

## НАКОПЛЕНИЕ ЗАПАСНЫХ БЕЛКОВ В СЕМЕНАХ ГОРОХА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЧИСЛА ЭКСПРЕССИРУЮЩИХ ГЕНОВ

**С.В. БОБКОВ**, кандидат сельскохозяйственных наук,  
E-mail: svbobkov@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-8146-0791>  
**Т.Н. СЕЛИХОВА**, кандидат биологических наук,  
<https://orcid.org/0000-0002-4240-9803>

ФГБНУ ФНЦ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР

**Аннотация.** Проведено изучение влияния количества электрофоретических компонентов (изоформ) на содержание запасных белков: конвицилина, вицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина в семенах гороха. В качестве объекта исследования использовали интрогрессивные линии межвидовых гибридов гороха  $BC_1F_4$  (ПАП 485/4  $\times$  к-6070)  $\times$  Родник,  $BC_1F_4$  (ПАП 485/4  $\times$  к-6070)  $\times$  Л-375 и их родителей: сорт Родник и образец коллекции ВИР к-6070 (*P. fulvum*). Нами установлено, что увеличение числа функционирующих генов и, соответственно, компонентов конвицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина на электрофоретических спектрах с 1 до 2 приводит к подавлению экспрессии каждого отдельного гена. С ростом числа компонентов запасных белков с 2 до 3 содержание белка в каждом отдельном компоненте не изменялось, а общее количество белка либо возрастало (конвицилин), либо оставалось на прежнем уровне ( $\alpha$ -субъединицы легумина). Для селекции сортов гороха с высоким содержанием белка следует учитывать эффект подавления экспрессии генов при совместном функционировании и проводить выделение локусов запасных белков с повышенной экспрессией кодирующих генов.

**Ключевые слова:** горох, дикий сородич, *Pisum sativum*, *P. fulvum*, межвидовой гибрид, интрогрессия, запасной белок, изоформа, белковый компонент, денситометрия.

**Для цитирования:** Бобков С.В., Селихова Т.Н. Накопление запасных белков в семенах гороха в зависимости от числа экспрессирующих генов. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2025. № 4 (56):22-30 DOI: 10.24412/2309-348X-2025-4-22-30

## ACCUMULATION OF STORAGE PROTEINS IN PEA SEEDS DEPENDING ON THE NUMBER OF EXPRESSING GENES

S.V. Bobkov, T.N. Selikhova

FSBSI FEDERAL SCIENTIFIC CENTER OF LEGUMES AND GROAT CROPS

**Abstract:** Relationship between content of storage proteins (convicilin, vicilin and  $\alpha$ -subunit of legumin) and number of their bands on electrophoretic spectra in seeds of interspecific hybrid  $BC_1F_4$  (PAP 485/4  $\times$  k-6070)  $\times$  Rodnik,  $BC_1F_4$  (PAP 485/4  $\times$  k-6070)  $\times$  L-375 was studied. Enhancement of functional genes number (corresponding number of protein bands on electrophoretic spectra) coding convicilin and legumin ( $\alpha$ -subunit) from 1 to 2 lead to suppression of each gene expression. With increase of storage protein bands from 2 to 3 protein content of protein in single band did not change but summarized protein content elevated until the level of a single band (convicilin) or remained at the same position (legumin). For use in pea breeding effect of gene suppression must be considered. Loci with elevated expression of storage protein genes could be marked and used in pea breeding on high seed protein content.

**Keywords:** pea, wild relative, *Pisum sativum*, *P. fulvum*, interspecific hybrid, introgression, storage protein, legumin, convicilin, isoform, protein band, densitometry.

### Введение

Выдающиеся успехи в селекции злаковых культур достигнуты благодаря модификации архитектоники растений с использованием генов короткостебельности (Borlaug, 1983) [1]. Обнаружение и вовлечение в селекционный процесс рецессивной мутации *afila* (*af*) можно рассматривать в качестве главной инновации в истории селекции гороха (Kujala, 1953; Solov'eva, 1958). Комбинирование рецессивных аллелей *af* и *uni* приводит к формированию усато-листочкового (гетерофильного) или морфотипа «хамелеон», который может сыграть решающую роль при создании высокоурожайных сортов гороха [2]. В настоящее время созданы и включены в Государственный реестр селекционных достижений сорта гороха нового поколения Спартак и Ягуар с сочетанием 2 рецессивных аллелей *af* и *uni<sup>iac</sup>*.

Селекция гороха на высокую урожайность сопряжена с необходимостью поддержания высокого качества зерна, что выражается в оценке селекционного материала по содержанию белка, крахмала, амилозы и антипитательных веществ (ингибиторы протеиназ, лектины) в селекционном материале [3]. Уровень белка в семенах селекционного материала контролируется по результатам анализа по методу Къельдаля или с использованием ближней инфракрасной спектроскопии. Целенаправленная селекция гороха на высокое содержание белка возможна с использованием знаний о белковом комплексе гороха, генетических детерминантах запасных белков и их экспрессии.

