

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОГРЕССИВНОЙ СЕЛЕКЦИИ *Pisum sativum L.*

ОБЗОРНАЯ СТАТЬЯ

А.Н. ЗЕЛЕНОВ, доктор сельскохозяйственных наук, ORCID ID 0000-0001-6909-0161

А.А. ЗЕЛЕНОВ*, кандидат сельскохозяйственных наук, ORCID ID 0000-0003-4544-7845

ФГБНУ ФНЦ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР

*ООО «ПЛАСТИЛИН», Москва

E-mail: Zelenov-a-a@yandex.ru

В настоящей работе переломные этапы прогрессивной селекции гороха обозначены как селекционные поколения. Первое представлено длинностебельными, полегающими листочковыми сортами. Переход на короткостебельность листочковых сортов второго поколения вдвое увеличил семенную продуктивность и несколько снизил полегаемость. Усатые сорта третьего поколения обеспечили относительную устойчивость ценоза, но биологически стебель остался лианообразным. Все преобразования прошли путём повышения до биологически возможного предела $K_{хоз}$ при неизменном уровне биоэнергетического потенциала, который в первом приближении оценивается величиной общей биомассы.

Дальнейший прогресс осуществляется за счёт вовлечения в селекцию форм гороха с предковыми признаками, архитектура листа и фотосинтетический потенциал которых контролируется двумя супергенами: хамелеон (*af uni^{iac}*), рассечённолисточковая (*af tac^A*), многократно непарноперистая (*af tl^W*). Однако, они недостаточно устойчивы к полеганию. Допущенные к использованию в России сорта морфотипа хамелеон Спартак и Ягуар представляют четвертое селекционное поколение.

Радикальное преобразование *Pisum L.* следует ожидать от неотенической, филогенетически гетерофилльной формы Трифоль, с использованием которой уже получены высокопродуктивные, неполегающие линии. Принимая во внимание синтению *Medicago Truncatula* с геномом гороха и наличие у него ряда сходных признаков, высказано предположение о происхождении *Pisum L.* от одного из представителей *Medicago L.*

Ключевые слова: горох, филогенез, неотения, биоэнергетический потенциал, прогрессивная селекция, морфотип, сорта.

Для цитирования: Зеленов А.Н., Зеленов А.А. Филогенетические аспекты прогрессивной селекции *Pisum sativum L.* Обзорная статья. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2024; 2(50):11-19. DOI: 10.24412/2309-348X-2024-2-11-19

PHYLOGENETIC ASPECTS OF PROGRESSIVE BREEDING *Pisum sativum L.* REVIEW ARTICLE

A.N. Zelenov, A.A. Zelenov*

FSBSI FEDERAL SCIENTIFIC CENTER OF LEGUMES AND GROAT CROPS

*ООО «PLASTILIN», Moscow

Abstract: In this paper, the turning points of progressive pea breeding are designated as breeding generations. The first is represented by long-stemmed, lodging leafy varieties. Switching to short-stemmed leafy varieties of the second generation doubled seed production and slightly reduced lodging. Third-generation tendrill varieties provided relative cenosis stability, but

biologically the stem remained liana-like. All transformations took place by increasing to the biologically possible limit of harvest index at the same level of bioenergy potential, which in the first approximation is estimated by the value of total biomass.

Further progress is being made by involving in breeding pea forms with ancestral traits whose leaf architectonics and photosynthetic potential are controlled by two supergenes: chameleon (af uni^{tac}), dissected leaflet (af tac^A), multipinnate (af tl^W). However, they are not resistant enough to lodging. The chameleon morphotype varieties Spartak and Jaguar, approved for use in Russia, represent the fourth breeding generation.

A radical transformation of Pisum L. should be expected from the neotenic, phylogenetically heterophyllic form Trifol, with the use of which highly productive, non-lodging lines have already been obtained. Taking into account the synteny of Medicago Truncatula with the pea genome and the presence of a number of similar characters in it, it has been suggested that Pisum L. originated from one of the representatives of Medicago L.

Keywords: pea, phylogeny, neoteny, bioenergy potential, progressive breeding, morphotype, varieties.

«Настоящее своим существованием обязано прошлому, и часто можно проследить поразительные связи сквозь горы времени, [...] преемственность между климатами и ландшафтами разных эпох. А осознав, что так было в прошлом, мы начинаем думать о будущем...».

