

ДОСТОИНСТВА И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МНОГОКРАТНО НЕПАРНОПЕРИСТОЙ ФОРМЫ ГОРОХА

А.Н. ЗЕЛЕНОВ, Т.С. НАУМКИНА,

доктора сельскохозяйственных наук,

В.Ю. ЩЕТИНИН, А.М. ЗАДОРИН,

кандидаты сельскохозяйственных наук,

А.А. ЗЕЛЕНОВ, аспирант

ФГБНУ «ВНИИ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР»

Многократно непарноперистая форма гороха характеризуется высокой интенсивностью фотосинтеза и по продуктивности биомассы превосходит современные сорта. Семена отличаются повышенным содержанием белка, сбалансированного по аминокислотному составу. Благодаря этому она представляет интерес для использования в селекционной работе и внедрения в производство. Первоочередные задачи заключаются в селекции на неполегаетость, ксероморфность, в увеличении аттрагирующей активности семян и стабилизации гомеостаза растения.

Ключевые слова: горох, морфотип, многократно непарноперистый, рассеченнолисточковый, эволюция, селекция, фотосинтез, белок, симбиоз, смешанные посевы.

Форма гороха с многократно непарноперистыми листьями впервые была получена в 1956 г. одновременно на Крымской опытной станции ВИР им. Н.И. Вавилова и во ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур (бывшая Грибовская опытно-селекционная станция) в результате гибридизации безлисточкового сорта Усатый 5 с безусиковым образцом Акация, К-521 [1,2]. Комплементарное взаимодействие рецессивных аллелей безлисточковости – **af** и безусиковости – **tl** обусловило оригинальную архитектуру листа.

На Крымской станции из этой комбинации были созданы районированные сорта овощного гороха нового морфотипа Юбилейный 1512 и Витязь. По урожаю зеленого горошка они не превосходили стандартные сорта и через некоторое время были выведены в тираж. Информация о коммерческих многократно непарноперистых сортах зернового использования нам неизвестна, хотя в мировой коллекции образцы такого типа имеются.

В 1997 г. в экологическом испытании безлисточкового сорта Мультик в научно-исследовательском учреждении Agritec (г. Шумперк, Чешская республика) был обнаружен спонтанный мутант с многократно непарноперистыми листьями. Произошла активизация рецессивного аллеля безусиковости **tl**. Образец был назван Мутантом Агритек.

Впоследствии во ВНИИЗБК была развернута работа по созданию селекционного материала этого морфотипа. Первые линии были выделены из гибридной комбинации, полученной от скрещивания многократно непарноперистого с редуцированными прилистниками образца Л1 -143 из Великобритании с нашим усатым сортом Батрак. В селекционных питомниках линии с многократно непарноперистыми листьями были обозначены индексом «Пап». На рисунке 1 представлена одна из таких линий.



Изучение биологических особенностей сортообразцов оригинального морфотипа показало, что они отличаются высоким содержанием белка в семенах (табл. 1). На погодные условия изученные образцы реагируют неодинаково. В условиях жаркого сухого лета 2007 года Мутант Агритек – по этому показателю не отличался от исходного усатого сорта Мультик, а у сорта Витязь, наоборот, белковость возросла. В благоприятном 2008 году все многократно непарноперистые образцы, кроме Витязя, имели наивысшее содержание белка в семенах.

Рис. 1. Растение многократно непарноперистой формы гороха

Таблица 1

Содержание белка в семенах сортообразцов гороха
многократно непарноперистого морфотипа, %

Сортообразцы	2006	2007	2008	Среднее	
				2006-2008	2007-2008
Орловчанин – ст.	23,0	23,2	22,6	22,9	22,9
Мультик	22,9	23,0	24,0	23,3	23,5
Агритек	23,5	23,0	25,5	24,0	24,2
Пап-485/4	25,0	24,8	27,8	25,9	26,3
Пап-986/6	-	25,8	28,0	-	27,0
Пап-771/7	-	26,2	28,7	-	27,4
Пап-772/7	-	25,8	27,4	-	26,6
Витязь	28,4	32,7	30,1	30,4	31,4
НСР ₀₅	1,3	1,6	1,8		

