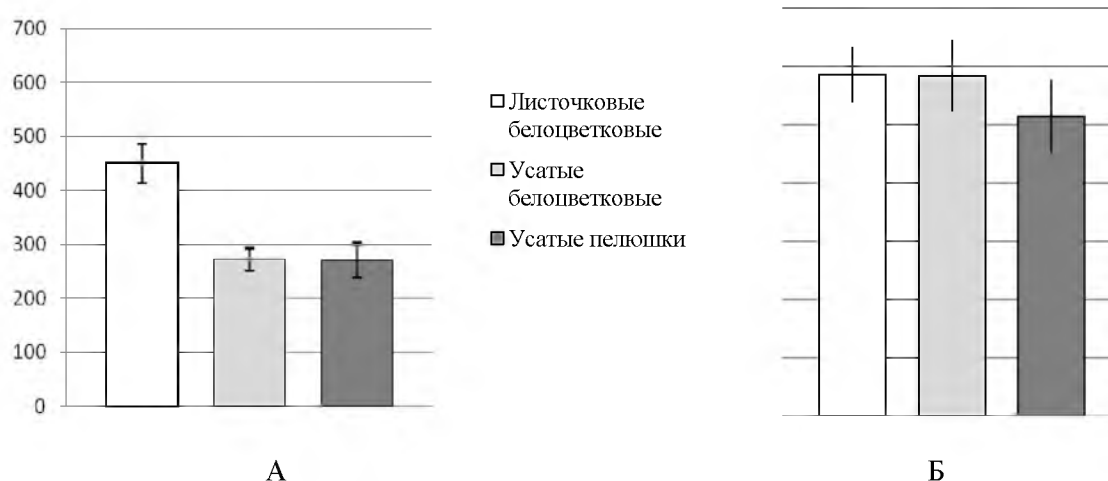


Рис. 1. Площадь листовой поверхности у листочковых и усатых сортов гороха, см²/раст.

А – начало цветения; Б – зеленая спелость семян (листочковые белоцветковые: Орловчанин, Труженик, Темп; усатые белоцветковые: Норд, Фараон, Стабил; усатые пелюшки: Алла, Наташа, линия Ус. П-393) в 2009 г., по Н. Е. Новиковой и др. (2012)

Fig. 1. Leaf surface area in leafed and leafless pea varieties, cm²/plant

А – beginning of flowering; Б – green ripeness of seeds (white-flower leafed varieties: Orlovchanin, Truzhenik, Temp; white-flower leafless varieties: Nord, Pharaoh, Stabil; leafless winter pea varieties: Alla, Natasha, leafless line P-393) in 2009, by N. E. Novikova et al. (2012)

Уменьшение площади листовой поверхности у усатых сортов сопряжено с ослаблением роста корневой системы. При этом показатели роста корней тем ниже, чем больше степень редукции листьев (табл. 1). Корреляция между площадью листьев и деятельной поглощающей поверхностью корневой системы в опытах была тесной ($r = 0,78-0,98$). В период вегетативного роста в полевых условиях усатые с обычными прилистниками сорта ('Норд', 'Орлус', 'Батрак') уступали листочковым ('Орловчанин' и 'Труженик') по массе и объему корней на 10–28%, по площади общей и деятельной поглощающей поверхности – на 13–35%, по общей протяженности корней – на 16–40%. Редукция прилистников при отсутствии листочков вызывала еще более

значительное ухудшение роста корневой системы.

Сорт 'Филби' (*afafstst* – усатый с редуцированными прилистниками) уступал листочковым сортам по массе и объему корней на 48–58%, площади деятельной поглощающей поверхности – на 69%, длине корней – на 66–70%. У усатых сортов наблюдалась тенденция к снижению значений удельной поглощающей поверхности корней, характеризующих степень развития корневых волосков и поглотительный потенциал единицы объема корня. В процессе онтогенеза различия между морфотипами по основным параметрам корневой системы еще более увеличивались, достигая максимальных значений при переходе к репродуктивной фазе развития.

Негативное влияние рецессивных аллелей *af* и *st* на развитие корневой системы является одной из причин снижения экологической устойчивости и урожайности усатых сортов гороха в неблагоприятных условиях внешней среды (Novikova, Lakhanov, 2002).

В 1997–2004 гг. проводили изучение влияния генов, определяющих усатый тип листа в сочетании с другими рецессивными

генами на продукционный процесс и семенную продуктивность у 14 сортов гороха (табл. 2), среди которых сорта ‘Неручь’, ‘Норд’, ‘Демон’ являются моно-, ди- и тримутантными аналогами сорта ‘Смарагд’, полученными методом слепого беккроссирования (Yakovlev, 1992; Yakovlev, Chekalin, 1992; Zelenov et al., 2000, 2008; Novikova et al., 2012).

Таблица 1. Площадь листьев и показатели корневой системы у сортов гороха листочкового и усатого типов. Фаза шести листьев (средние за три года)

Table 1. Leaf area and root system parameters in leafed and leafless types of pea varieties. The phase of six leaves (average for three years)

Сорт	Площадь листьев, см ² /раст.	Показатели корневой системы					Протяженность, м/раст.
		Сухая масса, г/раст.	Объем, см ³ /раст.	Поглощающая поверхность			
				общая, м ² /раст.	деятельная, м ² /раст. удельная, м ² /см ³ м ² /раст. м ² /см ³		
Листочковые сорта							
Орловчанин	98	0,102	1,86	2,02	0,84	0,46	10,4
Труженик	81	0,093	1,83	2,11	0,87	0,44	11,5
Безлисточковые сорта							
Норд	55	0,084	1,66	1,75	0,69	0,43	8,7
Орлус	61	0,073	1,34	1,40	0,57	0,42	6,9
Батрак	61	0,072	1,42	1,51	0,60	0,42	7,7
в том числе с редуцированными прилистниками							
Филби	9	0,043	0,79	0,77	0,27	0,34	3,5
НСР ₀₅	5	0,012	0,27	0,41	0,12	0,04	0,6

Оценка ростовых процессов в контрастных метеорологических условиях и при различной плотности посевов позволила установить, что гены усатого типа листа и детерминации стебля «контролируют» разграничение вегетативной и генеративной фаз в ходе онтогенеза растений гороха. У листочковых индетерминантных сортов стебель и листовая масса растений имеют растянутый период формирования, который заканчивается, как правило, к началу налива семян, за исключением сорта ‘Орловчанин’. У детерминантных сортов интенсивные ростовые процессы проходят в период всходы-цветение и к концу фазы цветения

детерминантные сорта заканчивают накопление вегетативной массы. У усатых сортов в начале вегетационного периода наблюдается замедленное нарастание массы вегетативных органов, а к концу цветения-началу завязывания бобов оно практически завершается.

Листочковые сорта формируют самую большую площадь листьев в агроценозах разной плотности и обладают наиболее высоким фотосинтетическим потенциалом (ФП). Детерминантные усатые сорта уступают по этим показателям листочковым и усатым индетерминантным сортам (табл. 3). Увеличение плотности посева с

0,84 до 1,66 млн. всхожих семян/га способствовало увеличению ФП у листочковых сортов в 1,3–1,9 раза, у усатых и детерминантных сортов – в 1,2–2,3 раза. Наибольшая урожайность семян 25,7 ц/га получена у листочковых сортов в рядовом посеве; у сортов усатых и детерминантных – в загущенных, соответственно 27,5 и 25,1 ц/га (Belyaeva. 2007; Novikova et al., 2012;).

