

культуре пыльников проса Доклады РАСХН. -2007. - №1. -С.13-14.

11. Bobkov S.V., Sidorenko V.S., Zotikov V.I., Kaverin M.V. Marker assisted selection of dihaploids derived from millet *Panicum miliaceum* L. anther culture // Proceedings of International Congress of Genetics. Berlin, Germany, July 12-17, 2008. -P.78. 061/02/A.

12. Koltunow A.M. Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules // The Plant Cell. -1993. -V.5. -P.1425-1437.

## EMBRYOGENESIS IN ANTHHER CULTURE ISOLATED MILLET

S.V. Bobkov

The All-Russia Research Institute  
of Legumes and Groat Crops

*In anther culture of millet embryogenic activity of their cells was studied. It was determined that stress increases somatic cells activity. The most number of regenerants was derived from somatic cells of anthers.*

**Key words:** millet, anther culture, microspores, somatic cells, emryogenic activity of cells, calli, origin of regenerants.

УДК 635.656:581.143

## ВЛИЯНИЕ ОСМОТИЧЕСКОГО СТРЕССА НА ПРОЦЕССЫ РОСТА И МОРФОГЕНЕЗА В ДЛИТЕЛЬНО ПАССИРУЕМЫХ КАЛЛУСНЫХ КУЛЬТУРАХ ГОРОХА (*Pisum sativum* L.)

Г.В. СОБОЛЕВА, кандидат сельскохозяйственных наук  
ГНУ ВНИИ зернобобовых и крупяных культур

*Изучена возможность использования длительно пассивруемых каллусов гороха для тестирования устойчивости к осмотическому стрессу и отбора резистентных линий. Проведен анализ роста каллусов на средах с ПЭГ и процессов регенерации побегов. Установлено, что длительно культивируемые каллусные ткани более чувствительны к осмотическому стрессу.*

**Ключевые слова:** *Pisum sativum* L., осмотический стресс, каллус, полиэтиленгликоль, морфогенез.

Горох – основная зернобобовая культура в нашей стране широко возделываемая в различных почвенно-климатических условиях. Классическая селекция, основанная на методах внутривидовой гибридизации, позволила создать сорта, обладающие высоким потенциалом продуктивности. Однако производство зерна гороха до сих пор остается нестабильным по годам. Современные сорта формируют высокий урожай лишь в благоприятных погодных условиях [1]. Среди природных факторов, оказывающих наибольшее отрицательное воздействие на все физиологические процессы роста и развития растений гороха и, в конечном счете, приводящих к потерям урожая, является водный стресс, вызванный засу-

хой. Ожидается, что в связи с глобальным потеплением климата периодичность повторения засух по годам будет только усиливаться. Важно учитывать, что за период с 1980 по 2012 годы в России участилось проявление весенних засух, что особенно отрицательно сказывается на получении высоких урожаев гороха [2]. В этой связи, одним из современных инновационных направлений, позволяющих расширить спектр исходного материала и активизировать селекционный процесс, направленный на создание высокопродуктивных засухоустойчивых сортов, являются биотехнологии и, в частности, клеточная селекция *in vitro*. Генетическое варьирование в этом случае отличается более широким спектром, а

отбор искомых признаков происходит целенаправленно на уровне отдельных клеток и тканей.

На клеточном уровне устойчивость к засухе выражается в толерантности клеток к присутствию в питательной среде осмотически активных веществ, понижающих внешний водный потенциал [3]. Для отбора *in vitro* в качестве селективных агентов, как правило, используют полиэтиленгликоль, маннит, сорбит, NaCl. Наиболее успешно в качестве фактора отбора применяется ПЭГ с молекулярной массой 6000. Полиэтиленгликоль (ПЭГ) – непроникающий осмотик, вызывает коллапс клеточных стенок и сжатие протопласта, то есть хорошо имитирует водный баланс клетки в условиях осмотического стресса [4].

В настоящее время селективные системы для отбора форм устойчивых к засухе разработаны для основных злаковых культур: пшеницы [5], риса [6], кукурузы, [7], ячменя [8]. Были получены осмоустойчивые каллусные клоны сорго [9].

