

СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНАХ РАСТЕНИЙ ДИКОГО И КУЛЬТУРНОГО ГОРОХА

С.В. БОБКОВ, кандидат сельскохозяйственных наук
ORCID ID: 0000-0002-8146-0791, E-mail: svbobkov@gmail.com
К.А. БАШКИРОВА, младший научный сотрудник

ФГБНУ «ФНЦ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР»

Проведено исследование содержания фотосинтетических пигментов в прилистниках, листочках, усах, семяпочках и створках бобов сортов Ягуар, Шеврон, Темп и диких образцов к-3370 (elatus), к-5322 (asiaticum), к-2365 (transcaucasicum) коллекции ВИР в период эмбриогенеза и налива семян. Наибольшее содержание фотосинтетических пигментов наблюдалось в прилистниках и листочках сложного листа, наименьшее – в семяпочках и створках бобов, а усы занимали промежуточное положение между указанными группами органов. В усах экспериментальных растений среднее содержание хлорофиллов а и b было ниже, чем в листочках в 2,8 раза, а каротиноидов – в 2,4. Для использования в научных исследованиях и селекционном процессе выделили образцы дикого гороха к-5322, к-3370 и сорт Ягуар с высоким содержанием фотосинтетических пигментов в прилистниках и листочках сложного листа. В прилистниках высокое содержание Chl а зафиксировано у образцов к-5322 (9,14 мг/г СВ), к-3370 (5,36 мг/г СВ), а в листочках – у образцов к-5322 (6,03 мг/г СВ) и сорта Ягуар (5,7 мг/г СВ). Высоким уровнем Chl b также отличались образцы к-5322 (прилистники – 3,80 мг/г СВ, листочки – 2,51 мг/г СВ), к-3370 (прилистники – 2,55 мг/г СВ, листочки – 2,28 мг/г СВ) и сорт Ягуар (прилистники – 2,05 мг/г СВ, листочки – 2,39 мг/г СВ). Наибольшее содержание каротиноидов (2,33 мг/г сухого вещества) выявлено в прилистниках образца дикого гороха к-5322, несколько меньше (1,59 мг/г сухого вещества) в листочках указанного образца и листочках сорта Ягуар (1,42 мг/г сухого вещества).

Ключевые слова: горох, сорт, дикий горох, хлорофилл, каротиноиды, орган растения.

CONTENT OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN VARIOUS ORGANS OF WILD AND CULTURAL PEA

S.V. Bobkov, K.A. Bashkirova

FSBSI «FEDERAL SCIENTIFIC CENTER OF LEGUMES AND GROAT CROPS»,
E-mail: svbobkov@gmail.com

Abstract: Study of photosynthetic pigments content in stipules, leaflets, tendrils and pod flaps of pea varieties Jaguar, Shevron, Temp and wild accessions k-3370 (elatus), k-5322 (asiaticum), k-2365 (transcaucasicum) from VIR collection in the period of embryogenesis and seed filling was conducted. The highest content of photosynthetic pigments was observed in stipules and leaflets, smallest content – in ovules and pod flaps, but tendrils occupied the intermediate position between them. In tendrils of experimental plants, mean content of chlorophylls and carotenoids was in 2.8 and 2.4 fold lower than in leaflets respectively. There were no significant differences between varieties and wild accession on content of photosynthetic pigments in tendrils, ovules and pod flaps. Accordingly, wild accessions k-5322, k-3370 and variety Jaguar with high content of photosynthetic pigments in stipules and leaflets was marked for use in research and pea breeding. Wild accessions k-5322 (9.14 mg/g DM) and k-3370 (5.36 mg/g DM) had high content of Chl a in stipules, but accession k-5322 (6.03 mg/g DM) and variety Jaguar (5.7 mg/g DM) – in leaflets. Wild accessions k-5322, k-3370 and variety Jaguar also had high content of Chl b in stipules – 3.80 mg/g DM, 2.55 mg/g DM, 2.05 mg/g DM and in leaflets –

2.51 mg/g DM, 2.28 mg/g DM, 2.39 mg/g DM respectively. The highest content of carotenoids was revealed in stipules (2.33 mg/g DM) and slightly less (1.59 mg/g DM) in leaflets of accession k-5322, and in leaflets of variety Jaguar (1.42 mg/g DM).

Keywords: pea, variety, wild pea, chlorophyll, carotenoids, plant organ.

Введение

В современной селекции сельскохозяйственных культур основные усилия сосредоточены на увеличении урожайности за счет повышения устойчивости к полеганию, болезням и вредителям, стрессовым факторам окружающей среды, адаптации морфологии растений к существующим и новым системам земледелия [1], а также перераспределения питательных веществ в сторону хозяйственно важной части урожая (увеличение Кхоз). Например, у гречихи для увеличения притока ассимилятов к формирующимся семенам проведена работа по комплексному использованию признаков, ограничивающих вегетативный рост растений в различных направлениях [2]. По данным канадских исследователей благодаря селекционной работе средняя урожайность гороха за 20 лет (1995-2015 гг.) в стране возросла на 40%, что является результатом ежегодного прироста урожайности на 2% [3, цит. по 1].