Белок семян многократно непарноперистых растений представлен альбуминами, глобулинами и глютеинами. Причём глобулиновая фракция, состоящая из легиумино- и вицилино-подобных белков, составляет 65-75 % всего белкового комплекса [3]. При изучении аминокислотного состава белка семян различных листовых форм по содержанию дефицитных триптофана и метионина выделились многократно непарноперистые линии Мутант Агритек и Пап 772/7. Белок линии Пап-485/4 оказался биологически более ценным, чем белок родительского сорта Батрак, превосходя его по содержанию практически всех незаменимых аминокислот, за исключением метионина и триптофана. Зато эта линия выделилась по лизину: 8,32 % от общего содержания незаменимых аминокислот. Это близко к кормам животного происхождения и соевому шроту [4].

Высокие показатели накопления и качества белка в семенах многократно непарноперистой формы, однако, не коррелируют положительно с показателями симбиотической фиксации атмосферного азота. В исследованиях 2009 и 2010 гг. все линии этого морфотипа, кроме Пап-485/4, при инокуляции штаммом 250a *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* формировали малое число клубеньков на растении и в целом проявили невысокую нитрогеназную активность (табл. 2). Возможно, эти линии комплементарны к другим штаммам ризобий.

Таблица 2

Показатели симбиотической азотфиксации сортообразцами гороха

Сортообразцы	Нитрогеназная активность, мкг N ₂ / раст./час			Число клубеньков на растении, шт.		
	2009	2010	Среднее	2009	2010	Среднее
Орловчанин-ст.	35±2,33	12±0,15	24	18±1,03	6±0,08	12
Батрак	78±1,18	45±0,20	62	32±0,25	10±0,12	21
Рас-тип*	79±1,12	22±0,21	50	49±0,38	18±0,12	34
Пап-485/4	32±1,70	20±0,18	26	73±0,18	21±0,11	47
Пап-986/6	32±3,27	15±0,08	24	10±0,16	3±0,12	6
Пап-771/7	48±2,45	10±0,13	29	11±0,29	6±0,11	8
Пап-772/7	23±0,98	12±0,16	18	13±0,25	8±0,06	10

*Рас-тип – спонтанный мутант с рассечённолисточковыми листьями из сорта Батрак

Все представленные в таблице образцы, кроме стандарта, объединяет общее происхождение: отзывчивый на инокуляцию спонтанный мутант Рас-тип выделен из сорта Батрак, а менее активные линии с индексом «Пап» получены от скрещивания с ним. Тем не менее, различия между образцами существенны.

Гораздо лучше многократно непарноперистые линии реагируют на инокуляцию грибами арбускулярной микоризы *Glomus intradies* и *Glomus fasciculatum* (табл. 3). По интенсивности развития микоризной инфекции выделились Пап-485/4 и Пап-986/6, а также мутант Рас-тип. По содержанию арбускул в микоризованной части корня у всех сортообразцов показатели различаются мало. На интенсивность развития микоризной инфекции и на содержание арбускул погодные условия вегетационного периода практически и не влияют.

Таблица 3

Реакция сортообразцов гороха на инокуляцию грибами арбускулярной микоризы

Сортообразцы	Интенсивность развития микоризной инфекции, М%			Содержание арбускул в микоризованной части корня, %		
	2009	2010	Среднее	2009	2010	Среднее
Орловчанин-ст.	80	76	78	23	22	22
Батрак	66	61	64	25	21	23
Рас-тип	84	86	85	28	27	28
Пап-485/4	75	72	74	30	30	30
Пап-986/6	79	81	80	28	26	27
Пап-771/7	48	52	50	25	27	26
Пап-772/7	53	50	52	21	20	20

Устойчивость многократно непарноперистой формы к биогенным стрессорам изучена слабо. В условиях эпифитотии мучнистой росы (*Erysiphe communis*) в 2014 году был поражен практически полностью весь селекционный материал разных морфотипов за исключением

многократно непарноперистых образцов (рис. 2). Создалось впечатление, что тип листа определяет устойчивость к этому патогену.