Таблица 2. Генотипы сортов гороха с рецессивными генами, по Н. Е. Новиковой и др. (2012)
Table 2. Genotypes of pea varieties with recessive genes according to N. E. Novikova et al. (2012)

Сорта	Гены	Морфотип
Смарагд, Зубр	<i>lm Af</i>	Короткостебельный, обычный тип листа
Неручь, Орловчанин	<i>lm Af def</i>	Короткостебельный, обычный тип листа, неосыпающиеся семена
Норд, Спрут 2	<i>lm af def</i>	Короткостебельный, неосыпающиеся семена, усатый тип листа
Солара, Орлус	<i>lm af</i>	Короткостебельный, усатый тип листа
Демон, Батрак	<i>lm def af deh</i>	Короткостебельный, неосыпающиеся семена, усатый тип листа, детерминантный
Филби	<i>lm af st</i>	Короткостебельный, усатый тип листа, редуцированные прилистники
Темп	<i>lm Af</i>	Короткостебельный, обычный тип листа
Фараон	<i>lm af</i>	Короткостебельный, усатый тип листа
Спартак	<i>lm uni^{tas}</i>	Короткостебельный, усиковая акация

Таблица 3. Показатели фотосинтетической деятельности и урожайность семян сортов гороха (среднее за 1997–2000 гг.)
Table 3. Parameters of photosynthetic activity and seed yield in pea varieties (average for 1997–2000)

Норма высева, млн. всхожих семян/га	Площадь листьев, тыс. м ² /га <i>lim</i>	ФП, млн м ² × сут./га	ЧПФ, г/м ² × сут.	Масса семян, г/растение
Листочковые сорта (Смарагд, Зубр, Неручь, Орловчанин)				
1,66	21,60–112,32	0,579	3,60	2,31
1,25	15,25–88,00	0,447	3,93	2,44
0,84	7,64–56,47	0,295	4,12	3,38
Усатые сорта (Норд, Спрут, Орлус, Солара)				
1,66	19,36–163,52	0,500	4,10	2,29
1,25	6,98–80,87	0,378	4,49	2,49
0,84	9,97–33,18	0,223	4,78	3,30
Детерминантные сорта (Демон, Батрак)				
1,66	18,82–82,24	0,499	4,37	2,21
1,25	12,12–66,25	0,355	4,70	2,50
0,84	6,72–28,89	0,216	5,19	2,45
НСР ₀₅ по нормам высева				0,195
НСР ₀₅ по сортам				0,067

Увеличение плотности ценоза (рис. 2) приводит к снижению массы семян с растения, особенно значительному у листочковых сортов и меньшему у усатых и детерминантных сортов. Одна из причин различий, очевидно, в том, что ценозы сортов, сочетающих короткостебельность, усатый тип листа и детерминантность стебля отличаются наиболее благоприятным световым режимом. При этом создаются лучшие

условия для формирования и функционирования, как листового аппарата, так и корневой системы. Так, у листочкового сорта 'Темп' максимальная ассимилирующая площадь листьев и поглощающая поверхность корней формировались при норме высева 1,0 млн шт. всх. семян/га, а у усатого сорта 'Фараон' – при норме высева 1,2 млн. шт. всх. семян/га (Novikova et al., 2012).

Последующие исследования позволили установить, что у усатых сортов усиливается фотосинтетическая деятельность прилистников, достигая самого высокого уровня у полностью сформировавшихся надземных органов, что свидетельствует о наличии сильных взаимодействий сорт – стадия развития листа и сорт – условия роста и развития (температура, количество световой энергии, количество осадков). У усатых сортов увеличивается фотосинтетическая активность неспециализированных органов, таких как створки боба, стебель, черешок листа (Amelin, 2001). Эти взаимодействия в сочетании с наблюдаемой генетической изменчивостью по всем физиологическим компонентам урожая указывают на огромный потенциал генетической изменчивости, которая является важнейшим биологическим ингредиентом при создании высокоурожайных сортов, определяющим адаптивные реакции в различных метеорологических условиях.

Большая часть сортов, которые в последние годы включены в Госреестр РФ, обладают неосыпающимися семенами. В таблице 4 приводятся данные исследования 42 сортов различного использования с осыпающимися и неосыпающимися семенами, относящихся к различным морфотипам. Наши результаты и обобщение литературных данных не позволяют сделать однозначный вывод о влиянии неосыпаемости на семенную продуктивность. Но, безусловно, использование в новых селекционных сортах гороха гена неосыпаемости семян в условиях Центральной России значительно повысило технологичность сортов, хотя и не исключается некоторое снижение качества семян (Cukanova, 2003; Debelyj, 2009; Novikova et al., 2012)

Влияние гена морщинистости семян *r* на семенную продуктивность гороха

Помимо изучения сортов гороха зернового и кормового использования оценивали влияние рецессивного аллеля (*r*) морщинистости семян на семенную продуктивность, содержание крахмала, амилозы и белка в семенах овощных сортов гороха. В гладкозерных семенах (дикий тип *RR*) в сухом веществе содержится в среднем 50% крахмала, в котором 35% амилозы. Семена с морщинистым фенотипом, определяемым рецессивным аллелем (*rr*), накапливают 22–36% крахмала, содержащего 60–75% амилозы (Makasheva, 1973).

По литературным данным (Hedley, 1995; Engqvist, Jones et al., 2001; Tymchuk, 2001), известно, что ген морщинистости семян снижает семенную продуктивность до 15%. В наших исследованиях оценивали семенную продуктивность в F_2 гибридных комбинаций от скрещивания сортов гороха с гладкими и морщинистыми семенами (табл. 5).

Полученные результаты подтверждают снижение массы семян с растения у овощных сортов гороха по сравнению с сортами зернового использования. Основная ценность гороха связана с повышенным содержанием белка, но в последние годы сорта овощного гороха рассматриваются как источник амилозы. По структуре амилоза имеет сходство с полимерами пластмасс. При ее термической обработке получают легкогидролизуемую пленку для экологически безопасного упаковочного материала.

Снижение урожая семян овощных сортов гороха уменьшает выход амилозы. Поэтому необходимо вести селекцию, как на высокую семенную продуктивность, так и на повышенное содержание амилозы в зерне.

Влияние рецессивных аллелей генов на формирование продуктивности люпина узколистного

В селекции люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) за сравнительно небольшой период (более 70 лет) дикие формы были доведены до высокопродуктивных сортов благодаря использованию рецессивных аллелей нерастрескиваемости бобов, детерминации стебля и, главное, – малоалкалоидности. Содержание алкалоидов определяется генами *incidus* (*inc*), *esculentus* (*esc*), *depressus* (*depr*) (Sengbusch, 1942;

Hackbarth, 1955). Создание малоалкалоидных сортов позволило использовать узколистный люпин не только как сидеральную культуру, но и как кормовую, и пищевую. Все сорта, представленные в эксперименте, малоалкалоидные.

Формирование продуктивности люпина узколистного в большой степени зависит от типа ветвления и формы стебля. Поскольку сведения по генетическому контролю этих признаков и символика генов весьма противоречивы, в опыте использовали группирование сортов в соответствии с морфофизиологическими моделями (Курсов, Такунов, 2006). Однако у сортов псевдодикого и метельчатого морфотипов преобладают доминантные гены, детерминирующие

архитектонику стебля. На стадии шести листьев и в период цветения на центральной кисти прослеживаются различия сортов в формировании надземных органов и корней. Сорта псевдодикого и метельчатого морфотипов накапливали большую надземную массу и массу корней по сравнению с сортами колосовидного типа (табл. 7, 8). При этом установлена тесная связь между развитием надземных органов и корней: коэффициент корреляции между сухой массой корней и надземных органов составил +0,851, а между площадью листьев и площадью деятельной поглощающей поверхности корней коэффициент корреляции равен +0,890 (Agarkova et al., 2012; Novikova et al., 2012).