А.А. Гангнус «Через горы времени», 1973

Сформулированный Н.И. Вавиловым более ста лет назад (1920) *Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости* стал эффективным руководством по поиску, мобилизации и использованию генетических ресурсов для селекции. При этом великий биолог обратил внимание на «глубокую эволюционную сущность сходства наследственной изменчивости у родственных организмов. Всеобщность этого явления определяется прежде всего генетическим единством эволюционного процесса и происхождения, родством». Отражение этого Закона проявляется во вновь обнаруженных признаках предковых форм, которые способствовали прогрессу современных сортов.

Прогресс в селекции определяется прежде всего увеличением продуктивности. Для этого «если исходить из того, что человек был уже вторым после природы селекционером, то не следует ли с учётом современных потребностей и возможностей тщательно проанализировать все варианты не только искусственного, но и естественного отбора растений» (А.А. Жученко, 2009).

Детальное исследование результатов искусственного отбора в селекции гороха провели физиологи ФНЦ зернобобовых и крупяных культур и выявили переломные этапы эволюционного развития в культуре [1, 2]. Эти этапы были увязаны со временем создания сортов: 1930-1940, 1960-1970, 1980-1990. В литературе, начиная, пожалуй, с выдающегося для послевоенного времени сорта Рамонский 77, вновь созданные сорта часто стали обозначать просто «сортами нового поколения». В последующем ни один из них не «постарел».

Для большей определенности предлагаем, как это принято в технике, классифицировать поколения создаваемых сортов гороха в хронологическом порядке в соответствии с их биологическими и хозяйственными характеристиками. Отправной («нулевой») точкой отсчёта поколений считаем возделывавшиеся в России ещё в самом начале прошлого века сорта народной селекции: белый, серый, крупносемянный, мелкосемянный, скороспелый, «пучковый», «тычковый», «сахарный», «ползунок» (Л.И. Говоров, 1937).

Сорта гороха **первого селекционного поколения** создавали, в основном, в первой половине XX столетия. Стебель длинный: в условиях Среднерусской лесостепи 90-140 см, полегающий. Листья листочковые («обычные»). Соцветия 1-2 цветковые. Максимальная урожайность семян порядка 30 ц/га. В опытах ФНЦ ЗБК уборочный индекс ($K_{хоз}$) составлял

25-30%. Уборка двухфазная: скашивание, затем подбор и обмолот валков. Сорты: Капитал (Швеция); Рамонский 77, Красноуфимский 70, пелюшка Малиновка (СССР, Россия); Уладовский 303, Неосыпающийся 1 (СССР, Украина).

Сорта **второго селекционного поколения** отличаются укороченным до 60-70 см стеблем, контролируемым аллелем *le*. Благодаря этому, повысилась устойчивость растений к полеганию. Они стали пригодными для прямого комбайнирования. $K_{хоз}$ увеличился до 45-50%, а максимальная урожайность возросла до 60 ц/га. Листья листочковые. Сорты: Орловчанин, Темп, Флагман (детерминантный – *deh*), укосная пелюшка Зарянка (СССР, Россия); Смарагд (Чехия), Флаванда (Нидерланды).

Сорта **третьего селекционного поколения** характеризуются усатым типом листа, контролируемым аллелем *af*, и короткостебельностью (*le*). Сцепленные развитыми усиками растения в большинстве случаев не полегают до самой уборки. Однако, лианообразная жизненная форма стебля все же сохраняется. Коллекционные образцы за долгие годы пересева без отбора усиливают склонность к полеганию. В связи с активным продукционным процессом, несмотря на сократившуюся ассимиляционную поверхность, по урожайности семян усатые сорта не уступают листочковым второго поколения. Однако, их $K_{хоз}$ достигал 55-65% [3]. Сорты: Орлус, Батрак (*deh*), Флагман 5 (*deh*), Мультик, Таловец 70, усатые пелюшки Алла, Флора (СССР, Россия); Норд, Фараон (Россия, Украина); Мадонна (Германия), Вельвет (Чехия), Рокет (Дания).

Прогресс в селекции на увеличение семенной продуктивности сортов первых трех селекционных поколений проходил путем совершенствования морфофизиологической структуры растения и перераспределения донорно-акцепторных отношений за счет увеличения использования семенами элементов питания и повышения $K_{хоз}$, который достиг биологически возможного предела. Но при этом *величина общей биомассы растения (биоэнергетического потенциала) не изменилась*.