Рис. 2. Слева – устойчивая к мучнистой росе линия многократно непарноперистого гороха; справа – сильное поражение

Многократно непарноперистая форма отличается высокой интенсивностью фотосинтеза. В Орловском государственном аграрном университете при изучении в полевых условиях различных по типу листа морфотипов гороха (40 образцов) установлено, что самыми высокими значениями этого показателя, более $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, наряду с рассечённолисточковыми обладают многократно непарноперистые образцы [5]. В опытах ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур в камерах искусственного климата с регулируемыми режимами освещения выявлено, что среди изученных сортообразцов самая высокая интенсивность фотосинтеза отмечена у усатых и многократно непарноперистых линий. Причём кривые фотосинтеза у них резко возрастали при освещённости 48 Вт/м^2 и плато светового насыщения не имели [6]. Высокая продуктивность фотосинтеза у изучаемой формы отмечена и в исследованиях Московского НИИСХ – «Немчиновка» [7].

Однако все исследователи констатировали недостаточную семенную продуктивность этой формы. В наших опытах все изученные в 2006-2008 гг. сортообразцы по урожаю уступали стандартному листочковому сорту Орловчанин. При этом, если в благоприятные по погодным условиям 2006 и 2008 годах средняя урожайность у них составляла, соответственно, 72,2 и 63,6 % к стандарту, то в засушливом 2007 году только 39,8 %. В относительно благоприятном 2005 году изучали только линию Пап-485/4, урожайность которой составила 63,5 % от стандарта (рис. 3).

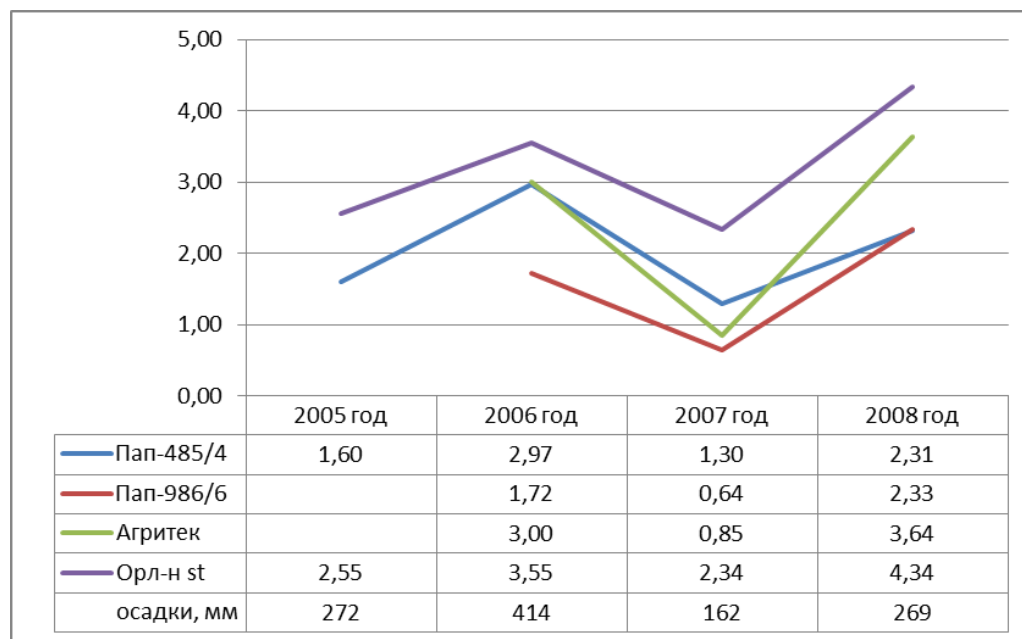


Рис. 3. Урожайность образцов многократно непарноперитого гороха в зависимости от суммы осадков за вегетационный период

Гигрофильность многократно непарноперистой формы попытаемся объяснить с позиций Закона гомологических рядов Н.И. Вавилова. Виды с такой архитектурой листа среди покрытосеменных растений отсутствуют. Но они известны у семенных папоротников, от которых, по мнению А.Л. Тахтаджяна [8], произошли цветковые (покрытосеменные) растения. На рисунке 4 показан лист вымершего, но распространённого в каменноугольном геологическом периоде (карбоне) семенного папоротника калимматотека. Обращаем внимание на схожую архитектуру (рис. 1). Полагаем, что они гомологичны, т.е. имеют общее генетическое происхождение, обусловленное комплементарным взаимодействием рецессивных для гороха аллелей *af* и *tl*.