Семена современных сортов гороха содержат высококачественный белок с рекордным среди зернобобовых культур содержанием лизина, низким содержанием ингибиторов протеиназ и лектинов, хорошей усвояемостью организмом человека [4]. Содержание белка в семенах различных сортов гороха зависит как от условий выращивания, так и генотипа. Генотипические различия по накоплению белка в семенах могут определяться различной экспрессией генов отдельных локусов запасных белков и, соответственно, соотношением изоформ в белковом комплексе, а также различным временем синтеза в семядолях в период налива семян (Gatehouse, 1982).

Основными запасными белками гороха являются легумин, вицилин и конвицилин [5]. Исследование 59 линий и образцов гороха показало, что количество легумина, вицилина и конвицилина в белковом экстракте составляет 5,9-24,5%, 26,3-52,0%, 3,9-8,3% соответственно [6]. Содержание вицилина в семенах гороха в 4,2-4,8 выше, чем конвицилина, а отношение легумина к вицилину у различных генотипов гороха варьирует от 0,4 до 2.

Электрофоретическое изучение запасных белков межвидовых гибридов гороха с нетрадиционными изоформами конвицилина позволило оценить разнообразие генотипов по компонентному составу электрофоретических спектров и паттернов совместной экспрессии «диких» и «культурных» аллелей конвицилина [7]. В результате был сделан вывод о том, что изучение зависимости между содержанием запасного белка и наличием разного числа компонентов (изоформ) легумина, вицилина и конвицилина может привести к разработке эффективных методов селекции сортов гороха с высоким содержанием белка.

**Цель исследования** – изучение содержания запасных белков: конвицилина, вицилина,  $\alpha$ -субъединицы легумина в зависимости от числа их компонентов (изоформ) в электрофоретических спектрах.

#### Материал и методика исследования

Белки семян межвидовых гибридов гороха  $BC_1F_4$  (ПАП 485/4  $\times$  к-6070)  $\times$  Родник и  $BC_1F_4$  (ПАП 485/4  $\times$  к-6070)  $\times$  Л-375, сорта Родник и образцы коллекции ВИР к-6070 (*P. fulvum*) разделяли в полиакриламидном геле с использованием модифицированного метода SDS-PAGE электрофореза. Белки экстрагировали ТРИС-глициновым буфером (ТРИС, глицин, додецилсульфат натрия, pH=8,8) из муки, полученной после измельчения изолированных семядолей межвидовых гибридов. Экстракцию запасных белков проводили в течение 20 часов в холодильнике при температуре 4°C, pH=8,3. После центрифугирования 10 мкл экстракта смешивали с равным объемом буфера нанесения (ТРИС-HCl, глицерин,

додецилсульфат натрия,  $\beta$ -меркаптоэтанол, бромфеноловый синий). Десять микролитров полученной смеси помещали в заполненные электродным буфером ячейки 5% концентрирующего геля в камере для вертикального электрофореза VE-4 (Хеликон, Россия). Разделение белков происходило в 12% геле.

Определение положения белков на электрофоретических пластинах проводили с использованием набора маркеров с молекулярной массой 6,5-200 кДа (Sigma-Aldrich, США). Белковые компоненты с молекулярной массой  $\sim 70$  кДа указывали на локализацию конвицилина [8]. Компоненты белка с массой  $\sim 35-46$  кДа представляли  $\alpha$ -субъединицу легумина. Непроцессированный вицилин локализовался в компонентах с молекулярной массой  $\sim 47-50$  кДа (Tzitzikas et al., 2006).

Содержание белка определяли денситометрическим методом в компонентах конвицилина, непроцессированного вицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина у межвидовых гибридов  $BC_1F_4$  (ПАП 485/4  $\times$  к-6070)  $\times$  Родник,  $BC_1F_4$  (ПАП 485/4  $\times$  к-6070)  $\times$  Л-375, сорта Родник и образца *P. fulvum* к-6070. Конвицилин и  $\alpha$ -субъединица легумина в различных спектрах были представлены 1, 2 или 3 компонентами. Непроцессированный вицилин во всех спектрах находился в 2 смежных компонентах.

Содержание белка в электрофоретических компонентах выражали в единицах интенсивности. Для исключения влияния различной концентрации белка в экстрактах, полученных из отдельных семян, содержание запасных белков нормализовали на общее содержание белка в специально выделенном для этой цели электрофоретическом спектре.

Статистический анализ полученных данных проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа. Апостериорные сравнения средних проводили с учетом поправки HSD Tukey на множественные сравнения.

#### Результаты исследований

Электрофоретический анализ белков семян выявил ярко выраженный полиморфизм по наличию-отсутствию изоформ основных запасных белков у межвидовых гибридов гороха  $BC_1F_4$  (ПАП 485/4  $\times$  к-6070)  $\times$  Родник и  $BC_1F_4$  (ПАП 485/4  $\times$  к-6070)  $\times$  Л-375. В настоящем исследовании полиморфизм конвицилина является результатом предварительного отбора гибридов с «дикими» изоформами. Электрофоретический профиль непроцессированного вицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина (отбор по вицилину и легумину сложился в отсутствие отбора по указанным белкам) (рис. 1).