Рост урожайного потенциала сопровождался ослаблением устойчивости к биологическим и абиотическим стрессорам и снижением массовой доли белка в семенах [4, 5]. Отмечено, что «высокий индекс урожая [...] обычно снижает экологическую устойчивость растений» вследствие того, что «в процессе селекции человек изменил направление ассимилятов, направив их значительную часть на формирование урожая, [...] в результате чего значительно сократился биоэнергетический потенциал защитно-компенсаторных реакций культурных растений» (А.А. Жученко, 2009).

Поэтому в разработанной А.А. Жученко системе адаптивной селекции при моделировании перспективных сортов сельскохозяйственных культур величина уборочного индекса должна оставлять место для формирования адаптивного потенциала, реализуемого путем фотосинтеза за счет даровой солнечной энергии. Критерием селекционного прогресса должно быть увеличение биоэнергетического потенциала растения в целом.

Таким требованиям соответствует гетерофильная форма *хамелеон*, представляющая **четвертое селекционное поколение** гороха. Гетерофиллия у неё обусловлена рецессивным эпистазом аллеля *af* по отношению к аллелю усиковой акации *uni^{itac}* при высокой концентрации продуктов ассимиляции в конусе нарастания стебля. В связи с удвоением числа функционирующих генов все хлорофилл-содержащие органы превосходят листочковые и усатые формы по концентрации пигментов и по фотохимической активности хлоропластов.

В условиях интенсивной агротехнологии они превышают другие морфотипы по общей биомассе и урожайности семян при меньшем уборочном индексе. Так, в опытах 2020-2022 гг. средняя урожайность листочковых сортов составила 37,5 ц/га, усатых – 39,2, хамелеонов – 43,9 ц/га. $K_{хоз}$, соответственно, был равен 44,2; 47,8 и 41,0%. Вследствие этого растения морфотипа хамелеон, в целом, отличаются повышенной стрессоустойчивостью, а также накапливают больше белка в семенах [6, 7]. В Российской Федерации допущены к использованию созданные в ФНИЦ ЗБК сорта Спартак (совместно с Орловским госагроуниверситетом им Н.В. Парахина) и Ягуар. Их максимальная урожайность семян в госиспытании превышает 65 ц/га.

В настоящее время селекционеры работают над созданием сортов гороха как второго, так и третьего и четвёртого поколений. Их принадлежность к тому или иному поколению сроками создания не определяется. Так, в ФНЦ ЗБК в 2005 г. одновременно были созданы и переданы на государственное испытание листочковый сорт второго поколения Темп, усатый сорт третьего поколения Фараон и сорт четвертого поколения Спартак. В итоге все три сорта нашли свою агроэкологическую нишу, успешно прошли госиспытание и были допущены к использованию.

В поиске дальнейшего прогресса наше внимание было обращено на выбор типа листа с эффективно функционирующим фотосинтезом. В.Л. Комаров высоко оценивал достоинства листьев из семейства бобовых. «От листа плауновых до листа гороха пройден сложный и долгий путь, приведший к выработке прекрасного, пластичного, сообразно условиям среды, аппарата фотосинтеза; фотосинтез же, как известно, – это главный физиологический процесс зелёных растений» (В.Л. Комаров, 1961).

Р. Aré (1994) считает, что в нынешнее время глобального потепления с повышением углекислоты в воздухе перспективу имеют растения с C_3 – фотосинтезом, в том числе и горох, 9/10 продолжительности эволюции которых прошла в условиях 10-кратной концентрации CO_2 . Поэтому необходимый для современного прогресса материал целесообразно искать в предковых формах.

Бельгийский палеонтолог Луи Долло сформулировал *Закон о необратимости эволюции* (1893), согласно которому при повторении условий прошлого предковые формы не возникнут вновь. Но российский исследователь П.П. Сушкин показал (1915), что возможен возврат (реверсия) отдельных предковых признаков [8:358-359]. В современной литературе повторное появление предкового признака чаще обозначается как *рекапитуляция*.

Сложный и долгий путь эволюции листа гороха, вообще говоря, можно проследить при сопоставлении современных видов и предковых ископаемых остатков. Но из-за неполноты палеоботанического материала это составляет большую трудность, на что обратил внимание ещё Чарльз Дарвин (1952:333): «я смотрю на геологическую летопись, как на историю мира, не вполне сохранившуюся, написанную на изменившемся наречии, – историю, из которой у нас имеется только один последний том, относящийся к двум или трём странам: от этого тома сохранилась лишь там и сям краткая глава, и от каждой страницы уцелело местами только по несколько строчек».