В настоящее время доминирует точка зрения, что продуктивность растений в большей степени определяется донорно-акцепторными отношениями - процессами оттока ассимилятов из фотосинтезирующих органов и последующим синтезом в потребляющих органах, а интенсивность фотосинтеза регулируется запросом на ассимиляты со стороны органов-потребителей [4]. Однако становится ясно, что значительного роста урожайности можно достигнуть не только за счет перестройки донорно-акцепторных отношений, но и в результате совершенствования фотосинтетического аппарата.

Фотосинтез играет ключевую роль в превращении солнечной энергии в энергию химических связей, а основными светособирающими молекулами являются хлорофиллы и каротиноиды. Количество солнечной радиации, поглощённой листовым аппаратом, достаточно сильно зависит от концентрации фотосинтетических пигментов, а их низкое содержание лимитирует потенциал фотосинтеза [5]. Наиболее высокие показатели фотосинтеза на единицу поверхности посева или листа у сельскохозяйственных растений наблюдаются при максимальном содержании хлорофилла [4]. Уменьшение содержания хлорофилла на 20-40% у хлорофилльных мутантов гороха приводило к снижению квантовой эффективности фотосинтеза на 29-30% и, соответственно, уменьшению прироста биомассы в сравнении с исходным сортом Торсдаг [6]. Существует много данных о наличии тесной корреляционной связи между содержанием хлорофилла и урожайностью [7]. Эта связь становится более заметной, когда и в расчет берется интегральная величина – хлорофилльный фотосинтетический потенциал (ХФСП). Исследования показали, что у озимой пшеницы ХФСП тесно коррелируют с зерновой продуктивностью, а наибольшее содержание хлорофилла наблюдается у высокоурожайных сортов [8]. Содержание хлорофилла рассматривается в качестве важного физиологического признака, используемого в селекции риса. За десятилетия селекционной работы с этой культурой созданы высокоурожайные сорта с высоким содержанием хлорофилла [9]. Геномный анализ 365 сортов и 446 образцов подвиды риса *japonica* выявил 25 генов-кандидатов, влияющих на содержание хлорофилла, и показал, что эти гены были предметом строгой позитивной селекции в процессе продвижения культуры из субтропического центра происхождения на север Китая [10].

Несмотря на положительную зависимость между урожайностью и содержанием хлорофилла, увеличение концентрации этих пигментов не может быть бесконечной. Теоретически, листья с очень высоким содержанием хлорофилла могут препятствовать прохождению света в нижние ярусы агроценоза, что может привести к снижению эффективности фотосинтеза. Поэтому при рассмотрении вопроса о проведении селекции на

высокое содержание хлорофилла следует учитывать состояние фотосинтетической системы у различных сельскохозяйственных культур.

Исследования А.В. Амелина показали, что в процессе культурной эволюции от дикого гороха (образцы *elatus*, *asiaticum*, *transcaucasicum*, *syriacum*, *abissinicum*) к листовковым сортам селекции 90-х годов прошлого столетия (Смарагд, Орловчанин, Орловчанин 2) фотосинтетическая система гороха претерпела ряд важных изменений, связанных с увеличением толщины и плотности листовых пластинок, фотовосстановительной активности хлоропластов и чистой продуктивности фотосинтеза, уменьшением фотосинтетического потенциала и содержания хлорофилла [11]. Широкое распространение в сельскохозяйственном производстве безлисточковых сортов гороха обострило проблему низкого фотосинтетического потенциала [12]. Следует ожидать, что у сортов указанного морфотипа вместе с уменьшением фотосинтетического потенциала произошло дальнейшее снижение содержания хлорофилла на единицу площади посева.

В качестве факторов, обеспечивающих рост продуктивности растений гороха можно рассматривать увеличение площади поверхности прилистников, использование в селекции гороха гетерофилльных морфотипов, а также увеличение содержания фотосинтетических пигментов. Наши исследования показали, что в сравнении с возделываемыми сортами у отдельных диких образцов гороха содержание хлорофиллов остается на высоком уровне в критический для формирования урожая период бутонизации и начала налива семян [13].

Цель исследований состояла в изучении содержания фотосинтетических пигментов в различных органах растений дикого и культурного гороха для создания сортов с высоким потенциалом продуктивности.

Материал и методы исследования

Изучение содержания фотосинтетических пигментов проводили в различных органах дикого и культурного гороха. В опыте использовали образцы диких подвидов гороха: к-3370 (*elatus*), к-5322 (*asiaticum*), к-2365 (*transcaucasicum*) коллекции ВИР с высоким содержанием белка в семенах [14]. Представителями культурного гороха служили гетерофилльный (усато-листочковый) сорт Ягуар (ФНЦ ЗБК, внесен в Госреестр РФ в 2020 г.), безлисточковый Шеврон (Самарский ФИЦ РАН, внесен в Госреестр РФ в 2019 году), а также листовочный сорт гороха Темп (ФНЦ ЗБК, внесен в Госреестр РФ в 2010 году).