Исследования по получению биотехнологическими методами зернобобовых культур устойчивых к засухе крайне ограничены. Попытки отбора соматических клеток и получения устойчивых форм бобовых были предприняты для люцерны [10]. Проведены исследования по получению методом клеточной селекции толерантных к недостатку воды растений сои [11]. В опубликованных работах показана главным образом только возможность проведения скрининга генотипов *in vitro* на устойчивость к осмотическому стрессу. Главным недостатком проведенных работ является отсутствие протоколов регенерации и данных о получении растений-регенерантов и, тем более, о взаимосвязи между осмоустойчивостью каллусов и засухоустойчивостью регенерантов.

Основным требованием для успешного использования методов клеточной селекции и

отбора толерантных клеток на селективных средах является разработка эффективных систем регенерации из отселектированных тканей и клеток растений. Отбор *in vitro* на устойчивость к осмотическому стрессу проводится, как правило, в каллусных культурах. Одним из показателей, характеризующих устойчивость генотипов к моделируемому стрессу, является скорость роста каллусных культур в селективных условиях. При этом ранее было установлено, что скорость роста и морфология каллусов на разных этапах культивирования могут претерпевать существенные изменения [12]. Это связано с тем, что получение каллусных культур само по себе является стрессовым фактором и предполагает адаптацию клеток к условиям существования *in vitro*. В результате, может изменяться и чувствительность каллусов к моделируемому *in vitro* стрессу. Существенным моментом является также тот факт, что проведение клеточной селекции, как правило, требует продолжительного культивирования тканей. Но, следствием длительного пассирования каллусов является снижение или потеря морфогенетического потенциала. При этом, все исследователи отмечают негативное влияние и селективного фактора на процессы регенерации из отселектированных каллусных культур. В результате на каллусные культуры накладывается сразу несколько стрессовых факторов влияющих на процессы морфогенеза и, в конечном счете, на регенерацию растений-регенерантов, что является ключевым моментом клеточной селекции. Так, жесткий отбор на ПЭГ в концентрации 20% (2-3 пассажа) приводил к полной потере регенерационной способности каллусов мягкой яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) [13]. После селекции каллусов кукурузы (*Zea mays* L.) на ПЭГ-6000 за пять пассажей (5 месяцев) субкультивирования в неселективных условиях было получено 80 регенерантных растений R<sub>0</sub>, причем только примерно у поло-

вины регенерантов удалось получить семена [14].

Возможности получения форм растений устойчивых к засухе могут быть существенно расширены если использовать клеточную селекцию в комплексе с получением соматоклональных вариантов. Частота появления соматоклональных вариантов, как правило, возрастает с увеличением продолжительности культивирования тканей *in vitro*. В опубликованных работах отсутствуют данные об использовании в качестве исходного материала для проведения клеточной селекции длительно пассируемых каллусных культур.

Клеточная селекция гороха на засухоустойчивость имеет важное теоретическое и практическое значение, однако ни в отечественной, ни в зарубежной литературе должного освещения не получила. Одной из главных проблем, ограничивающих применение клеточных технологий в селекции гороха, является низкая частота регенерации растений из культивируемых клеток и тканей. Поэтому, поиск путей регуляции морфогенеза является важной задачей, от решения которой зависит успешное ведение работ по клеточной селекции. В лаборатории генетики и биотехнологии ВНИИЗБК имеется существенный задел для проведения работ по клеточной селекции гороха. Разработаны методы получения длительно пассируемых каллусных тканей, сохраняющих высокий морфогенетический потенциал, включающие: стерилизацию исходного материала, условия получения первичных каллусов и длительного культивирования, составы регенерационных сред. Показана возможность получения корнесобственных регенерантных растений гороха. Получены соматоклональные варианты по массе 1000 семян, типу листа, длине стебля. Разработаны основные этапы проведения клеточной селекции *in vitro* и отбора форм гороха устойчивых к осмотическому стрессу, коррелирующему с за-

сухоустойчивостью. Установлены селективные факторы, адекватно моделирующие водный стресс *in vitro*. Определены концентрации селективных агентов для проведения отбора осмоустойчивых каллусных культур [15,16].

**Цель исследований** заключалась в установлении степени влияния осмотического стресса на процессы роста и индукции морфогенеза у длительно пассируемых каллусных тканей гороха.