Поэтому «при отсутствии очевидности правилом мудрого должна быть наибольшая вероятность». Этим советом древнеримского философа и государственного деятеля Цицерона (I век до н.э.) воспользовался А.Л. Тахтаджян в работе над книгой «Происхождение и расселение цветковых растений» [9]. Не претендуя на исключительность, авторы этого обзора в меру своей компетентности использовали правило Цицерона при установлении гомологии рекапитулянтных признаков с предковыми.

Рассечённолисточковая форма гороха возникла спонтанно в посеве детерминантного (*deh*), усатого сорта Батрак. В отличие от формы хамелеон, ее архитектура листа контролируется *комплементарным* взаимодействием аллеля *af* и аллеля усиковой акации *tac^A*. Рассечённолисточковые растения гомофильны. Полагаем, что гены *Tac^A* и *Uni^{tac}* идентичны, а их фенотипическое проявление в гетерозиготе определяется эффектом положения [10].

В работах по расшифровке генома гороха отмечена «заметная синтения с геномами винограда, папайи и тополя. По А.Л. Тахтаджиану [8] бобоцветные и виноградные происходят от общего предка камнеломковых (*Saxifragales*), обладающего рассечённым листом. На каком-то этапе эволюции после дивергенции этот признак перешел в скрытое состояние, но сохранился в генетической «памяти» предшественников пока, спустя около 70 миллионов лет и пройдя огромный путь от тропиков Северной Америки (родина и виноградных и бобовых) до Орловской области России, не появился в селекционном поле ФНЦ ЗБК. Таким образом, в 2002 г. нашей эры в сорте Батрак произошла не *мутация*, как думали раньше, а *рекапитуляция* гена *Tac^A*.

В процессе эволюции «отбираются не признаки, а их комплексы; контролируются не гены, а генные комплексы» [11:234].

В генетической «памяти» рассечёнолисточковой формы наряду с архитектоникой листа сохранилась потребность в ярком солнечном свете, которую они унаследовали от предков винограда, обитавшими «на открытых солнечных местах в виде кустарников; начиная с эоцена, климат становился все более влажным, и на земле лесной ландшафт стал господствующим; предки винограда попали в лесную обстановку, но световая природа растения способствовала выходу на освещенную крышу леса; виноград стал лианой» [12:330].

В наших опытах с нормами высева наиболее высокую урожайность рассечёнолисточковые образцы показали в разреженном (0,9 млн. всхожих семян на га) посеве. Благодаря увеличению освещённости в ценозе и росту интенсивности фотосинтеза, уменьшение числа растений на единицу площади было с избытком компенсировано повышением семенной продуктивности. Точно так же рассечёнолисточковые растения реагируют на увеличение освещённости в смешанном с усатым компонентом посевах (А.А. Зеленев и др., 2015).

Высокая специализация рассечёнолисточковой формы, как и *Pisum L.* в целом, отражается и в безуспешных попытках сформировать неполегающий стебель селекционными методами.

Рассечёнолисточковые линии превосходят другие морфотипы по интенсивности фотосинтеза (В.И. Панарина, 2011), другим фотосинтетическим показателям [10] и формируют биомассу на 11-50% превосходящую высокоурожайный листочковый сорт Орловчанин при меньшем $K_{хоз}$. Поэтому доля и абсолютное количество биологической энергии, приходящейся на защитно-компенсаторные реакции у них выше. Причём для этого рассечёнолисточковые растения используют обладающие относительно низкой энергетической «ценой» такие универсальные элементы антиоксидантной неспецифической устойчивости к биологическим и абиотическим стрессорам как каталаза, пероксидаза, аскорбиновая кислота, каротиноиды (А.А. Зеленев и др., 2015).

Селекционные линии рассечёнолисточкового морфотипа, как и форма хамелеон, в полной мере реализуют свой урожайный потенциал лишь при интенсивной и высокой агротехнологии. В благоприятном по погодным условиям 2022 году в НПО «Бетагран-Семена» (Орловская область) урожай семян у линии Рас-1098/8 составил 65,8 ц/га, у сорта Спартак (хамелеон) – 63,6 ц/га; стандартный усатый сорт Гамбит показал 52,8 ц/га. Рассечёнолисточковая линия Рас-1098/8, обладающая высокими показателями неспецифической устойчивости, проявила повышенную устойчивость к мучнистой росе, корневым гнилям и ржавчине.