Сорта и образцы дикого гороха выращивали на опытном поле ФНЦ зернобобовых и крупяных культур в трехкратной повторности с густотой посева 1,2 млн растений/га на делянках 1 м². Почва опытного участка темно-серая лесная, pH_{KCl} – 5,3, содержание гумуса (по Тюрину) составляет 4,89%, подвижных форм фосфора и калия (по Кирсанову) – 170 и 135 мг/кг соответственно [15]. В 2021 году семена высевали 11 мая, а уборку урожая проводили 4 августа. В этот период растения гороха развивались в засушливых условиях (ГТК=0,79). Пробы для проведения анализов брали в период с 6 по 15 июля 2021 года. Рассчитанный для этого периода ГТК=0,34.

Содержание хлорофиллов и каротиноидов определяли в прилистниках, листьях, усах, семяпочках и створках бобов. Материал для анализа брали с первого и второго продуктивного узла (счет снизу-вверх) в период эмбриогенеза и налива семян. Дополнительно, прилистники, листочки и усы изолировали с вегетативного узла, смежного с первым продуктивным узлом. Пробы для анализа брали в 3-х повторениях.

Экстракцию и определение содержания хлорофиллов и каротиноидов проводили в 95% этиловом спирте в соответствии с рекомендациями Н.К. Lichtenthaler [16]. Оптическую плотность экстрактов фотосинтетических пигментов измеряли на спектрофотометре ПЭ-5300В (ПромЭкоЛаб, Россия).

Статистическую обработку результатов проводили с использованием многофакторного дисперсионного анализа. Множественные сравнения средних проводили с использованием критерия HSD Tukey ($\alpha=0,05$).

Результаты и их обсуждение

На первом этапе исследований провели изучение содержания фотосинтетических пигментов в сырой массе органов сортов Ягуар, Шеврон, Темп и диких образцов к-3370, к-5322, к-2365 в периоды эмбриогенеза и налива семян (N=124). Фотосинтезирующие пигменты присутствовали во всех зеленых частях растений гороха, включая прилистники, листочки сложного листа, створки бобов и семяпочки. Проведенное исследование показало, что среднее содержание в прилистниках, листочках, усах, семяпочках и створках бобов *Chl a* составило 79,6; 78,4; 31,4; 7,1 и 5,2 мг, *Chl b* - 34,7; 32,9; 13,8; 3,9; 2,5 мг каротиноидов – 19,2; 20,8; 9,2; 2,7; 1,6 мг на 100 г сырой массы соответственно (рис.). Нормированное на меньшую величину (створки бобов) и округленное до целых чисел соотношение *Chl a* в прилистниках, листочках, усах, семяпочках и створках бобов составило 15:15:6:1:1, *Chl b* – 13:13:6:2:1, каротиноидов – 12:13:6:2:1 соответственно.

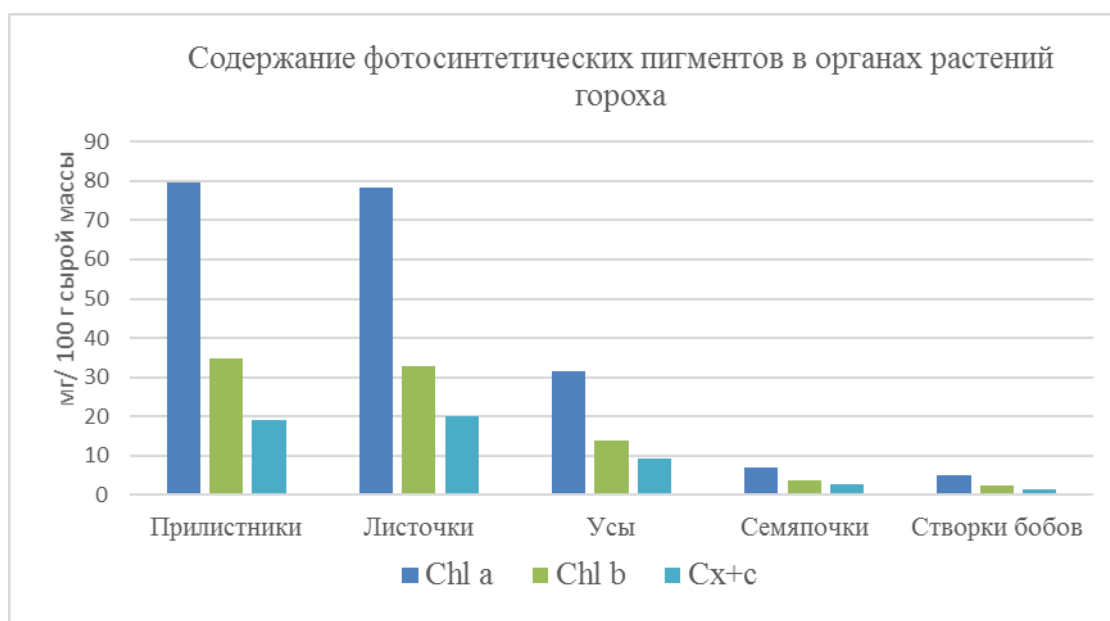


Рис. Содержание фотосинтетических пигментов в органах растений у сортов и образцов гороха: Ягуар, Шеврон, Темп, к-3370, к-5322, к-2365 в период эмбриогенеза и налива семян