#### **Материал и методика**

Материалом для изучения являлись длительно пассируемые каллусные ткани 7 перспективных генотипов гороха, относящихся к различным морфотипам: Л-190-02, Л-03-109, Фараон (белоцветковый, усатый тип), Л-135-03, Л-145-03, Темп (белоцветковый, листочковый тип), Л-02-185 (окрашенноцветковый, усатый тип).

Осмотический стресс моделировался введением в питательную среду ПЭГ-6000 в 20% концентрации. В качестве основы питательных сред использовались минеральные соли согласно протоколу MS [17], витамины согласно протоколу В5 [18], мезо-инозитол – 100,0 мг/л, глицин – 2,0 мг/л, сахароза - 30000 мг/л, агар – 6000 мг/л. Для индукции регенерационных процессов в культуре осмоустойчивых каллусов использовались различные сочетания ауксинов (НУК) и цитокининов (БАП). Для индукции ризогенеза у сформированных побегов использовалась среда, включающая минеральные соли и витамины среды В5, с уменьшенной в два раза концентрацией основных компонентов. В качестве регуляторов корнеобразования использовали НУК в концентрации 1,0-1,5 мг/л. Среды стерилизовались путем автоклавирования в течение 30 мин. при температуре 120°C.

Продолжительность пассажа составляла 45...50 суток. Культуры каллусов выращивались на свету при 16-часовом фотопериоде и освещенности 2000 лк.

### Результаты и обсуждение

Анализ результатов проведенных исследований показал, что длительно пассируемые ткани более чувствительны к осмотическому стрессу. Относительный прирост молодой (120-135 суток *in vitro*) культуры тканей на селективной среде варьировал от 5,1 до 82,4% от контроля, в длительно культивируемой культуре каллусов данный показатель был в пределах 4,9-30,9% (таблица 1). В наибольшей степени ингибирование роста длительно пассируемых каллусов было отмечено для тех

генотипов, которые характеризовались максимальной устойчивостью на ранних этапах культивирования каллусов. Так, у линии Л-135-03 прирост молодых тканей на селективных средах составлял 82,4% от контроля, с увеличением продолжительности культивирования каллусов данный показатель резко снижался и составил всего 30,9%. В то же время выделены генотипы Л-02-185 и Л-145-03 у которых чувствительность тканей к ПЭГ практически не зависела от возраста каллусных культур.

Таблица 1. - Влияние осмотического стресса на интенсивность роста разновозрастных каллусных тканей гороха

Генотип	Среда	Молодой каллус		Длительно пассируемый каллус	
		$\Delta W/W_0$	Относительная осмоустойчивость (в % к контролю)	$\Delta W/W_0$	Относительная осмоустойчивость (в % к контролю)
Темп	St	1,01		1,71	
	St + 20% ПЭГ	0,4	39,75	0,43	25,15
Л-190-02	St	2,1		1,88	
	St + 20% ПЭГ	0,74	35,24	0,38	20,2
Л-135-03	St	3,07		2,62	
	St + 20% ПЭГ	2,53	82,41	0,81	30,92
Л-145-03	St	10,2		4,22	
	St + 20% ПЭГ	1,45	14,22	0,57	13,51
Фараон	St	5,68		3,89	
	St + 20% ПЭГ	1,66	29,23	0,65	16,71
Л-02-185	St	8,45		5,07	
	St + 20% ПЭГ	0,43	5,09	0,25	4,93
Л-03-109	St	3,24		3,14	
	St + 20% ПЭГ	2,0	61,73	0,58	18,47

Примечание:  $W_0$  – начальный вес каллуса, мг;  $\Delta W$  – прирост каллуса, мг.

$\Delta W/W_0$  – относительный прирост каллуса;

Молодой каллус – время культивирования *in vitro* 120-135 суток

Длительно пассируемый каллус – время культивирования *in vitro* 1350-1400 суток

Установлена очень тесная положительная корреляция ( $r=0,86$ ) между относительной устойчивостью к осмотическому стрессу у

молодого и длительно пассируемого каллуса гороха. На основании чего можно сделать вывод о том, что относительная осмоустойчи-

вость в значительной степени контролируется генотипом. Выявлены генотипические различия по реакции на осмотический стресс. Наибольшая устойчивость как в культуре молодых, так и длительно культивируемых каллусных тканей отмечена для генотипов Темп и Л-135-03. Данные генотипы относятся к листочковому, белоцветковому морфотипу. Селекционная линия Л-02-185 (окрашенноцветковая, усатая, полукарликовая) оказалась наиболее восприимчивой к ПЭГ.