Представленные данные свидетельствуют о перспективности рассечёнолисточкового морфотипа для адаптивной селекции гороха. На высоком агрофоне линии от сложного внутриморфного скрещивания [(хамелеон x хамелеон) x (хамелеон x хамелеон)] становятся полностью усатыми; аллель *uni^{ta}c* блокируется, на фотосинтез «работает» только аллель *af*. Это лимитирует урожайный потенциал формы хамелеон. У рассечёнолисточковой формы такого запрета нет (А.Н. Зеленев, А.А. Зеленев, 2022).

Выявленная в середине прошлого века в результате скрещивания усатого (*af*) и акациевидного (*tl^w*) генотипов *многократно непарнопериная форма* имеет более древнее по сравнению с рассечёнолисточковой происхождение. Подобными листьями обладали настоящие и семенные папоротники около 300 миллионов лет назад господствовавшие во флоре каменноугольного периода (карбона). От семенных папоротников по мнению А.Л. Тахтаджяна [9] произошли цветковые растения.

По показателям фотосинтеза растения многократно непарнопериного морфотипа близки к рассечёнолисточковым, но формируют биомассу в 1,5-2,0 раза превосходящую листочковый стандарт Орловчанин. Однако по урожаю семян они значительно уступают другим морфотипам, особенно в годы с дефицитом влаги. Предполагается, что это составляет генетическую «память» о тёплом и влажном климате карбона с большой

облачностью и высокой концентрацией углекислоты в воздухе. Растительность тогда была представлена мощными древесными формами хвощей, плаунов, настоящих и семенных папоротников, гингковых и других видов, достигавших до 30 м высоты. Среди папоротников были и лианообразные формы (В.Л. Комаров, 1961; А.А. Гангус, 1973).

Биологические особенности многократно непарноперистой формы гороха изучены недостаточно, и в селекционном отношении она проработана слабо. Известно о высокой интенсивности фотосинтеза, высокой продуктивности биомассы; повышенной массовой доле протеина в семенах с высоким содержанием незаменимых аминокислот в нем; иммунитете растений к мучнистой росе (А.Н. Зеленов и др., 2014); повышенной устойчивости ряда линий к осмотическому и водному стрессу (Г.В. Соболева и др., 2018). Недостатком является слабая устойчивость стебля к полеганию при отсутствии усиков.

В Новосибирском Институте цитологии и генетики в результате комбинации аллелей tl^w и обнаруженного там $ins2$ выявлен рекапитулянт с характерными для Мимозовых и Цезальпиниевых *дважды перистыми листьями без усиков* [13]. По данным В.Sharma (1981) генотип подобной архитектоники листа определяется взаимодействием трех аллелей: $tl\ tac\ af$. tac – предложенное Барламом Шарма первоначальное обозначение аллеля uni^{tac} .

Дважды перистая форма без усиков с генотипом $tl^w\ uni^{tac}\ af$, обозначенная В – агримут, выделена нами в ходе перманентного формообразования детерминантной (deh) усатой линии Ус.-93-1378. Рекапитулянт В – агримут и созданные на его основе селекционные линии с таким же типом листа отличаются высокой массовой долей протеина в семенах, но сильно полегли и по семенной продуктивности преимущества не имели, хотя по биомассе превышали исходную форму.

В результате гибридизации многократно непарноперистой линии Пап-485-4 с рассечённолисточковым рекапитулянтом получена *дважды перистая с рассечёнными листочками и усиками* форма А – агримут ($tl^w\ tac^A\ af$). Усики у этой формы короткие, стебель полегает, и в селекционном процесс она пока не включена (А.Н. Зеленов и др., 2014).

На появление рекапитулянтов как в эмбриональном, так и во взрослом состоянии организма обратил внимание еще Ч. Дарвин (1952:413-421). Детальные исследования в этом направлении провел Ф. Мюллер, и на их основании Э. Геккель в 1872 г. сформулировал «основной биогенетический закон»: «онтогенез есть краткое повторение (рекапитуляция) филогенеза», а «филогенез есть механическая причина онтогенеза» [8:316-317].

Рекапитуляции свидетельствуют о происхождении эволюции путем *надставок*. По И.И. Шмальгаузену надставки в наибольшей степени обеспечивают целостность онтогенеза в эволюции. «Как в атоме заполнение вышележащих электронных уровней следует лишь после насыщения нижележащих». Надставки удлиняют онтогенез. Одним из механизмов противодействия этому является эмбрионизация. У животных в форме личиночной или внутриутробной фазы. У растений ненужный орган переводится в потенциальное, скрытое состояние на уровне ДНК, которое может длиться миллионы лет.