Если за контроль принять содержание хлорофиллов и каротиноидов в листочках сложного листа, поскольку лист является классическим фотосинтезирующим органом, то уровень пигментов в прилистниках находился на уровне контроля. Статистический анализ (множественные сравнения по критерию Tukey, $\alpha=0,05$) показал отсутствие существенных различий по содержанию фотосинтетических пигментов между прилистниками и листочками с одной стороны, а также семяпочками и створками бобов с другой. Статистически значимые различия выявлены между группами: а) прилистников и листочков, б) семяпочек и створок бобов и в) усами. При этом, наибольшее содержание фотосинтетических пигментов наблюдалось в прилистниках и листочках сложного листа, наименьшее – в семяпочках и створках бобов, а усы занимали промежуточное положение между указанными группами органов.

По мнению В.И. Чикова, в 70-е годы прошлого столетия исследователи были склонны считать, что фотосинтез в нелистовых органах растения играет важную роль в формировании урожая [4]. Однако последующие исследования показали, что у нелистовых ассимилирующих органах отсутствуют специализированные системы экспорта сахарозы и, поэтому продукты фотосинтеза не переносятся в другие органы растения. Положительная роль этих органов для продукционного процесса сводится к реассимиляции CO_2 , который выделяется в качестве продукта дыхания. Ассимиляты, полученные в результате фотосинтеза в усах и зеленых семядолях, возможно, напрямую используются в процессе

формирования урожая семян. Усы являются частью сложного листа гороха и связаны с сосудистой системой наряду с листочками, а семядоли зародыша являются запасующим органом.

Для решения проблемы устойчивости к полеганию, в селекции современных сортов гороха широко используют рецессивную аллель *afila*, приводящую к полной замене листочков в сложном листе на разветвленные усы. Поэтому основную нагрузку фотосинтетической деятельности у безлисточковых сортов выполняют прилистники. Проблема повышения эффективности фотосинтеза может быть решена за счет увеличения площади поверхности прилистников, использования в селекции гетерофильных и других форм гороха с измененным листовым аппаратом [17], а также увеличения содержания фотосинтетических пигментов.

На втором этапе исследования содержание фотосинтетических пигментов в периоды эмбриогенеза и налива семян определяли в сухом веществе органов растений (N=95). Среднее содержание (прилистники, листочки, усы и семяпочки) *Chl a* составило 4,96; 4,65; 1,64 и 0,31 мг/г сухого вещества, а *Chl b* 2,17; 1,98; 0,71 и 0,13 мг/г сухого вещества соответственно (табл. 1).

Таблица 1

Содержание фотосинтетических пигментов в органах растений гороха

Органы	Фотосинтетические пигменты, мг/г сухого вещества		
	<i>Chl a</i>	<i>Chl b</i>	Cx+c
Прилистники	4,96 ^a	2,17 ^a	1,20 ^a
Листочки	4,65 ^a	1,98 ^a	1,19 ^a
Усы	1,64 ^b	0,71 ^b	0,49 ^b
Семяпочки	0,31 ^b	0,13 ^b	0,13 ^c

* Множественные сравнения средних проведено с использованием критерия *HSD Tukey* ($\alpha=0,05$), наличие одинаковых индексов указывает на отсутствие статистически значимых различий. *Chl a* и *Chl b* – хлорофиллы *a* и *b*, Cx+c – каротиноиды (сумма ксантофиллов и каротинов)

Статистически значимые различия по содержанию хлорофиллов *a* и *b* отмечены между группами прилистников и листочков с одной стороны, а также усами и семяпочками с другой. Несмотря на то, что усы рассматриваются в качестве фотосинтезирующего органа, в нашем опыте среднее содержание *Chl a* и *b* в усах оказалось в 2,8 раза меньше, чем в листочках. Среднее содержание каротиноидов в прилистниках и листочках составило 1,20 и 1,19 мг/г сухого вещества соответственно. При этом, содержание каротиноидов в усах (0,49 мг/г сухого вещества) было в 2,4 раза меньше, чем в листочках. В целом, в нашем опыте содержание хлорофиллов в листочках и прилистниках по отношению ко всем исследуемым органам составляло 83%. А.В. Амелин исследовал содержание хлорофиллов в черешках, стеблях и створках бобов, листочках и прилистниках у сортов и образцов диких подвидов гороха. Он пришел к выводу, что независимо от генотипа наибольшее количество хлорофилла содержалось в листочках и прилистниках [11].