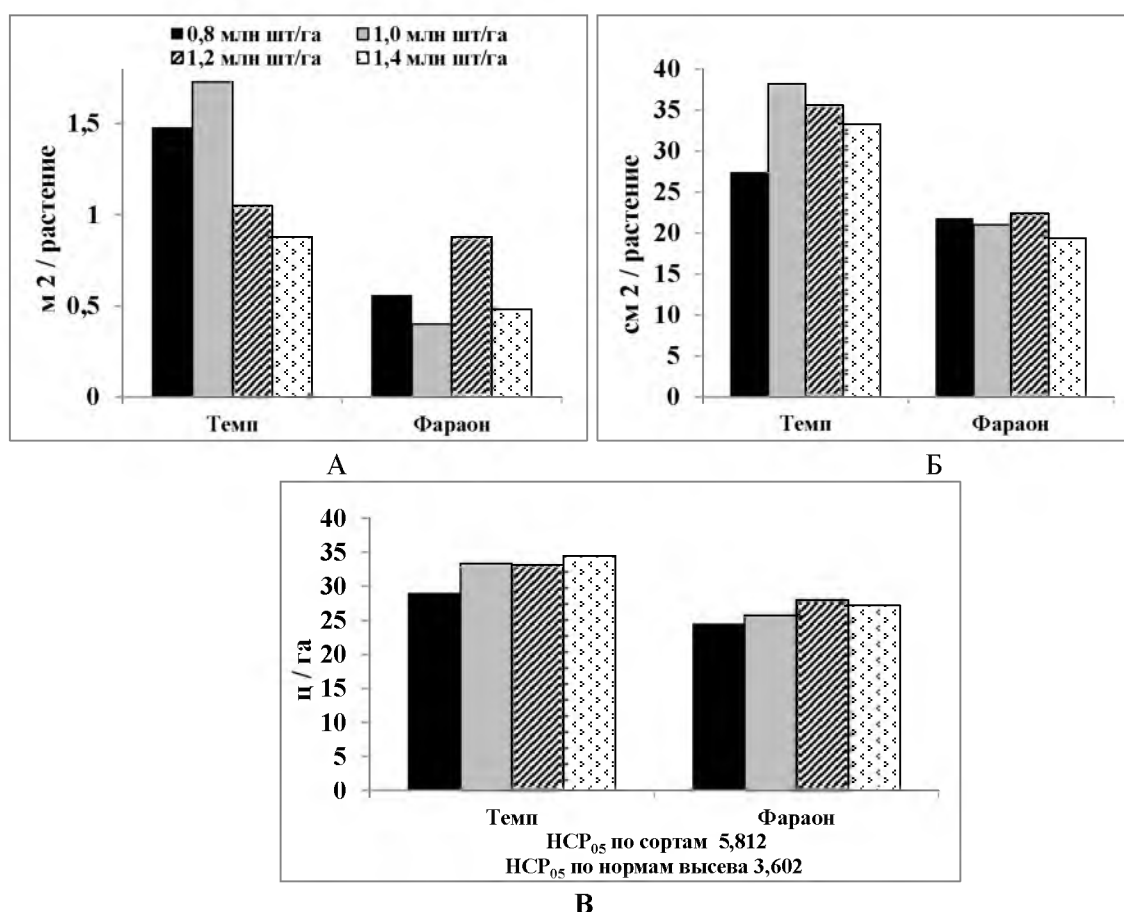


Рис. 2. Влияние нормы высева на поглощающую поверхность корней (А), площадь листьев (Б), урожайность зерна (В) сортов гороха, среднее за 2009–2010 гг., по Н. Е. Новиковой и др. (2012)

Fig. 2. The effect of seeding rate on the absorbing surface of roots (A), leaf area (Б), and grain yield (B) of pea varieties, average for 2009–2010, by N. E. Novikova et al. (2012)

Таблица 4. Характеристика морфотипов гороха по хозяйственно–ценным признакам в экологическом испытании, среднее за 2000–2002 гг. (норма высева семян 1,2 млн всхожих семян на га), по Н. Е. Новиковой и др. (2012)
Table 4. Characteristics of pea morphotypes according to economically valuable traits in the environmental test, average for 2000–2002 (seeding rate of 1.2 million viable seeds per ha), by N. E. Novikova et al. (2012)

Морфологическая форма	Число сортов	Урожайность семян, т/га	Масса 1000 семян, г	Кoeff. раз-множения	Вегетационный период, дни	Сырой протеин, %
Обычный тип листа, осыпаящиеся семена	8	2,82	231,6	9,9	91	28,2
Обычный тип листа, неосыпаящиеся семена	11	2,93	246,9	9,7	88	29,3
Усатый тип листа, осыпаящиеся семена	7	3,24	242,9	9,8	89	32,4
Усатый тип листа, неосыпаящиеся семена	10	2,97	221,8	10,6	87	29,6
Пелюшка кормовая, обычный тип листа, осыпаящиеся семена	4	2,55	212,9	9,5	93	25,5
Пелюшка кормовая, усатый тип листа, неосыпаящиеся семена	2	3,28	225,8	10,8	88	32,8
НСР ₀₅		0,162				

Таблица 5. Семенная продуктивность растений гороха в расщепляющихся гибридных комбинациях F₂ от скрещивания сортов с гладкими и морщинистыми семенами, 2011 г., по Н. Е. Новиковой и др. (2012)
Table 5. Seed productivity of pea plants in segregating F₂ hybrid combinations from crosses between varieties with smooth and wrinkled seeds, 2011, by N. E. Novikova et al. (2012)

Комбинация скрещивания	Генотип	Масса семян, г/раст.
Орловчанин × Амиус 1245	<i>RR</i>	8,8
	<i>Rr</i>	6,2
	<i>rr</i>	6,1
Амиус 334 × Батрак	<i>RR</i>	7,3
	<i>Rr</i>	6,9
	<i>rr</i>	6,1
Орловчанин 2 × Амиус 1245	<i>RR</i>	6,4
	<i>Rr</i>	7,2
	<i>rr</i>	5,3
Вера st.	<i>rr</i>	5,0
НСР ₀₅		0,31

В 2009–2011 гг. испытывалась коллекция гороха овощного и зернового использования (табл. 6).

Таблица 6. Семенная продуктивность и биохимические показатели коллекционных сортов гороха овощного и зернового использования, 2009–2011 гг.

Table 6. Seed production and biochemical parameters of vegetable and grain pea varieties from the collection, 2009–2011

Сорта	Число сортов	Масса семян, г/растение	Масса 1000 семян, г	Содержание, в %		
				амилозы в крахмале	крахмала в семенах	белка в семенах
Овощного использования, морщинистые семена (<i>rr</i>)	94	4,21	149	64,3	30,8	25,5
Зернового использования, гладкие семена (<i>RR</i>)	121	5,79	179	43,7	45,6	24,8
НСР ₀₅		0,65	12,30			

Таблица 7. Характеристика надземных органов и корней различных генотипов люпина узколистного, фаза шести листьев, среднее за 2007–2008 гг.