Выжившие после селекции на ПЭГ каллусы использовали для получения растений-регенерантов. Результаты наших экспериментов на горохе показали, что индукцию процессов морфогенеза и побегообразования в культуре резистентных к полиэтиленгликолю каллусов гороха целесообразнее проводить на регенерационных средах без сохранения селективного давления в три этапа.

На первом этапе отселектированные каллусы гороха культивировались на пита-

тельной среде содержащей минеральные соли среды MS, витамины среды B5, 30000 мг/л сахарозы, 100 мг/л мезо-инозитола, 6000 мг/л агара, 5,0 мг/л БАП и 2,0 мг/л НУК. Указанная среда использовалась для активизации процессов недифференцированного роста соматических клеток и нарастания массы каллусов, поскольку при культивировании на селективных средах для равномерного воздействия ПЭГ используются очень маленькие инокулюмы. Каллусы, подросшие на данной среде, для индукции органогенеза и получения растений-регенерантов переносились на среду, включающую минеральные соли MS, витамины B5, мезо-инозитол – 100,0 мг/л, глицин – 2,0 мг/л, сахароза – 30000 мг/л, агар – 6000 мг/л, БАП – 5,0 мг/л + НУК – 0,2 мг/л. Уменьшение концентрации НУК до 0,2 мг/л приостанавливало процессы неорганизованного роста каллусной ткани и способствовало формированию морфогенных структур и далее регенерации побегов (рисунок 1).



Рисунок 1. - Индукция морфогенеза в каллусной ткани гороха

Как видно из таблицы 2, длительно пассируемые каллусы гороха после селекции на ПЭГ сохраняют способность к регенерации побегов. После переноса каллусов гороха на регенерационные среды в каллусных тканях формировались морфогенные структуры и образовывались побеговые почки. В дальней-

шем, большая их часть оставалась в состоянии структур неопределенной морфологии или побегов в неразвитом состоянии. Побегов нормальной морфологии формировалось относительно мало. Период от закладки стеблевых почек в каллусных тканях до формирования побегов длиной 2-2,5 см составлял в сред-

нем 60-70 суток. При этом у всех исследованных сортов и линий в процессе культивирования не наблюдалось угнетения недифференцированного роста каллусных тканей, форми-

ровались меристематические очаги с многочисленными зачаточными почками. Регенератные побеги были получены у всех изученных морфотипов гороха.

Таблица 2. – Регенерационная способность длительно пассируемых каллусов гороха после селекции на ПЭГ

Генотип	Отбор на 20% ПЭГ			Контроль		
	Число посаженных каллусов	Доля выживших каллусов, %	Число реген-х побегов	Число посаженных каллусов	Доля выживших каллусов, %	Число реген-х побегов
Темп	30	76,7	10	30	90,0	17
Л-190-02	30	46,7	8	30	80,7	8
Л-135-03	30	60,0	10	30	96,7	29
Л-145-03	30	56,7	10	30	93,3	10
Фараон	30	46,7	4	30	93,3	26
Л-02-185	30	53,3	4	30	93,3	8
Л-03-109	30	50,0	5	30	96,7	12

На втором этапе сформировавшиеся регенератные побеги отделялись от каллуса и доращивались на среде, включающей минеральные соли MS, витамины B5, мезоинозитол – 100,0 мг/л, глицин – 2,0 мг/л, сахарозу – 30000 мг/л, агар – 6000 мг/л, БАП – 1,0 мг/л + ИМК – 0,2 мг/л.

Третий этап заключался в индукции процессов ризогенеза у регенератных побегов. Индукцию ризогенеза осуществляли в условиях *in vitro* на питательных средах. Хорошо сформированные регенератные побеги длиной 4-4,5 см срезались обязательно под

последним листовым узлом. Срез проводился под углом 45° к оси побега. Побеги, пересаженные на среду для укоренения, примерно через две–три недели культивирования формировали зачаточные корешки. Процессы ризогенеза наблюдались практически у всех изученных генотипов. Несмотря на достаточно высокую эффективность ризогенеза (таблица 3), процесс формирования корней имел специфический характер.