Основной задачей эксперимента являлось выделение диких образцов и сортов гороха с высоким содержанием хлорофиллов и каротиноидов в фотосинтетических органах для использования в селекционном процессе. Анализ показал отсутствие статистически значимых различий по содержанию фотосинтетических пигментов в усах и семяпочках сортов и образцов дикого гороха (табл. 2). В связи с чем, основная задача опыта сводилась к поиску генотипов гороха с высоким содержанием хлорофиллов и каротиноидов в листочках или прилистниках.

Таблица 2

**Содержание фотосинтетических пигментов в органах растений сортов и образцов
дикого гороха, мг/г сухого вещества, 2021 год**

Пигмент	Сорт, образец	Органы растений гороха			
		Прилистники	Листочки	Усы	Семяпочки
<i>Chl a</i>	Темп	3,35 ^{abc}	3,56 ^{abc}	1,34 ^{ab}	0,42 ^a
	Шеврон	4,27 ^{abc}	нет листочков	2,05 ^{abc}	0,34 ^a
	Ягуар	4,9 ^{abcd}	5,7 ^{cd}	1,62 ^{abc}	0,36 ^a
	к-2365	3,66 ^{abc}	3,36 ^{bc}	0,31 ^{abc}	0,22 ^a
	к-5322	9,14 ^d	6,03 ^{cd}	0,43 ^{abc}	0,39 ^a
	к-3370	5,36 ^{cd}	4,96 ^{bc}	1,84 ^{abc}	0,13 ^a
<i>Chl b</i>	Темп	1,41 ^{abcde}	1,45 ^{abcde}	0,59 ^{abcd}	0,15 ^{abc}
	Шеврон	1,96 ^{abcdef}	нет листочков	0,88 ^{abcde}	0,17 ^{abc}
	Ягуар	2,05 ^{abcdef}	2,39 ^{bcdef}	0,66 ^{abcde}	0,22 ^{abcd}
	к-2365	1,54 ^{abcde}	1,41 ^{abcd}	0,56 ^{acde}	0,13 ^{ac}
	к-5322	3,8 ^f	2,51 ^{def}	0,62 ^{abcde}	0,05 ^a
	к-3370	2,55 ^{ef}	2,28 ^{bdef}	0,82 ^{abcde}	0,07 ^a
<i>Cx+c</i>	Темп	0,80 ^{abcd}	0,90 ^{abcd}	0,40 ^{ab}	0,16 ^{ab}
	Шеврон	0,98 ^{abcd}	нет листочков	0,62 ^{abcd}	0,14 ^{ab}
	Ягуар	1,20 ^{abcd}	1,42 ^{cde}	0,46 ^{abcd}	0,13 ^{ab}
	к-2365	0,87 ^{abcd}	1,01 ^{abcd}	0,09 ^{abc}	0,09 ^a
	к-5322	2,33 ^e	1,59 ^{de}	0,43 ^{abcd}	0,20 ^{ab}
	к-3370	1,29 ^{cd}	1,19 ^{bcd}	0,57 ^{abcd}	0,06 ^a

* Множественные сравнения средних проведены с использованием критерия *HSD Tukey* ($\alpha=0,05$), наличие одинаковых индексов указывает на отсутствие статистически значимых различий. Сравнение величин с индексами допускается только в столбцах и строках в рамках определенного пигмента. *Chl a* и *Chl b* – хлорофиллы *a* и *b*, *Cx+c* – каротиноиды (сумма ксантофиллов и каротинов)

Содержание *Chl a* в листочках и прилистниках различных сортов и образцов гороха варьировало от 3,35 до 9,14 мг/г сухого вещества. В интервале значений от 3,35 до 4,9 мг/г сухого вещества сорта и образцы не имели статистически значимых различий. При более высоких значениях содержания указанного пигмента появлялись представители экспериментального материала с значимыми различиями. Высокое содержание *Chl a* в прилистниках отмечено у образцов к-5322 (9,14 мг/г СВ), к-3370 (5,36 мг/г СВ), а в листочках – у образцов к-5322 (6,03 мг/г СВ) и сорта Ягуар (5,7 мг/г СВ). Относительно низкое содержание хлорофиллов в прилистниках и листочках отмечено у сортов Темп, Шеврон и дикого образца к-2563 с интервалом варьирования от 3,35 до 4,27 мг/г сухого вещества. Идентичные результаты получены при измерении содержания *Chl b*. Высоким уровнем *Chl b* отличались образцы к-5322 (прилистники - 3,80 мг/г СВ, листочки - 2,51 мг/г СВ), к-3370 (прилистники - 2,55 мг/г СВ, листочки - 2,28 мг/г СВ) и сорт Ягуар (прилистники - 2,05 мг/г СВ, листочки - 2,39 мг/г СВ).