Формирование архитектоники листа в ходе эволюции, как отражение «основного биогенетического закона» Мюллера-Геккеля, в определенной степени представлено филогенетически гетерофильной формой гороха *Трифоль*, которая создана в результате взаимодействия аллелей $tl^w\ uni^{tac}\ af$ [14]. В отличие от дважды перистой без усиков формы, в данном случае направляющую роль в изменчивости, по-видимому, сыграл аллель редукции прилистников st многократно непарноперистого компонента скрещивания II-143.

В первой публикации с описанием формы Трифоль не приняты во внимание листья первых трех нижних узлов. А они-то в первую очередь иллюстрируют восторженную характеристику В.Л. Комарова листьев гороха: «от листа плауновых ...». Полагаем, чешуйчатые «низовые» листья первого и второго узлов рекапитулируют линейношиловидные листья морфотипов гороха.

На третьем узле располагается один или пара простых листьев с характерной для Гингко билоба выемкой на вершине листа. Гингковые в эволюции произошли позже плауновых.

Выше по стеблю формируются уже описанные нами «настоящие» сложные листья. Мы представляем, что сложный лист контролируется *супергеном*, т.е. блоком возникших путем дубликаций сцепленных генов, передающихся потомству вместе. Тройчатые листья Трифоля контролируются таким супергеном.

Расшифровка геномов видов бобовых с тройчатыми листьями: *Medicago truncatula* (люцерна), *Lotus japonicus* (лядвенец), *Glycine max* (соя) показала их синтению с геномом гороха. Наибольшее число ортологов отмечено у *M. truncatula* [15]. С этим видом мы не знакомы, но тройчатый лист Трифоля со срединным листочком на длинном черешке соответствует листу люцерны посевной (синей) – *M. sativa* L.

Центр происхождения *Pisum* L. находится в Передней Азии. *M. sativa* L. возникла в Среднеазиатском генцентре, и «как культурное растение начала свой триумфальный путь от Монголии, через оазисы Центральной и Средней Азии в Переднюю Азию и далее в Средиземноморье» [12:658]. Характеризуя Переднеазиатский генцентр, Н.И. Вавилов обратил внимание: «по ряду родов, как *Medicago* [...] здесь развернут могучий видообразовательный процесс, и, по-видимому, фаза образования видов продолжается и до сих пор» (1987).

П.М. Жуковский также отметил, что «в диком состоянии *M. sativa* весьма полиморфен», имеет $2n=16$, легко полиплоидизируется, но также легко происходит деплоидизация тетраплоидов, что свидетельствует об их несбалансированности. У некоторых географических разновидностей люцерны посевной листья 5-листочковые [12:657].

В связи с изложенным, вполне вероятно, что ближайшим предком *Pisum* L. был неспециализированный, 5-листочковый, диплоидный ($2n=16$) с двумя негомологичными акроцентрическими (одноплечими) хромосомами, которые путем робертсоновского процесса, [16:562] слились в области центромеры в одну метацентрическую (двуплечую), представитель рода *Medicago* L. После произошедших преобразований вновь сформировавшаяся 14-хромосомная форма стала основателем рода *Pisum* L. и других родов трибы *Viciae*. На схеме предполагаемого происхождения *Pisum* L. Р.Х. Макашева обозначила эту гипотетическую форму как *предок Vavilovia* (1979:136).

У формы Трифоль выше тройчатых на двух узлах расположены 5-листочковые листья. На этом ярусе образовались первые цветки и плоды. Цветение и плодоношение продолжилось в пазухах последующих узлов с листьями типа усиковой акации: две пары листочков, субапикальная пара усиков и апикальный листочек. С таким набором листьев «вернисаж» закончился.

Переход организма к более ранней по сравнению с предками фазе генеративного развития называется *неотенией*. «Эволюционное значение неотении объясняется тем, что неотенические формы, освободившись от груза специализированных взрослых стадий предков, подвергаются тем самым упрощению и деспециализации, [...] что несомненно расширяет возможности эволюции в новых направлениях, [...] в то время как генотип сохраняет свою сложность. Для дальнейшей прогрессивной эволюции неотенической формы это сохранение генотипа имеет решающее значение [9:13-15].

Ярким подтверждением сказанного служит, в частности, обоснованная А.Л. Тахтаджяном гипотеза о происхождении цветковых от семенных папоротников: «возникновение простых и цельных листьев примитивных цветковых растений из сложнорасчлененных листьев семенных папоротников могло произойти лишь в результате сильного упрощения, вызванного остановкой на ранней, ювенильной стадии развития» (А.Л. Тахтаджян, 1954).