Рис. 4. Лист вымершего семенного папоротника калимматотека (*Calimmatotheca* sp.) по С.А. Шостаковскому (1971)



Каменноугольный период в истории Земли характеризовался теплым, влажным климатом и повышенным содержанием CO₂ в атмосфере. И господствовавшие в тот период папоротники были адаптированы к таким условиям. Возникает предположение, что тандем *aftl* обуславливает плейотропный эффект, при котором в растении включаются цепи реакций гигрофильного характера. А.А. Жученко предположил, что «общая устойчивость к внешним ус-

ловиям среды у высших растений контролируется наиболее постоянными в рекомбинативном отношении генетическими структурами (блоками коадаптивных генов), являющимися своеобразной «памятью» об условиях внешней среды в процессе эволюции вида» [9].

В связи с этим становится понятной низкая гомеостатичность продукционного процесса и нестабильность урожая семян у многократно непарноперистой формы. Изучение взаимосвязей признаков продуктивности методом корреляционных плеяд П.В. Терентьева [10] у разных морфотипов гороха показало, что наименее устойчивые связи с $r > 0,7$ в течение четырёх лет исследований (2005-2008) наблюдаются у линии Пап-485/4 (рис. 5). Наиболее адаптивны образцы рассечённолисточкового (Рас-тип) и и листочкового (Орловчанин) морфотипов.

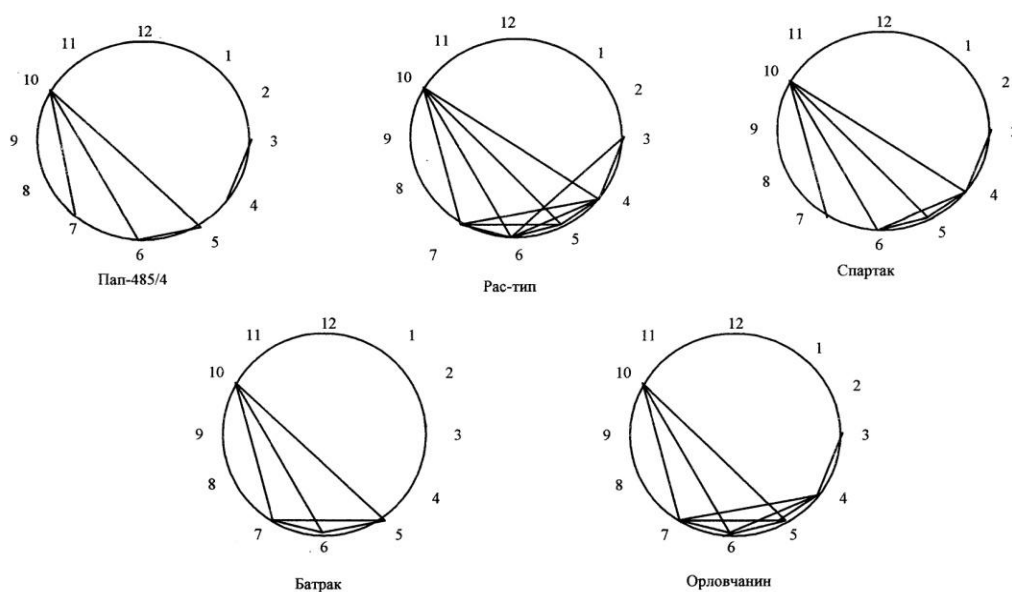


Рис. 5. Корреляционные плеяды признаков продуктивности различных морфотипов гороха:

1 – длина растений; 2 – число узлов до 1 продуктивного узла; 3 – число продуктивных узлов; 4 – число бобов на растение; 5 – число семян с растения; 6 – масса семян с растения; 7 – масса соломы; 8 – число бобов на продуктивный узел; 9 – число семян в бобе; 10 – продуктивность биомассы; 11 – уборочный индекс; 12 – масса тысячи семян.