Таблица 3. – Эффективность ризогенеза (%) у регенератных побегов гороха, полученных из длительно пассируемых каллусов после селекции на средах с ПЭГ-6000

Генотип	Отбор на 20% ПЭГ			Контроль		
	Число побегов	Число побегов с корнями	Эффективность ризогенеза, %	Число побегов	Число побегов с корнями	Эффективность ризогенеза, %
Темп	10	2	20,0	17	5	29,4
Л-190-02	8	3	37,5	8	1	12,5
Л-135-03	10	3	30,0	29	7	24,1
Л-145-03	10	1	10,0	10	2	20,0
Фараон	4	1	25,0	26	3	11,5
Л-02-185	4	1	25,0	8	0	0
Л-03-109	5	0	0	12	0	0

У гороха, как у двудольного растения, в норме формируется стержневая сильно разветвленная корневая система. У регенерантных побегов *in vitro* наблюдалось образование мочковатой корневой системы. В большинстве случаев основание регенерантного побега, погруженного в ризогенную среду, разрасталось и корни формировались из этой разросшейся базальной части. Образовывалась мочка, состоящая из 10-20 корней на побег, длина которых составляла 2-4 см. Корни были тонкие, слабо растущие. Образование подобного типа корней негативно сказывалось на дальнейшей адаптации растений к почвенным условиям. Только единичные регенерантные побеги имели нормально развитые корни.

### Выводы

1. Длительно пассируемые каллусные ткани гороха могут быть использованы в качестве исходного материала при проведении клеточной селекции на устойчивость к осмотическому стрессу. Показано, что длительно пассируемые ткани гороха более чувствительны к осмотическому стрессу. Выявлены существенные различия между генотипами по способности их тканей к росту на селективных средах содержащих полиэтиленгликоль.

2. Длительно культивируемые каллусы перспективных генотипов гороха, прошедшие отбор в селективных системах с ПЭГ, сохраняют способность к морфогенезу и регенерации из них побегов. Не установлена взаимосвязь между способностью к морфогенезу побегов и морфотипом исследуемых генотипов.

3. Для оценки *in vitro* устойчивости генотипов гороха к водному дефициту целесообразно использовать сумму таких показателей как относительный прирост каллусов на селективных средах и способность к индукции морфогенеза побегов. По данным показателям среди изученных длительно пассируемых генотипов выделена белоцветковая, листочковая линия Л-135-03.

### Литература

1. Чекалин Е.И., Кондыков И.В., Амелин А.В. Устойчивость гороха посевного и полевого к экстремальным факторам погоды // Новые сорта с.-х. культур – основная часть инновационных технологий в растениеводстве. – Орел, 2011.-С.297-304.
2. Жученко А.А. Адаптивная стратегия устойчивости развития сельского хозяйства России в XXI столетии. Теория и практика.-М., 2009-2011.-т.1.-С.503-578.
3. Долгих Ю.И. Результаты и перспективы использования клеточной селекции для создания перспективных форм растений // Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и ветеринарии. – М., 2004. – С.114-115.
4. Аль-Холани Х.А., Долгих Ю.И. Сравнение эффективности селективных систем с маннитом и полиэтиленгликолем для отбора засухоустойчивых растений кукурузы // Биология клеток растений *in vitro* и биотехнология. – М., ИД ФБК-Пресс, 2008. – С.18-19.
5. Тучин С.В. Моделирование стресса обезвоживания в культуре изолированных тканей пшеницы и его биологические последствия // Автореферат докторской диссертации. М., 2000.- 46 с.
6. Белянская С.Л., Шамина З.Б., Кучеренко Л.А. Морфогенез в клонах риса, резистентных к стрессовым факторам//Физиология растений, 1994. – Т.41, №4. – С.573-577.
7. Аль-Холани Х.А.М. Получение стресс-толерантных растений кукурузы методом клеточной селекции // Автореф. дисс. к.б.н., -М., 2010.- 24с.
8. Широких И.Г. и др. Физиолого-биохимические показатели и продуктивность растений ячменя, регенерированных из каллуса в селективных системах // Доклады РАСХН, 2011.-№2.-С.6-9.
9. Smith R.H., Bhaskahan S., Miller F.R. Screening for drought tolerance in Sorghum using cell culture//IN VITRO Cell Develop. Biology, 1985. – V.21, No.10. – P.541-545.
10. Ермакова Е.Г., Шарапов Н.В., Мазин В.В. Создание генотипов люцерны с повышенной устойчивостью к абиотическим стрессам // Актуальные проблемы биотехнологии в растениеводстве, животноводстве и ветеринарии. – М.,1996. – С.27.
11. Sakthivelu G. and al. Drought-induced alterations in growth, osmotic potential and *in vitro* regeneration of soybean cultivars // Gen. Appl. Plant Physiology, 2008.- V.34 (1-2).- P.103-112.
12. Кунах В.А. Особенности культуры изолированных тканей растений как клеточной популяции в связи с перспективой применения ее в генетике и селекции // Экспериментальная генетика растений. – Киев: Наукова Думка, 1977. - С.112-123.
13. Тучин С.В, Дьячук П.А. Получение засухоустойчивых форм пшеницы одноступенчатым отбором каллус-