Table 7. Characteristics of above-ground organs and roots of different blue lupin genotypes in the phase of six leaves, average for 2007–2008

Морфотип*	Сорт	Сухая масса надземная, г/раст.	Сухая масса корня, г/раст.	Площадь листьев, см ² /раст.	Поглощающая поверхность корней, м ² /раст.		Объем корней, см ³ /раст.
					деятельная	общая	
Псевдодиккий	Тимир 1	0,88	0,118	110	0,62	1,23	2,58
	Белозерный 110	0,87	0,115	121	0,71	1,61	2,26
	Брянский 123	0,73	0,158	82	0,83	1,40	2,95
Метельчатый	Метель	0,75	0,137	111	0,69	1,72	2,91
	ROD–78	0,58	0,159	96	0,89	1,51	2,88
	ROD–917	0,60	0,101	100	0,88	1,31	3,01
Квазидиккий	Кристалл	0,56	0,111	80	1,20	1,86	2,95
	Снежить	0,69	0,112	62	0,46	1,22	2,14
	Радужный	0,59	0,118	78	0,59	1,38	2,38
Колосовидный	Надежда	0,50	0,083	53	0,40	1,54	1,72
	Першацвет	0,32	0,060	32	0,35	0,91	1,58
	Ладный	0,45	0,078	47	0,31	0,89	1,60
НСР ₀₅		0,085	0,012	11	0,20	0,250	

*по Купцову, Такунову, 2006 (by Курсов, Takunov, 2006)

Более высокими показателями общей и кожной, метельчатого морфотипов и сорта активной поглощающей поверхности ‘Кристалл’ (квазидиккий морфотип) по корням характеризовались сорта псевдодиккого сравнению с сортами колосовидного типа.

Таблица 8. Характеристика надземных органов и корней различных генотипов люпина узколистного, фаза цветения на центральной кисти (среднее за 2007, 2008 гг.)

Table 8. Characteristics of above-ground organs and roots of different blue lupin genotypes in the phase of flowering on the main truss (average for 2007, 2008)

Морфотип	Сорта	Цветение на центральной кисти					
		Сухая масса надземная, г/раст.	Сухая масса корня, г/раст.	Площадь листьев, см ² /раст.	Адсорбирующая поверхность корней, м ² /раст.		Объем корней, см ³ /раст.
					деятельная	общая	
Псевдодиккий	Тимир 1	6,18	0,630	469	2,16	4,81	4,00
	Белозерный 110	5,40	0,640	490	2,21	3,61	3,22
	Брянский 123	4,92	0,600	512	2,04	3,75	3,89
Метельчатый	Метель	6,70	0,670	505	2,55	4,75	4,71
	ROD-78	5,71	0,610	446	1,94	4,38	3,69
	ROD-917	5,63	0,590	488	2,01	3,37	3,83
Квазидиккий	Кристалл	5,65	0,640	445	3,09	4,97	3,67
	Снежить	5,46	0,560	428	2,18	3,78	3,59
	Радужный	5,21	0,580	435	2,54	3,51	3,78
Колосовидный	Надежда	3,05	0,480	260	2,08	3,39	2,49
	Першацвет	3,21	0,440	225	1,95	2,87	2,60
	Ладный	4,91	0,450	294	2,00	3,09	2,22
НСР ₀₅		0,121	0,028	28	0,25	0,18	

У сортов 'Тимир 1', 'Кристалл', 'Метель', 'Ладный', 'Надежда' установлены существенные различия по объему, массе, протяженности корней, общей и деятельной поглотительной поверхности. Лучшие показатели выявлены у сортов 'Метель', 'Тимир 1', 'Брянский 123', отмеченные уже на ранних этапах развития. Сорта с ограниченным ветвлением стебля 'Ладный' и 'Надежда' имели относительно небольшую общую и деятельную поглощающую поверхность.

Установлено достоверное превышение площади листьев, фотосинтетического потенциала у сортов псевдодиккого и метельчатого морфотипов по сравнению с сортами колосовидного морфотипа (табл. 9). Таким образом, сорта псевдодиккого и метельчатого

морфотипов, как правило, формируют значительную ассимиляционную поверхность листьев, коррелирующую с развитием корневой системы. У сортов колосовидного типа уменьшение облиственности сопряжено со снижением сухой массы, объема, деятельной и общей адсорбирующей поверхности корней. Сорта квазидиккого морфотипа за пять лет показали самую высокую урожайность семян, среди которых у сорта 'Кристалл' она достигала 3,38 т/га (табл. 10). Этот сорт отличается стабильностью развития корневой системы и надземных органов, незначительно уступает псевдодиккому и метельчатому морфотипам по площади листьев, но превосходит по деятельной поглощающей поверхности корней.

Таблица 9. Площадь листьев различных морфотипов люпина узколистного, 2007–2011 гг.
Table 9. Leaf area in different blue lupin morphotypes, 2007–2011

Морфотип	Площадь листьев, см ² /раст.		ФП, м ² ×сут./га		ЧПФ, г/м ² сут.	
	lim	\bar{x}	lim	\bar{x}	lim	\bar{x}
Псевдодиккий	200–559	400	0,28–0,68	0,48	3,13–4,16	3,48
Метельчатый	213–560	316	0,24–0,65	0,46	2,88–4,99	3,92
Квазидиккий	165–452	306	0,22–0,63	0,42	3,50–7,32	4,67
Колосовидный	160–313	214	0,22–0,53	0,36	3,25–7,28	4,29

Таблица 10. Урожайность семян сортов люпина узколистного, 2007–2011 гг.
Table 10. Seed yield of blue lupin varieties, 2007–2011

Морфотип	Сорт	Урожайность семян, т/га					
		2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	\bar{x}
Псевдодиккий	Тимир 1	1,37	2,03	1,68	0,95	1,56	1,52
	Белозерный 110	2,32	1,83	2,54	1,21	1,97	1,97
	Брянский 123	1,50	1,73	1,98	0,63	2,01	1,57
Метельчатый	Метель	0,97	0,93	1,44	0,88	1,89	1,22
	ROD–78	1,20	0,85	1,60	0,91	1,17	1,15
	ROD–917	1,50	1,18	1,52	0,95	1,49	1,33
Квазидиккий	Кристалл	3,23	4,53	4,08	1,94	3,13	3,38
	Снежень	3,00	3,49	2,99	1,08	2,92	2,69
	Радужный	2,44	3,78	3,93	0,83	2,09	2,61
Колосовидный	Надежда	2,08	2,34	2,20	1,58	1,98	2,03
	Першацвет	0,83	1,07	1,37	1,13	1,81	1,24
	Ладный	1,98	2,03	1,54	0,95	1,85	1,67
	НСР ₀₅	0,344	0,210	0,184	0,192	0,340	

Влияние рецессивных аллелей генов, контролирующих реакцию сортов сои северного экотипа на фотопериод

Соя [*Glycine max* (L.) Merr.] – растение короткого дня с ярко выраженной фотопериодической реакцией и повышенной чувствительностью к интенсивности освещения (Enken, 1959; Myakushko, 1984; Stepanova, 1985; Davy'denko, 1995; Rozencvejk, 2003). У сортов, чувствительных к фотопериоду, в условиях длинного дня задерживается наступление цветения или оно не наступает вовсе. С продвижением на север вегетационный период у большинства сортов увеличивается, наблюдается позднеспелость (Metz et al., 1985). Чем короче период вегетации сорта, тем в меньшей степени он нуждается в темноте (Zelencov et al, 2009).