Изучение генетических особенностей формы Трифоль показало рецессивное моногенное наследование филогенетической гетерофиллии. В F_1 комбинации Рас-9/16 (рассеченнолисточковый) x Трифоль все растения были *листочковые*. В F_1 ТМ-06-452 (хамелеон) x Трифоль все растения были *усатые*. Доминирование *Af* обусловлено эффектом положения *Uni^{fac}*.

В F₂ ТМ-06-452 х Трифоль выделилась уникальная форма *Кентавр*. На её стебле выше низовых листьев расположены пять узлов с тройчатыми листьями. Ещё выше на всех узлах все листья усато-редколисточковые. Создается впечатление прививки верхушки растения хамелеона на стебель Трифоля, что ассоциируется с мифическим конем, увенченным торсом и головой человека.

Стебель Кентавра достигает длины 120 см, слабо зиг-загообразный, 4-гранный, *ветвистый* с пятью продуктивными ветвями, жесткий, *неполегающий*. В 2023 г. на главном стебле и ветвях сформировалось 39 бобов со 173 среднелкими, желтыми, морщинистыми семенами.

Высокой семенной продуктивностью отличились также среднестебельные (около 100 см) растения с таким же, как у Кентавра, неполегающим стеблем, но отличающиеся только одним узлом с тройчатым листом. Верхние листья усато-редколисточковые. На этих растениях образовалось от 20 до 44 бобов с 86-176 средними, шаровидными, гладкими, светло-желтыми семенами.

Таким образом, благодаря неотении, удалось преодолеть наиболее трудный в селекции гороха биологический запрет на неполегаемость стебля. При этом следует учитывать, что «изменение жизненной формы растения неизбежно ведет к изменению других признаков вида, к превращению его в конечном итоге в другой вид или даже таксон более высокого ранга» (А.П. Хохряков, 1975).

В прогрессивной селекции необходимо предвидеть будущие признаки и свойства перспективных форм и обладать методами их выявления. «Прогнозирование эволюции будет возможно тогда, когда мы узнаем, какие из признаков предковых форм не проявляются у данного вида, ввиду блокирования существующих (но нефункционирующих) реализованных потенциалов, и какие потенциалы полностью утеряны в процессе эволюции» [11:240]. Однако, в работе с неотеническими формами прогноз может быть затруднен возникновением непредсказуемых потенциалов.

Итак, в настоящем исследовании с акцентом на роль листа, как основного фотосинтезирующего органа растения, определяющего его биоэнергетический потенциал, очерчены основные этапы прогрессивной селекции гороха, в результате которой урожайность семян за время научной селекции увеличилась в 3-4 раза, до 60-70 ц/га. Показан фотосинтетический потенциал листьев предковых рекапитулянтов для использования в прогрессивной селекции. Неотеническая форма Трифоль открывает новые возможности.

Литература

1. Новикова Н.Е., Лаханов А.П., Амелин А.В. Физиологические изменения в растениях гороха в процессе длительной селекции на семенную продуктивность // Доклады ВАСХНИЛ, – 1989. – № 9:16-19.
2. Амелин А.В. Физиологические основы селекции гороха // Зернобобовые и крупяные культуры, – 2012. – № 1:46-52.
3. Зеленов А.Н., Задорин А.Д., Зеленов А.А., Кононова М.Е. Селекция усатых сортов гороха в ФНЦ зернобобовых и крупяных культур // Зернобобовые и крупяные культуры, – 2020. – № 1 (33): 4-10. DOI: 10.24411/2309-348X-2020-11147.
4. Зеленов А.Н., Зеленов А.А. Повышение биоэнергетического потенциала растения – актуальная проблема селекции гороха // Зернобобовые и крупяные культуры, – 2016. – № 4 (20):9-16.
5. Амелин А.В., Чекалин Е.И. Адаптивные способности растений гороха и их изменения в результате селекции (обзорная статья) // Зернобобовые и крупяные культуры, – 2019. – № 2 (30):4-14. DOI: 10.24411/2309-348X-2019-11081.
6. Зеленов А.Н., Амелин А.В., Новикова Н.Е. Перспективы использования новой селекционной формы гороха хамелеон // Доклады Россельхозакадемии, – 2000. – № 4:15-17.
7. Зеленов А.Н., Задорин А.М., Зеленов А.А. Первые результаты создания сортов гороха морфотипа хамелеон // Зернобобовые и крупяные культуры, – 2018. – № 2 (26):10-17. DOI: 10.24411/2309-348X-2018-10009.

8. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – М.: МГУ «Прогресс-Традиция», – 1979. 1999:640 с.
9. Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. – Л.: «Наука»: – 1970 – 148 с.
10. Зеленев А.Н., Зотиков В.И., Наумкина Т.С., Новикова Н.Е., Щетинин В.Ю., Борзёнок Г.А., Бобков С.В., Зеленев А.А., Азарова Е.Ф., Уварова О.В. Биологический потенциал и перспективы селекции рассечёнолисточкового морфотипа гороха // Зернобобовые и крупяные культуры, – 2013, – № 4 (8):3-11.
11. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: «Наука», – 1969:408 с.
12. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. – Л.: «Колос», – 1971. – 752 с.
13. Berdnikov V.F., Gorel F.J., Bogdanova V.E., Kosterin O.E. Interaction of new leaf mutation *ins2* with *af*, *uni^{iac}* and *tl^w* // *Pisum Genetic*, – 2000; 32: 9-12.
14. Зеленев А.А., Зеленев А.Н. Новая гетерофилльная форма гороха // Зернобобовые и крупяные культуры, – 2018. – № 3 (27): 9-11. DOI: 10.24411/2309-348X-2018-1024.
15. Smykal P., Aubert G., Burstin J. et al. Pea (*Pisum sativum* L.) in the Genomic Era // *Agronomy*, 2012. №2: 74-115.

References

1. Novikova N.E., Lakhanov A.P., Amelin A.V. Physiological changes in pea plants during long-term breeding for seed productivity // *Doklady VASKhNIL*, 1989, no.9, pp. 16-19. (In Russ.)
2. Amelin A.V. Physiological basis of pea breeding // *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2012, no.1, pp. 46-52. (In Russ.)
3. Zelenov A.N., Zadorin A.M., Zelenov A.A., Kononova M.E. Breeding of leafletless pea varieties at FSC Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops // *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2020, no.1(33), pp. 4-10. DOI:10.24411/2309-348X-2020-11147. (In Russ.)
4. Zelenov A.N., Zelenov A.A. Increasing the bioenergy potential of a plant is an urgent problem in pea breeding // *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2016, no.4(20), pp.9-16. (In Russ.)
5. Amelin A.V., Chekalin E.I. Adaptive abilities of pea plants and their changes as a result of breeding (review article) // *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2019, no.2(30), pp.4-14. DOI:10.24411/2309-348X-2019-11081. (In Russ.)
6. Zelenov A.N., Amelin A.V., Novikova N.E. Prospects for using a new breeding form of chameleon pea // *Doklady Rossel'khozakademii*, 2000, no.4, pp.15-17. (In Russ.)
7. Zelenov A.N., Zadorin A.M., Zelenov A.A. First results of the development of chameleon morphotype pea varieties // *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2018, no. 2(26), pp.10-17. DOI:10.24411/2309-348X-2018-1009. (In Russ.)
8. Vorontsov N.N. Development of evolutionary ideas in biology. Moscow, MGU «Progress-Traditsiya», 1999, 640 p. (In Russ.)
9. Takhtadzhyan A.L. Origin and dispersal of flowering plants. Leningrad, «Nauka», 1970. 148 p. (In Russ.)
10. 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. Biological potential and prospects for breeding dissected leaflet morphotype of pea // *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2013, no.4(8), pp.3-11. (In Russ.)
11. Timofeev-Resovskii N.V., Vorontsov N.N., Yablokov A.V. A brief sketch of the theory of evolution. Moscow, «Nauka», 1969, 408 p. (In Russ.)
12. Zhukovskii P.M. Cultivated plants and their relatives. Leningrad, «Kolos», 1971, 752 p. (In Russ.)
13. Berdnikov V.F., Gorel F.J., Bogdanova U.E., Kosterin O.E. Interaction of new leaf mutation *ins2* with *af*, *uni^{iac}* and *tl^w* // *Pisum Genetic*, 2000; 32, pp. 9-12.
14. Zelenov A.A., Zelenov A.N. A new heterophyllous form of pea // *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2018, no. 3 (27), pp. 9-11. DOI: 10.24411/2309-348X-2018-1024. (In Russ.)
15. Smykal P., Aubert G., Burstin J. et al. Pea (*Pisum sativum* L.) in the Genomic Era // *Agronomy*, 2012. № 2: 74-115.