ных культур // Сельскохозяйственная биология.- 1994.- №.5. – С.21-23.

14. Долгих Ю.И., Ларина С.М., Шамина З.Б., Пустовойтова Т.Н. Засухоустойчивость растений кукурузы, полученных из устойчивых к осмотическому действию полиэтиленгликоля клеточных линий // Физиология растений.- 1994. – Т.42, №6. – С.853-858.

15. Соболева Г.В. Регенерация растений гороха (*Pisum sativum* L.) в культуре соматических тканей, резистентных к осмотическому стрессу// Ученые записки Орловского государственного университета. – Орел, 2010.- №2.-С.254-258.

16. Соболева Г.В. и др. Метод клеточной селекции гороха на устойчивость к абиотическим факторам среды. Методические рекомендации. – М., 2011.- 24с.

17. Murashige N., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // *Physiol. Plant.* – 1962. –V.15. – No.13. – P.473-497.

18. Gamborg O.L., Constabel F., Shyluk I.P. Organogenesis in callus from shoot apical of *Pisum sativum* L. // *Physiologia Plantarum.* – 1974. – V.30. – P.125-128.

## INFLUENCE OF OSMOTIC STRESS ON PROCESSES OF GROWTH AND MORPHOGENESIS IN LONG-TERM CALLUS CULTURES OF PEA (*PISUM SATIVUM* L.).

G.V. SOBOLEVA

The All-Russia Research Institute  
of Legumes and Groat Crops

*Possibility of long-term callus culture usage for testing of resistance to osmotic stress and selection of resistant lines was studied. Analysis of calli growth and shoots regeneration on media with PEG was conducted. It was established that long-term callus tissues were more susceptible to osmotic stress.*

**Key words:** *Pisum sativum* L, osmotic stress, callus, polyethylene glycol, morphogenesis.

УДК 635.656:631.527

### ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МОРФОТИПА ЛЮПИНОИД В СЕЛЕКЦИИ ГОРОХА

**И.В. КОНДЫКОВ**, кандидат сельскохозяйственных наук,

**В.Н. УВАРОВ**, кандидат сельскохозяйственных наук,

**Н.А. БУТРИМОВА**, аспирант

ГНУ ВНИИ зернобобовых и крупяных культур

**Н.Н. КОНДЫКОВА**, кандидат сельскохозяйственных наук

ФГБОУ ВПО Орловский Государственный университет

*Проведено изучение 21 генотипов гороха оригинального детерминантного морфотипа люпиноид в сравнении с районированными зерновыми стандартами и родительскими формами. Выявлены особенности архитектоники репродуктивной зоны люпиноидов. Свои преимущества по урожайности и технологичности люпиноиды могут проявлять в условиях избыточного увлажнения, что необходимо учитывать при разработке векторов селекции таких форм и определения возможного ареала их распространения. В коллекции образцов люпиноидного типа выделены доноры и источники хозяйственно ценных признаков. Созданы новые рекомбинантные генотипы, перспективные для селекции высокопродуктивных, технологичных сортов гороха нового поколения.*

**Ключевые слова:** *горох, селекция, люпиноид, апикальное соцветие, урожайность, доноры, источники, хозяйственно ценные признаки, рекомбинантные генотипы.*

Устранение таких негативных характеристик культуры гороха как растянутый репродуктивный период, склонность к израстанию, совпадение вегетативной и репродуктив-

ной фаз развития, неравномерность созревания стало возможным после выявления в геноме вида *Pisum sativum* L. мутаций детерминантного типа роста стебля (ДТР). Различные