Продолжительность светового дня существенно влияет на высоту растений, длину междоузлий, продуктивность. Соя

наиболее чувствительна к изменению длины дня, начиная с фазы раскрытия первого настоящего листа и до окончания цветения. Реакция различных сортов на длину дня неодинакова: есть сорта, очень слабо реагирующие на продолжительность освещения, слабо реагирующие, средне реагирующие и сильно реагирующие. Для практики большое значение имеют формы, нейтральные к фотопериоду. Такие сорта выделены как в нашей стране (Sichkar' et al., 1981): 'Капитал', 'Скороспелка 3', 'Шведская', 'Хуан-ян', 'Флора', 'Северная 23', так и за рубежом (Buzzel, Voldeng, 1980) – 'Norman'. Генетическое изучение сорта 'Norman' позволило установить, что нечувствительность к длине дня обуславливается одним рецессивным геном *e4*. По мнению D. E. Byth (1968), чувствительность к фотопериоду контролируется сложной генетической системой. D. E. Polson (1982) опре-

делил, что раннеспелые генотипы характеризуются слабой реакцией на фотопериод. Однако, по данным S. Shanmugasundaram (1979, 1981), нейтральную реакцию на длину светового дня могут иметь и отдельные позднеспелые формы. Т. П. Кобозевой с помощью радиационного мутагенеза получены перспективные мутантные скороспелые и ультраскороспелые формы (Kobozeva, 1990, 2007).

При изучении реакции генотипов сои на изменение фотопериода и температуры в климатических камерах было установлено, что реакции сортов на удлинение фотопериода не были связаны с реакцией сортов на изменение температуры (Davy'denko, 1995). По-видимому, чувствительность к изменению светового дня и температуры контролируется независимыми группами генов.

Соя обладает большой внутривидовой амплитудой реакции на изменение длины дня, что является следствием формирования различных сортов на обширной территории: от районов, близких к зоне вечной мерзлоты в Амурской области с длиной дня в июне – августе 14–16 часов, до южных границ Китая с тропическим климатом и длиной дня летом 12–13 часов. Вегетаци-

онный период сои как растения короткого дня регулируется, в основном, генами чувствительности к длине светового дня. Набор этих генов определяет общую продолжительность и соотношение этапов вегетации сорта в данной географической точке. Продвижение по меридиану на 100–150 км (около 1° широты) требует внедрения нового сорта сои.

Период вегетации и реакцию на фотопериод контролируют не менее девяти локусов (табл. 11). Реакцию на фотопериод в вегетативную фазу (всходы-цветение) обуславливают ген *E1* при длине дня 16 и более часов, удлиняя период вегетации на 19–23 суток, и гены *E3* и *E4* при 20-часовом дне – на 30 суток (Buzzel, Voldeng, 1980; Cober et al., 2000). Ген *E3* сцеплен с геном типа роста *D11* на расстоянии 27,5 сМ, ген *E4* сцеплен с геном формы листочка *Ln* (Abe et al., 2003; Cober, Voldeng, 1996). Гены *E2* и *E5* удлиняют вегетативную фазу на 6–13 и 3–7 дней, а репродуктивную – на 5–6 и 15–116 соответственно (Bernard, 1971; McBlain, Bernard, 1987). Ген *E7* тесно сцеплен с *E1* и *T* (цвет опушения) и удлиняет вегетативную фазу на 6–8 дней при 17–20-часовом дне (Cober et al., 2001).

Таблица 11. Эффекты генов фотопериодизма на фазы вегетации сои в зависимости от продолжительности светового дня (по Bernard, 1971; Cober, Voldeng, 1996; Destro et al., 2001; McBlain, Bernard, 1987)

Table 11. The effects of photoperiodism genes on the phases of soybean vegetation depending on the day length (by Bernard, 1971; Cober, Voldeng, 1996; Destro et al., 2001; McBlain and Bernard, 1987).

Аллель	Всходы-цветение			Цветение-созревание			Всходы-созревание		
	12 ч	16 ч	20 ч	12 ч	16 ч	20 ч	12 ч	16 ч	20 ч
<i>E1</i>	–	++	++	–	–	–	–	++	++
<i>E2</i>	–	+	+	–	+	+	–	++	++
<i>E3</i>	–	+	+++	–	–	+	–	+	++++
<i>E4</i>	–	+	+++	–	–	–	–	+	+++
<i>E5</i>	–	+		–	++		–	++	
<i>E7</i>	–	+	+	–	–	–	–	+	+
<i>eb, j</i>	++								
НОВЫЙ	–	–	–	–	+	+++	–	+	+++

«–» – отсутствие эффекта;

«+» – слабый эффект (удлинение фазы развития на 5–13 дней);

«+++» – сильный эффект (18–23 дней);

«++++» – очень сильный эффект (около 30 дней).

Рецессивные аллели этих генов обуславливают нейтральность к фотопериоду. У некоторых сортов отмечалась реакция на 16-часовой и более длинный день в репродуктивной фазе (Guamet, Nakayama, 1984). Исследования G. Zhang и W. Du на китайском сортименте при 13,5-ти и 16-ти часовом дне не выявили влияние длины дня на продолжительность репродуктивной фазы (Zhang, Du, 1999). При длине дня менее 13,5 часов гены фотопериодизма не экспрессируются (Cober et al., 2001). У тропических сортов, возделываемых южнее 20-й параллели, рецессивные аллели генов *еб*, *г* и других удлиняют ювенильный период до 30 дней, и сорта-носители этих генов зацветают даже на экваторе на 55–60 сутки (Destro et al., 2001). С учетом вышесказанного, поиск скороспелых сортообразцов в качестве исходного материала для селекции сортов, обладающих слабой фотопериодической реакцией и формирующих высокий и устойчивый урожай в условиях длинного дня, крайне важен и актуален. В вегетационном опыте проанализирована реакция на длину дня сортов сои, различающихся по происхождению, скороспелости, морфологическим признакам и урожайности зерна. Были исследованы сорта: ‘Магева’ (ультраскороспелый, короткостебельный), ‘Ланцетная’ (скороспелый), ‘Самер 2’ и ‘Лири’ (среднеспелые, длинностебельные). Из них сорта ‘Магева’ и ‘Ланцетная’ относятся к сортам северного экотипа, а ‘Самер 2’ и ‘Лири’ созданы в южных регионах РФ. На коротком дне растения развивались от фазы ветвления до начала плодообразования. Наличие генов чувствительности к фотопериоду считается доказанным при удлинении фазы развития на 5–13 дней и более. По реакции на фотопериод в нашем опыте сорта можно подразделить на 2 группы. ‘Самер 2’ и ‘Лири’ обладают генами чувствительности к продолжительности светового дня, контролирующими период ветвление–бутонизация и способствующими удлинению этих фаз в варианте с длинным днем по сравнению с коротким на 17 дней (сильный эффект; рис. 3). У ‘Магевы’ и ‘Ланцетной’ этот период на длинном дне

возрастает лишь на 2–3 дня, то есть влияние генов чувствительности практически отсутствует. В фазу бутонизация–цветение у ‘Магевы’ и ‘Ланцетной’ проявляется слабый эффект генов фотопериодизма: продолжительность фазы на 16-часовом дне длиннее, чем на 10-часовом дне на 5–6 суток. У сортов ‘Лири’ и ‘Самер 2’ в фазу бутонизация–цветение обратная реакция: на длинном дне период развития короче на 10 дней. На длинном дне вегетационный период у ‘Магевы’ и ‘Ланцетной’ возрастает на 6, у сорта ‘Самер 2’ – на 11, у ‘Лиры’ – на 8 дней. ‘Магева’ и ‘Ланцетная’ обладают слабой реакцией на фотопериод по сравнению с сортами южного происхождения (‘Самер 2’, ‘Лири’).