Содержание каротиноидов варьировало в интервале от 0,80 мг/г СВ (прилистники сорта Темп) до 2,33 мг/г СВ (прилистники образца к-5322). Наибольшее содержание каротиноидов зафиксировано у образца дикого гороха к-5322 в прилистниках (2,33 мг/г сухого вещества) и несколько меньше в листочках (1,59 мг/г сухого вещества). Высокое содержание каротиноидов (1,42 мг/г сухого вещества) выявлено в листочках сорта Ягуар. По содержанию каротиноидов в листочках сложного листа сорт Ягуар существенно не отличался от образца к-5322. Много каротиноидов (1,20 мг/г сухого вещества) содержалось и в прилистниках сорта Ягуар. Высокий уровень каротиноидов также характерен для прилистников и листочков образца к-3370 со значениями 1,29 и 1,19 мг/г СВ соответственно.

Результаты опыта показали, что образцы дикого гороха к-5322 и к-3370 характеризовались наибольшим содержанием фотосинтетических пигментов, что согласуется с ранее опубликованными результатами [13]. Следует обратить внимание на то, что сорт Ягуар, также отличался повышенным уровнем указанных фотосинтетических пигментов. При этом, наибольшее содержание *Chl a* и каротиноидов отмечено в листочках этого сорта, что, возможно, является следствием взаимодействия рецессивных аллелей *af uni^{lac}*. Причина высокого содержания фотосинтетических пигментов у образцов дикого гороха к-5322 и к-3370 может быть обусловлена наличием доминантных аллелей *Lf*, *Sn*, *Dne*, *Hr* которые, по данным в научной литературе, оказывают регулирующее влияние на индивидуальное развитие растений гороха, перераспределение ассимилятов между органами и содержание фотосинтетических пигментов [18].

Заключение

Проведено изучение содержания фотосинтетических пигментов в прилистниках, листочках, усах, семяпочках и створках бобов сортов Ягуар, Шеврон, Темп и диких образцов к-3370, к-5322, к-2365 коллекции ВИР в периоды эмбриогенеза и налива семян. Соотношение хлорофиллов и каротиноидов в прилистниках, листочках, усах, семяпочках и створках бобов для *Chl a* составило 15:15:6:1:1, *Chl b* – 13:13:6:2:1, каротиноидов – 12:13:6:2:1 соответственно. В пересчете на сухую массу среднее содержание хлорофиллов *a* и *b* в усах было ниже, чем в прилистниках в 2,8 раза, а каротиноидов в 2,4. Наибольшее содержание фотосинтетических пигментов наблюдалось в прилистниках и листочках гороха, наименьшее – в семяпочках и створках бобов, а усы занимали промежуточное положение между указанными группами органов. У сортов и образцов дикого гороха не наблюдалось значимых различий по содержанию фотосинтетических пигментов в усах, створках бобов и семяпочках. Высокое содержание *Chl a* выявлено в прилистниках образцов к-5322 и к-3370, листочках образца к-5322 и сорта Ягуар, а *Chl b* - в листочках и прилистниках указанных образцов и сорта гороха Ягуар. Высокое содержание каротиноидов обнаружено в прилистниках и листочках образца дикого гороха к-5322 и сорта Ягуар. Следует обратить внимание, что принадлежность к дикому гороху не является гарантией высокого содержания фотосинтетических пигментов. В нашем опыте образец дикого гороха к-2365 по содержанию каротиноидов и хлорофиллов *a* и *b* не отличался от сортов Темп и Шеврон.

Работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБНУ ФНЦ ЗБК по пункту 0636-2019-0008 «Мобилизация генетических ресурсов зернобобовых и крупяных культур для использования в селекционном процессе».

Авторы выражают искреннюю благодарность Е.В. Семёновой (ВИГРР имени Н.И. Вавилова) за предоставленные образцы дикого гороха из коллекции ВИР.

Литература

1. Tayeh N., Aubert G., Pilet-Nayel M., Lejeune-Hénaut I., Warkentin T., Burstin J. Genomic Tools in Pea Breeding Programs: Status and Perspectives // *Frontiers Plant Sci.* – 2015. – V. 6. – P. 1-15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01037>
2. Бобков С.В. Создание исходного материала для селекции интенсивных сортов гречихи на основе комплексного использования мутантных форм // Автореферат кандидатской диссертации. - СПб. - 1993. – 16 с.
3. Warkentin T.D., Smykal P., Coyne C. J., Weeden N., Domoney C., Bing D., et al. (2015). "Pea (*Pisum sativum* L.)," in *Grain Legumes, Series Handbook of Plant Breeding*, ed A.M. De Ron (New York, NY: Springer Science+Business Media), 37-83.
4. Чиков В.И. Эволюция представлений о связи фотосинтеза с продуктивностью растений // *Физиология растений.* – 2008. – Т. 55. - № 1. – С. 140-154.
5. Pompelli M.F., França S.C., Tigre R.C., Oliveira M.T., Sacilot M. and Pereira E.C. Spectrophotometric determination of chloroplastidic pigments in acetone, ethanol and dimethylsulphoxide // *R. Bras. Bioci. (Brazilian Journal of Biosciences).* – 2013. - V. 11 (1). – P. 52-58.
6. Ладыгин В.Г., Кособрюхов А.А., Вайшля О.Б. Пигменты и особенности газообмена в листьях хлорофилльных мутантов *Pisum sativum* // *Физиология растений.* - 2004. - Т. 51. - № 5. – С. 666-673.
7. Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. – М.: Наука, 2000. – 135 с.

8. Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Связь между мощностью развития фотосинтетического аппарата и зерновой продуктивностью озимой пшеницы в разные по погодным условиям годы // Физиология и биохимия культурных растений. – 2009. – Т. 41. – № 2. – С. 59-68.
9. Wang Q., Wang Q., Xie W., Xing H., Yan J., Meng X., Li X., Fu X., Xu J., Lian X., Yu S., Xing Y., Wang G. Genetic architecture of natural variation in rice chlorophyll content revealed by a genome-wide association study // Molecular Plant. - 2015. - Т. 8. - № 6. - С. 946-957. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.02.014>
10. Zhao Y., Qiang C., Wang X., Chen Y., Deng J., Jiang C., Sun X., Chen H., Li J., Piao W., Zhu X., Zhang Z., Zhang H., Li Z., Li J. New alleles for chlorophyll content and stay-green traits revealed by a genome wide association study in rice (*Oryza sativa*) // Scientific Reports. - 2019. - V. 9 (1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39280-5>
11. Амелин А.В. Морфофизиологические основы повышения эффективности селекции гороха // Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук. Московская сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева. - Москва, - 2001. – 47 с.
12. Амелин А.В. Фотосинтетические свойства растений в аспекте селекции гороха с усатой формой листа // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. - 1997. - № 5. – 9 с.
13. Бобков С.В., Бычков И.А. Содержание фотосинтетических пигментов в онтогенезе дикого и культурного гороха // Вестник Казанского ГАУ. - 2020. - № 4 (60). – С. 10-14. <https://doi.org/10.12737/2073-0462-2021-10-14>
14. Бобков С.В., Уварова О.В. Накопление запасных веществ в семенах дикого и культурного гороха // Земледелие. - 2021. - № 4. – С. 24-27. <https://doi.org/10.24411/0044-3913-2021-10406>
15. Косиков А.О., Новикова Н.Е., Бобков С.В., Зеленов А.А. Некорневая подкормка удобрениями и их совместное использование с фиторегуляторами для повышения продуктивности и адаптивных свойств гороха // Зернобобовые и крупяные культуры. - 2019. - № 1 (29). – С. 4-10. <https://doi.org/10.24411/2309-348X-2019-11065>
16. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids, the pigments of photosynthetic biomembranes. In: Douce R. and Packer L. (eds.) // Methods Enzymol. – 1987: Academic Press Inc., New York. – V. 148. – P. 350-382.
17. Зеленов А.Н., Зотиков В.И., Наумкина Т.С., Новикова Н.Е., Щетинин В.Ю., Борзенкова Г.А., Бобков С.В., Зеленов А.А., Азарова Е.Ф., Уварова О.В. Биологический потенциал и перспективы селекции рассеченолисточкового морфотипа гороха // Зернобобовые и крупяные культуры. - 2013. - № 4 (8). – С. 3-11.
18. Murfet I.C. Flowering genes in pea and their use in breeding // *Pisum Newsletters*. - 1990. - V. 22. – P. 78-86.