Положительная корреляционная связь $r > 0,7$

Принимая во внимание достоинства многократно непарноперистой формы, во ВНИИЗБК была начата селекционная работа с ней. Анализ гибридного материала показал эффективность скрещиваний с образцами гетерофильной формы хамелеон (Пап-485/4 x Спартак) по сравнению с усатыми и листочковыми сортами. Среди отобранного материала отмечены трансгрессивные линии, как по семенной продуктивности, так и по общей продуктивности биомассы (табл. 4). Однако, все они имели недостаточно высокий уборочный индекс ($K_{хоз}$), что свидетельствует о слабой аттрагирующей активности семян. В то же время в этом заключается резерв увеличения семенной продуктивности, т.к. модель перспективного сорта зернового использования предполагает оптимальную величину этого признака на уровне 55-60 % [11].

Таблица 4

Продуктивность лучших многократно непарноперистых линий в селекционном питомнике 1-го года, 2008 г.

Сортообразцы	Масса семян, г/растение	Биомасса, г/растение	Уборочный индекс
Пап-1117/8	8,0	22,4	36
Пап-1122/8	7,7	20,7	37
Пап-1124/8	10,5	31,0	34
Пап-1126/8	8,1	28,7	28
Пап-1128/8	7,1	24,3	29
Пап-1129/8	9,9	25,6	38
Пап-485/4 – исх. форма	5,5	17,7	31
Орловчанин - стандарт	5,6	12,6	45
НСР ₀₅	1,4	2,1	

Представленные в таблице линии высевали разреженным способом в селекционном питомнике 1-го года. Корреляция урожайности в этом питомнике с конкурсным испытанием слабая. Но существенная разница между гибридными линиями, с одной стороны, и стандартом и исходной формой, с другой, указывает на возможность создания высокоурожайных селекционных сортов многократно непарноперистого морфотипа.

Недостатком многократно непарноперистой формы является также полегаетость стебля. Правда, как отмечал ещё А.М. Дрозд [2], благодаря разветвлённому и прочному рахису (черешку) сложный лист стебель удерживается над почвой и создаётся рыхлый ценоз, в котором более или менее удовлетворительно происходят процессы фотосинтеза, а при уборке возможно прямое комбайнирование. Тем не менее, необходимо вести селекцию на создание сортов с более устойчивым к полеганию стеблем.

Другой способ повышения устойчивости стеблестоя к полеганию – совместный посев с устойчивыми к полеганию сортами. Этот способ успешно апробирован на рассечённолисточковом и многократно непарноперистом морфотипах [12, 13]. В опыте, где опорным компонентом для линии Пап-485/4 служил практически неполегающий блисточковый сорт Батрак, отмечено повышение устойчивости агроценоза к полеганию, синергизм компонентов сортосмеси и увеличение урожайности семян (табл. 5).

Таблица 5

Урожайность и устойчивость к полеганию гороха в диморфных сортосмесях (среднее за 2005 и 2006 гг.)

Варианты	Урожай семян			Устойчивость к полеганию, %	
	т/га	% к монопосеву Пап	% к сорту Батрак	Фаза цветения	Фаза созревания
Пап-485/4 - монопосев	2,28	-	91,2	85	46
Пап + Батрак 3:1	2,89	126,8	115,6	90	54
Пап + Батрак 1:1	2,73	119,8	109,2	96	57
Пап + Батрак 1:3	2,68	117,6	107,2	94	66
Батрак – монопосев	2,50	109,6	-	96	76

Норма высева в монопосеве и сортосмесях составляла 1,2 млн. всхожих семян на гектар. В сортосмесях семена Пап-485/4 и сорта Батрак смешивали, соответственно, в пропорциях 1:3, 1:1 и 3:1. Устойчивость к полеганию оценивали в процентах как отношение высоты стебле-

стоя к длине стебля. Полегание посевов происходило, в основном, после цветения под весом созревающих бобов и вследствие ослабления прочности стебля. Устойчивость к полеганию ценоза повышалась по мере увеличения доли Батрака в смешанном посеве, но урожай семян при этом снижался, так как его семенная продуктивность была ниже многократно непарноперистой формы.