У сои в зависимости от фотопериодической реакции изменяются физиологические и морфологические компоненты, определяющие продуктивность. Один или несколько генов чувствительности к длине дня оказывают большое влияние на другие гены, входящие в систему формирования урожая. Существенные различия по величине и числу морфологических признаков отмечены от бутонизации до налива бобов. В фазу бутонизации по всем сортам, кроме ‘Магевы’, на коротком дне длина стебля ниже, чем на длинном дне в среднем на 3,7 см (табл. 12). В период начала плодообразования превышение стебля на длинном дне в среднем по сортам 33,6 см, в налив бобов – 31,6 см. В фазу бутонизации у всех сортов, кроме ‘Магевы’, на длинном дне число листьев выше на 0,5–1,0 шт., сухая зеленая масса – на 0,1–0,2 г/раст., длина корня – на 0,4–4,6 см.

В фазу начала плодообразования реакция на короткий день отмечена у всех четырех сортов, включая ‘Магеву’. В варианте с фотопериодической индукцией длина стебля ниже в среднем на 34,0 см, число листьев – на 2,3 шт., зеленая сухая масса – на 1,5 г. В период полной спелости на коротком дне по сравнению с длинным уменьшается в среднем по сортам длина стебля в два раза, число семян – в 1,5–2,5, масса семян – в 1,3–2,5, сухая масса – в 1,3–2,6, масса корня в 2,0–3,2 раза (табл. 13).

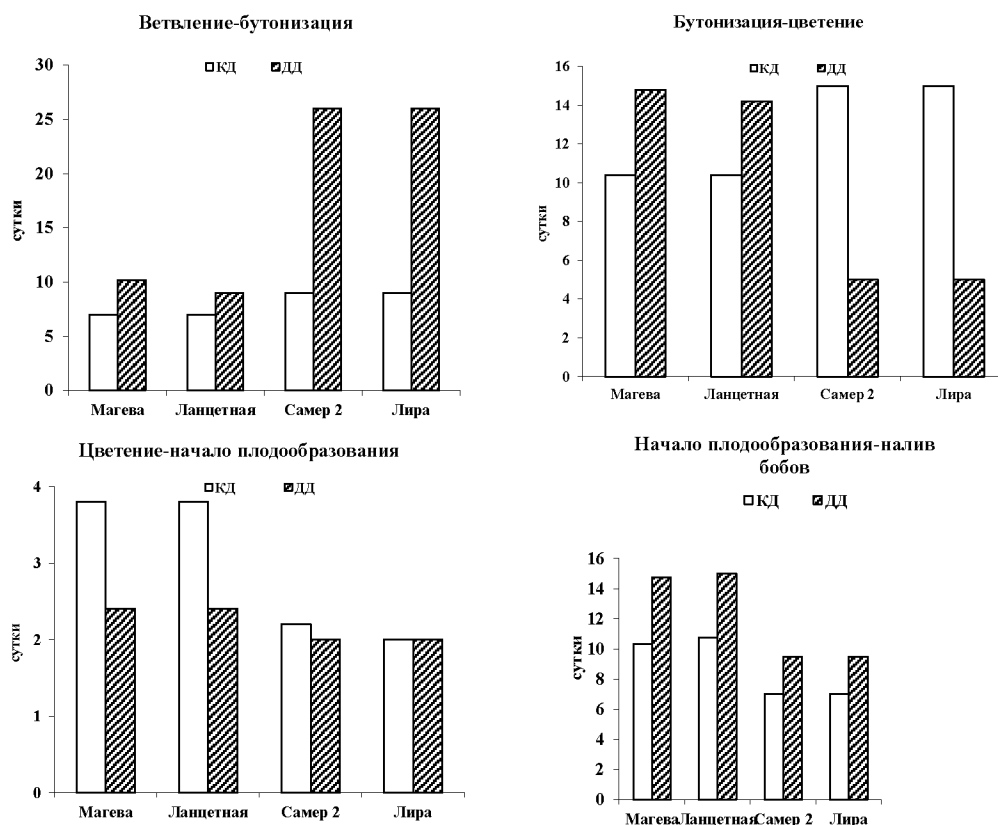


Рис. 3. Длительность фаз вегетации сортов сои в зависимости от длины светового дня

Fig. 3. Duration of vegetation phases of soybean varieties depending on the day length

Таблица 12. Влияние длины дня на морфологические показатели сортов сои. Бутонизация, среднее за 2007–2008 гг.

Table 12. The effect of day length on morphological parameters of soybean varieties. The budding phase, average for 2007–2008

Сорт	Вариант	Длина стебля, см	Число листьев, шт.	Сухая масса растений, г	Длина корня, см
Ланцетная	КД	24,4	4,7	0,6	28,8
	ДД	31,3	5,2	0,9	33,4
Магева	КД	30,4	4,9	0,8	29,3
	ДД	28,2	4,3	0,8	25,3
Самер 2	КД	25,2	4,4	0,7	33,4
	ДД	27,9	4,5	0,9	33,8
Ли́ра	КД	20,6	4,4	0,5	29,9
	ДД	22,2	4,7	0,7	31,8
НСР ₀₅ по сортам		2,051	0,395	0,287	3,697
НСР ₀₅ по длине дня		1,450	0,284	0,210	2,615

Примечание: КД – короткий день, ДД – длинный день

Таблица 13. Структура урожая в вегетационном опыте в зависимости от длины дня (на одно растение). Полная спелость, среднее за 2007–2008 гг.
Table 13. The structure of the yield in the vegetation experiment depending on the day length (per plant). Full maturity, average for 2007–2008

Сорт	Вариант	Длина стебля, см	Число семян	Масса семян, г	Число генер. узл.	Сухая масса корня, г	Сухая масса растен., г
Ланцетная	КД	35,2	14,8	2,0	2,1	0,25	1,1
	ДД	71,7	25,6	3,6	6,4	0,88	3,0
Магева	КД	39,1	15,3	2,1	4,7	0,43	1,9
	ДД	66,1	19,5	3,2	5,5	0,98	2,8
Самер 2	КД	46,0	14,4	2,7	5,8	0,46	2,1
	ДД	83,6	20,6	4,1	7,6	0,94	3,5
Лира	КД	33,5	22,0	4,0	6,7	0,46	2,7
	ДД	70,8	27,5	4,6	6,7	1,09	3,8
НСР ₀₅ по сортам		8,409	5,008	0,822	1,096	0,486	0,890
НСР ₀₅ по длине дня		6,787	3,542	0,581	0,775	0,215	0,675

Примечание: КД – короткий день, ДД – длинный день

Выводы

1. Селекция новых сортов зернобобовых культур в основном была направлена на изменение морфологических признаков: типа листа, архитектоники стебля, динамики онтогенеза, и других, которые оказывают влияние на урожайность посредством улучшения адаптивных свойств растений в условиях агроценоза.

2. Показано, что один или несколько рецессивных аллелей генов, введенных в генотипы новых сортов гороха зернового и овощного использования, люпина узколистного и сои, влияют на изменение большого числа морфологических, физиологических показателей, определяющих

рост, развитие растений, а также признаков в системе формирования урожая в конкретных условиях среды.

3. Уменьшение площади листовой поверхности у усатых сортов гороха и сортов люпина узколистного с ограничением ветвления и детерминацией стебля сопряжено с ослаблением роста корневой системы, что обусловлено трофическим взаимодействием между этими органами и влечет изменения в адаптивной системе растений.