References

1. Tayeh N., Aubert G., Pilet-Nayel M., Lejeune-Hénaut I., Warkentin T., Burstin J. Genomic Tools in Pea Breeding Programs: Status and Perspectives // *Frontiers Plant Sci.* – 2015. – V. 6. – P. 1-15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01037>
2. Bobkov S.V. Sozdanie iskhodnogo materiala dlya selekcii intensivnykh sortov grechihi na osnove kompleksnogo ispol'zovaniya mutantnykh form [Creation of initial material for the breeding of intensive buckwheat varieties based on the complex use of mutant forms]. Avtoreferat kandidatskoj dissertacii [Abstract of Ph.D. thesis], SPb, 1993, 16 p. (in Russian)
3. Warkentin, T.D., Smykal, P., Coyne, C. J., Weeden, N., Domoney, C., Bing, D., et al. (2015). “Pea (*Pisum sativum* L.),” in Grain Legumes, Series Handbook of Plant Breeding, ed A.M. De Ron (New York, NY: Springer Science+Business Media), 37-83.
4. Chikov V.I. Evolyuciya predstavlenij o svyazi fotosinteza s produktivnost'yu rastenij [Evolution of the concept of the relationship between photosynthesis and plant productivity]. *Fiziologiya rastenij*, 2008, 55, no. 1, pp. 140-154. (in Russian)
5. Pompelli M.F., França S.C., Tigre R.C., Oliveira M.T., Sacilot M. and Pereira E.C. Spectrophotometric determination of chloroplastidic pigments in acetone, ethanol and dimethylsulphoxide // *R. Bras. Bioci. (Brazilian Journal of Biosciences)*. – 2013. - V. 11 (1). – P. 52-58.
6. Ladygin V.G., Kosobryuhov A.A., Vajshlya O.B. Pigmenty i osobennosti gazoobmena v list'yah hlorofill'nykh mutantov *Pisum sativum* [Pigments and Peculiarities of Gas Exchange in the Leaves of Chlorophyll Mutants of *Pisum sativum*] *Fiziologiya rastenij*, 2004, 51, no. 5, pp. 666-673. (in Russian).
7. Andrianova Yu.E., Tarchevskij I.A. Hlorofill i produktivnost' rastenij [Chlorophyll and plant productivity]. Moscow, *Nauka*, 2000, 135 p. (in Russian)
8. Pryadkina G.A., Shadchina T.M. Svyaz' mezhdu moshchnost'yu razvitiya fotosinteticheskogo apparata i zernovoj produktivnost'yu ozimoy pshenicy v raznye po pogodnym usloviyam gody [The relationship between the development capacity of the photosynthetic apparatus and the grain productivity of winter wheat in different weather conditions years] *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenij*. 2009, v. 41, no. 2, pp. 59-68. (in Russian)
9. Wang Q., Wang Q., Xie W., Xing H., Yan J., Meng X., Li X., Fu X., Xu J., Lian X., Yu S., Xing Y., Wang G. Genetic architecture of natural variation in rice chlorophyll content revealed by a genome-wide association study // *Molecular Plant*. - 2015. - Т. 8. - № 6. - С. 946-957. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.02.014>
10. Zhao Y., Qiang C., Wang X., Chen Y., Deng J., Jiang C., Sun X., Chen H., Li J., Piao W., Zhu X., Zhang Z., Zhang H., Li Z., Li J. New alleles for chlorophyll content and stay-green traits revealed by a genome wide association study in rice (*Oryza sativa*) // *Scientific Reports*. - 2019. - V. 9 (1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39280-5>
11. Amelin A.V. Morfofiziologicheskie osnovy povysheniya effektivnosti selekcii goroha [Morphophysiological basis for increasing the efficiency of pea breeding] Doct. Diss. (Agric.). Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev. Moscow, 2001, 47 p.

12. Amelin A.V. Fotosinteticheskie svoystva rastenij v aspekte selekcii goroha s usatoj formoj lista [Photosynthetic properties of plants in the aspect of breeding peas with a tendril leaf shape] *Doklady Rossijskoj akademii sel'skohozyajstvennyh nauk* - Reports of the Russian Academy of Agricultural Sciences, 1997, no. 5, p. 9.
13. Bobkov S.V., Bychkov I.A. Soderzhanie fotosinteticheskikh pigmentov v ontogeneze dikogo i kul'turnogo goroha [The content of photosynthetic pigments in the ontogeny of wild and cultivated peas]. *Vestnik Kazanskogo GAU*, 2020, no. 4 (60), pp. 10-14. DOI: 10.12737/2073-0462-2021-10-14 (in Russian)
14. Bobkov S.V., Uvarova O.V. Nakoplenie zapasnyh veshchestv v semenah dikogo i kul'turnogo goroha [Accumulation of storage substances in seeds of wild and cultivated peas] *Zemledelie*, 2021, no. 4, pp. 24-27. DOI: 10.24411/0044-3913-2021-10406 (in Russian)
15. Kosikov A.O., Novikova N.E., Bobkov S.V., Zelenov A.A. Nekornevaya podkormka udobreniyami i ih sovmestnoe ispol'zovanie s fitoregulyatorami dlya povysheniya produktivnosti i adaptivnyh svoystv goroha [Foliar dressing with fertilizers and their combined use with phyto regulators to increase productivity and adaptive properties of peas], *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2019, no. 1 (29), pp. 4-10. (in Russian) <https://doi.org/10.24411/2309-348X-2019-11065>
16. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids, the pigments of photosynthetic biomembranes. In: Douce R. and Packer L. (eds.) // *Methods Enzymol.* – 1987: Academic Press Inc., New York. – V. 148. – P. 350-382.
17. Zelenov A.N., Zotikov V.I., Naumkina T.S., Novikova N.E., Shchetinin V.YU., Borzenkova G.A., Bobkov S.V., Zelenov A.A., Azarova E.F., Uvarova O.V. Biologicheskij potencial i perspektivy selekcii rassechenolistochkovogo morfotipa goroha [Biological potential and prospects for breeding of dissected pea morphotype]. *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2013, no.4 (8), pp. 3-11. (in Russian)
18. Murfet I.C. Flowering genes in pea and their use in breeding // *Pisum Newsletters*. - 1990. - V. 22. - P. 78–86.