Таким образом, благодаря своим достоинствам (высокая интенсивность фотосинтеза, формирование повышенной биомассы растения, накопление высокой концентрации белка в семенах) многократно непарноперистая форма заслуживает внедрения в сельскохозяйственное производство. Но для этого необходимо прежде селекционными методами преобразовать морфотип в сторону ксероморфности, повысить устойчивость к полеганию, поднять аттрагирующую активность семян, сбалансировать физиологические процессы в растении в целях обеспечения гомеостаза продукционного процесса. Задача не простая, но, как показывает многовековой опыт эмпирической и научной селекции, вполне выполнимая.

Литература

1. Соловьёва В.К. Новые сорта луцильного овощного гороха // Агробология, 1958. – №5 (113). – С. 124-126.
2. Дрозд А.М. Методы и результаты селекции овощного гороха. Дис. докт. с.х. наук. Л.: ВИР, 1974. – 50 с.
3. Шелепина Н.В. Компонентный состав белка нетрадиционных форм гороха // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования: материалы VIII международного симпозиума М.: РУДН, 2009. – Т.3. – С. 304-307.
4. Зеленов А.Н., Шелепина Н.В., Мамаева М.В. Особенности аминокислотного состава белка листовых мутантов гороха // Зернобобовые и крупяные культуры, 2013. – №1(5). – С.21-25.
5. Панарина В.И. Эндо- и экзогенные факторы регуляции плод- и семяобразования у современных сортов гороха. Автореф. дис. канд. с.х. наук. – Орёл: ОГАУ, 2011. – 24с.
6. Сулова Л.В. Особенности исходного материала для селекции овощного гороха по морфологическим признакам. Автореф. дис. канд. с.х. наук. – М., 1990. – 26с.
7. Дебелый Г.А., Князькова С.Р. Фотосинтетические особенности форм гороха с различным типом листа и стебля // Доклады ВАСХНИЛ, 1986. – №12. – С.14.
8. Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: «Наука», 1970. – 148с.
9. Жученко А.А., Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы) теория и практика, т.1. – М.: «Агрорус», 2008. – 816с.
10. Терентьев П.В., Ростова Н.С. Практикум по биометрии: учебное пособие. Л.: ЛГУ, 1977. – 152с.
11. Амелин А.В., Новикова Н.Е., Парахин Н.В. и др. Морфофизиологические основы моделирования перспективных сортов гороха. Методические рекомендации. Орёл, 2004. – 52с.
12. Зеленов А.Н., Щетинин В.Ю. Диморфные агрофитоценозы гороха на зерно // Доклады Россельхозакадемии, 2008. – №2. – С.13-15.
13. Зеленов А.А. Генотипическая специфика формирования технологичных сортосмесей гороха с участием расчленённолисточкового морфотипа // Зернобобовые и крупяные культуры, 2013. – №4 (8). – С.12-15.

ADVANTAGES AND PROSPECTS OF USE OF THE SUPRADE ODD-PINNATE FORM OF PEAS

A.N. Zelenov, T.S. Naumkina, V.Yu. Schetinin, A.M. Zadorin, A.A. Zelenov

FGBNU «THE ALL-RUSSIA RESEARCH INSTITUTE OF LEGUMES AND GROAT CROPS»

Abstract: *Suprade odd-pinnate form of peas is characterized by high photosynthetic rate and in productivity of biomass surpasses modern varieties. Seeds have the increased content of protein balanced on amino acid structure. Due to this it is of interest for use in selection work and introductions in production. Priorities consist in selection on lodging resistance, xeromorphism, increase of attracting activity of seeds and stabilization of homeostasis of plant.*

Keywords: peas, morphotype, suprade odd-pinnate, dissected pinnuled, evolution, selection, photosynthesis, protein, symbiosis, admixed crops.