4. Выявлена сортовая специфика сои по чувствительности к фотопериоду в отдельные фазы развития. Сорты южного происхождения обладают более сильной реакцией на длину дня, чем сорта сои северного экотипа.

References/Литература

1. Agarkova S. N., Belyaeva Zh. A., Golovina E. V., Belyaeva R. V., Kolomejchenko A. S., Kolomejchenko V. V. Ecological and genetic control of the formation of the root system and above-ground organs of various morphotypes of blue lupin // Vestnik OrelGAU, 2012, no. 3, pp. 62–65 [in Russian] (Агаркова С. Н., Беляева Ж. А., Головина Е. В., Беляева Р. В., Коломейченко А. С., Коломейченко В. В. Эколого-генетический контроль формирования корневой системы и надземных органов различных морфотипов люпина узколистного // Вестник ОрелГАУ, 2012. № 3. С. 62–65).

2. Amelin A. V. Morpho-physiological bases of increase of efficiency of pea breeding // Avtoref.

Diss ... dok. s.-kh. nauk. Moscow, 2001, 46 p. [in Russian] (Амелин А. В. Морфофизиологические основы повышения эффективности селекции гороха // Автореф. дисс. ... док. с.-х. наук. М., 2001, 46 с.).

3. Baslavskaya S. S., Trubeckova O. M. Workshop on Plant Physiology. Moscow: Izd-vo MGU, 1964, 328 p. [in Russian] (Баславская С. С., Трубецкова О. М. Практикум по физиологии растений. М.: Изд-во МГУ, 1964. 328 с.).

4. Belyaeva R. V. Impact of introgression of mutant genes in the peculiarities of the production process and the adaptive capacity of pea varieties of grain use // Avtoref. diss ... kand. s.-kh. nauk. Bryansk, 2007, 20 p. [in Russian] (Беляева Р. В. Вли-

- яние интрогрессии мутантных генов на особенности формирования продукционного процесса и адаптивную способность сортов гороха зернового использования // Автореф. дисс ... канд. с.-х. наук. Брянск, 2007. 20 с.).
5. *Cukanova Z. R.* Biological and organizational-methodological of peas seed growing // Avtoref. diss ... kand. s.-kh. nauk. Orel, 2003, 20 p. [in Russian] (*Цуканова З. П.* Биологические и организационно-методические основы семеноводства гороха // Автореф. дисс ... канд. с.-х. наук. Оре́л, 2003. 20 с.).
 6. *Davy'denko O. G.* Note: soybeans. Minsk: Urozhaj, 1995, 224 p. [in Russian]. (*Давыденко О. Г.* Внимание: соя. Минск: Урожай, 1995. 224 с.).
 7. *Debelyj G. A.* Legumes in the Non-chernozem zone of the Russian Federation. Moscow: Nemchinovka, 2009. 258 p. [in Russian] (*Дебелый Г. А.* Зернобобовые культуры в Нечерноземной зоне РФ. М.: Немчиновка, 2009. 258 с.).
 8. *Enken V. B.* Soybeans. Moscow: Sel'khozgiz., 1959, 622 p. [in Russian] (*Енкен В. Б.* Соя. М.: Сельхозгиз., 1959. 622 с.).
 9. *Zelenov A. N., Amelin A. V., Novikova N. E.* Prospects for the use of a new form of pea breeding chameleon // Doklady RASKHN. 2000, no. 4, pp. 15–17 [in Russian] (*Зеленов А. Н., Амелин А. В., Новикова Н. Е.* Перспективы использования новой селекционной формы гороха хамелеон // Доклады РАСХН. 2000. № 4. С. 15–17).
 10. *Zelenov A. N., Zotikov V. I., Scheti-nin V. Yu., Kondykov I. V.* Prospects for cultivation of non-traditional pea morphotypes // Kormoproizvodstvo, 2008, no 3, pp. 27–29 [in Russian] (*Зеленов А. Н., Зотиков В. И., Щетинин В. Ю., Кондыков И. В.* Перспективы возделывания нетрадиционных морфотипов гороха // Кормопроизводство, 2008. № 3. С. 27–29).
 11. *Zelencov S. V., Savel'ev A. N., Luchinskij A. S.* et al. Determination of soybean response to day length on the degree of completion of the vegetative growth of plants // Maslichny'e kul'tury, Krasnodar, 2009, iss. 1 (140), pp. 91–96 [in Russian] (*Зеленцов С. В., Савельев А. Н., Лучинский А. С.* и др. Определение реакции сои на длину дня по степени завершенности вегетативного роста растений // Масличные культуры, Краснодар, 2009. Вып. 1. (140). С. 91–96).
 12. *Kobozeva T. P.* The use of radiation mutagenesis in creating original forms for soybean breeding. Avtoref. diss ... kand. s.-kh. nauk. Moscow, 1990, 22 p. [in Russian] (*Кобозева Т. П.* Использование радиационного мутагенеза в создании исходных форм для селекции сои // Автореф. дисс ... канд. с.-х. наук. М., 1990. 22 с.).
 13. *Kobozeva T. P.* Scientific and practical bases for the introduction and effective cultivation of soybeans in the non-chernozem zone of the Russian Federation. Avtoref. diss ... dok. s.-kh. nauk. Orel, 2007. 39 p. [in Russian] (*Кобозева Т. П.* Научно-практические основы интродукции и эффективного возделывания сои в Нечерноземной зоне Российской Федерации // Автореф. дисс ... док. с.-х. наук. Оре́л, 2007. 39 с.).
 14. *Kolomejchenko V. V.* Guidelines on the study the main indicators of photosynthetic activity of plants in crops. Orel, 1987, 9 p. [in Russian]. (*Колмейченко В. В.* Методические указания по изучению основных показателей фотосинтетической деятельности растений в посевах. Оре́л, 1987. 9 с.).
 15. *Kolosov I. I.* Absorptive activity of the root systems of plants. Moscow: Izd. AN SSSR, 1962, 387 p. [in Russian]. (*Колосов И. И.* Поглотительная деятельность корневых систем растений. М.: Изд. АН СССР, 1962. 387 с.).
 16. *Kupcov N. S., Takunov I. P.* Lupin (genetics, selection, heterogeneous crops). Bryansk, 2006. 575 p. [in Russian]. (*Купцов Н. С., Такунов И. П.* Люпин (генетика, селекция, гетерогенные посевы). Брянск, 2006. 575 с.).
 17. *Makasheva R. Kh.* Peas. Leningrad: Kolos, 1973, 311 p. [in Russian] (*Макашева Р. Х.* Горох. Л.: Колос, 1973. 311 с.).
 18. *Myakushko Yu. P.* Soybeans. Moscow: Kolos, 1984, 332 p. [in Russian] (*Мякушко Ю. П.* Соя. М.: Колос, 1984. 332 с.).
 19. *Nichiporovich A. A.* Photosynthesis and the theory of obtaining high yields / 15 Timiryazevskije chteniya. Moscow: Izd. AN SSSR, 1956, 93 p. [in Russian] (*Ничипорович А. А.* Фотосинтез и теория получения высоких урожаев (15 Тимирязевские чтения). М.: Изд. АН СССР, 1956. 93 с.).
 20. *Nichiporovich A. A., Stroganova L. E., Chmora S. N.* et all. Photosynthetic activity of plants crops. Moscow: Izd. AN SSSR, 1961, 287 p. [in Russian] (*Ничипорович А. А., Строгонова Л. Е., Чмора С. Н.* и др. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М.: Изд. АН СССР, 1961. 287 с.).
 21. *Novikova N. E., Lakhanov A. P.* Stability yield varieties of peas with semi-leafless type of leaf // Agrarnaya Rossiya, 2002, no 1, pp. 43–45 [in Russian] (*Новикова Н. Е., Лаханов А. П.* О стабильности урожайности сортов гороха с усатым типом листа // Аграрная Россия, 2002. № 1. С. 43–45).
 22. *Novikova N. E., Agarkova S. N., Belyaeva R. V., Cukanova Z. R., Sulimova N. N., Mit'kina N. I.* Impact of introgression of mutant genes on formation of productivity of pea varieties // Vestnik OrelGAU, 2012, no. 3, pp. 20–26. [in Russian] (*Новикова Н. Е., Агаркова С. Н., Беляева Р. В., Цуканова З. Р., Сулимова Н. Н., Митькина Н. И.* Влияние интрогрессии мутантных генов на формирование урожайности сортов гороха // Вестник ОрелГАУ, 2012. № 3. С. 20–26).
 23. *Rozencvejk V. E.* On the reaction of branched and single-stem varieties of soybeans on the densi-

- ty of stalks // *Selekcija i semenovodstvo*, 2003, no 2, pp. 10–12 [in Russian] (*Розенцвейг В. Е. О реакции ветвистых и одностебельных сортов сои на плотность стеблестоя // Селекция и семеноводство*, 2003. № 2. С. 10–12).
24. *Sinyakova L. A., Ivanova A. I.* Guidelines for the Measurement of photosynthetic and root activity in plants. Leningrad: Pushkin, 1981, 17 p. [in Russian] (*Синякова Л. А., Иванова А. И. Методические указания по определению показателей фотосинтетической и корневой деятельности растений. Л.: Пушкин, 1981. 17 с.*).
25. *Sichkar` V I., Vereschaka A. I., Hangil`din V. V.* The response of different soybean cultivars to day length // *Nauchn.-tehn. byul. VSGI*, 1981, iss. 40, no. 1, pp. 41–43 [in Russian] (*Сичкаръ В. И., Верещака А. И., Хангильдин В. В. Реакция различных сортов сои на длину дня // Научн.-техн. бюл. ВСГИ, 1981. Вып. 40. № 1. С. 41–43.*).
26. *Stepanova V. M.* Climate and variety: Soya. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1985, 183 p. [in Russian] (*Степанова В. М. Климат и сорт: Соя. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 183 с.*).
27. *Yakovlev V L.* Introduction of the genes *al, del, deh* into genotype of high-yielding variety Smaragd // *Sovershenstvovanie selekcii i tehnologii vozdeljvaniya zernovyh bobovyh i krupyanyh kul'tur*. Orel, 1992, pp. 27–34 [in Russian] (*Яковлев В. Л. Интродукция генов *al, del, deh* в генотип высокоурожайного сорта Смарагд // Совершенствование селекции и технологии возделывания зерновых бобовых и крупяных культур. Орел, 1992. С. 27–34.*).
28. *Yakovlev V L., Chekalin N. M.* Inheritance of determinate type of growth of grain pea variety // *NTB VNIIZBK*. Orel, 1992, no. 39, p. 101 [in Russian]. (*Яковлев В. Л., Чекалин Н. М. Наследование детерминантного типа роста зернового сорта гороха // NTB ВНИИЗБК. Орел, 1992. № 39. С. 101.*).
29. *Abe J., Han O. K., Komatsu K., Shimamoto Y.* Assignment of the E4 locus to Soybean classical linkage group 4 // *Soybean Gen. Newsl.* 2003. 30 (online).
30. *Bernard R. L.* Two genes for time of flowering and maturity in soybeans // *Crop Sci.*, 1971, vol. 11, pp. 242–244.
31. *Buzzel R. I., Voldeng H. D.* Inheritance of intensity to long day-length // *Soybean Gen. Newsl.* 1980, vol. 7, pp. 26–29.
32. *Byth D. E.* Comparative photoperiodic responses for several soybean varieties of tropical and temperate origin // *Austral. J. Agric. Res.*, 1968, vol. 19, pp. 879–890.
33. *Cober E. R., Madill J., Voldeng H. D.* Early tall determinate soybean genotype E1E1e3e3e4e4dt1dt1 sets high bottom pods // *Can. J. Plant Sci.*, 2000, vol. 80, pp. 527–531.
34. *Cober E. R., Stewart D. W., Voldeng H. D.* Photoperiod and temperature responses in early-maturing, near-isogenic soybeans lines // *Crop Sci.*, 2001, vol. 41, pp. 721–727.
35. *Cober E. R., Voldeng H. D.* E3 and Dt1 linkage // *Soybean Gen. Newsl.*, 1996, vol. 23, pp. 56–57.
36. *Destro D., Carpentieri-Pipolo V., Kiihl R. A. S. et al.* Photoperiodism and genetic control of the long juvenile period control in soybeans: a review // *Crop Breeding and Appl. Biotechnol.* 2001, vol. 1, pp. 72–92.
37. *Engqvist L. G. Jones D. A. et al.* The influence of the RR and RbRb genes on the yield in Peas (*P. sativum*) // *Engqvist, Towards the sustainable production of healthy food, feed and novel products*. Poland, 2001, 379 p.
38. *Guiamet J. J., Nakayama F.* Varietal responses of soybeans to long day during reproductive growth // *Japan. J. Crop Sci.*, 1984, vol. 53, pp. 299–306.
39. *Hackbarth J., Troll H. I.* Einige Spontanmutationen von *Lupinus luteus* und *Lupinus angustifolius*. *Zs. Pflanzenzuchtg.* 1955, bd. 34, no. 4, pp. 409–420.
40. *Hedley C. L., Lloyd J. R. et al.* Genetics of starch content and composition in pea seeds // *Improving production and utilisation of grain legumes*. Denmark, 1995, pp. 390–391.
41. *McBlain B. A., Bernard R. L.* A new gene affecting the time of flowering and maturity in soybeans // *J. Hered.*, 1987, vol. 78, pp. 160–162.
42. *Metz G. L., Green D. E., Shibbes R. M.* Reproductive duration and date of maturity in populations of three wide soybean crosses // *Crop Sci.*, 1985, vol. 25, no. 1. P. 171–176.
43. *Polson D. E.* Day-neutrality in soybeans // *Crop Sci.*, 1982, vol. 22, no. 6, pp. 773–776.
44. *Sengbusch R.* *Susslupinen und Oilupiner. Die Entstehungsgeschichte einiger neuer Kulturpflanzen* // *Landw. Jahrb.* 1942, pp. 723–880.
45. *Shanmugasundaram S.* Variation in photoperiodic response on several characters in soybean, *Glycin max 9 (L.) Merrill* // *Euphytica*, 1979, vol. 28, no. 2, pp. 495–507.
46. *Shanmugasundaram S.* Varietal differences and genetic behavior for the photoperiodic responses in soybeans // *Bull. Inst. Trop. Agric. Kyushu Univ.* 1981, vol. 4, pp. 1–61.
47. *Tymchuk S., Reshetnikov M. et al.* Biochemical effect of mutation R in different pea // *Towards the sustainable production of healthy food, feed and novel products*. Poland, 2001, 220 p.
48. *Zhang G., Du W.* The effects of daylength on the growth of soybean and the creation of wide-adaptation germplasm // *Soybean Genetics Newsletter* 26 (Online journal).