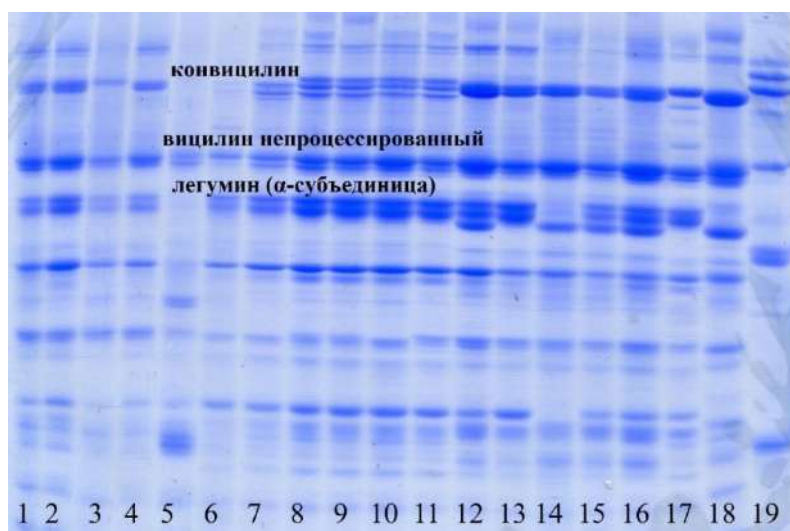


Рис. 1. Электрофоретические спектры белков семян межвидовых гибридов гороха В позициях 1-13 приведены спектры белков семян межвидовых гибридов  $BC_1F_4$  (ПАП 485/4  $\times$  к-6070)  $\times$  Родник, 14-16 – спектры гибридов  $BC_1F_4$  (ПАП 485/4  $\times$  к-6070)  $\times$  Л-375, 17 – сорта Родник, 18 – образца *P. fulvum* к-6070, 19 – сорта сои Ланцетная. Названия запасных белков приведены над соответствующей локализацией белковых компонентов

У всех межвидовых гибридов количество компонентов непротерсированного вицилина было стабильным и равнялось 2. Семена гибридов  $BC_1F_4$  (ПАП 485/4 × к-6070) × Родник по наличию и расположению компонентов конвицилина были отнесены к фенотипу *W* (*wild*, гомозигота по аллелям образца к-6070), *I* (*intermedium*, гетерозигота по аллелям культурного гороха) и *C* (*cultured*, гомозигота по аллелям конвицилина культурного гороха). Все семена гибридов  $BC_1F_4$  (ПАП 485/4 × к-6070) × Л-375 по изоформам конвицилина относились к одному фенотипу *W*.

Образец коллекции ВИР к-6070 отличался от культурного гороха (сорт Родник, селекционные линии ПАП 485/4 и Л-375) наличием единственного «тяжелого» компонента  $\alpha$ -субъединицы легумина, который в таблице 1 обозначен символом *W*. Сорт и селекционные линии культурного гороха характеризовались наличием двух «лёгких» компонентов указанного белка, обозначенных символом *C*. Межвидовые гибриды гороха с культурными, дикими и смешанными изоформами  $\alpha$ -субъединицы легумина обозначены символами *C*, *W* и *I* соответственно.

Для определения влияния отбора по конвицилину на распределение компонентов  $\alpha$ -субъединицы легумина провели тест на наличие ассоциации между фенотипами конвицилина и легумина с использованием таблицы сопряженности (табл. 1).

Таблица 1

**Анализ ассоциации между распределением компонентов  $\alpha$ -субъединицы легумина и генотипических паттернов конвицилина**

Фенотип $\alpha$ -субъединицы легумина	Фенотип конвицилина			ВСЕГО
	<i>C</i>	<i>I</i>	<i>W</i>	
<i>C</i>	3	4	5	12
<i>I</i>	0	0	3	3
<i>W</i>	0	0	1	1
ВСЕГО	3	4	9	16

Точный тест Фишера, проведённый по данным таблицы 1, указал на отсутствие ассоциации между распределением компонентов конвицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина ( $p=0,639$ ). По результатам анализа можно сделать вывод об отсутствии отбора по  $\alpha$ -субъединице легумина, сопряженного с проведенным отбором межвидовых гибридов с интрогрессивными изоформами конвицилина.

Запасные белки гороха (конвицилин, вицилин, легумин) различаются по аминокислотному составу, особенно по количеству серосодержащих аминокислот [5]. Вследствие этого различные соотношения изоформ легумина, конвицилина и вицилина могут оказать существенное влияние на физико-химические свойства совокупного белка. Использование в селекции гороха диких сородичей может расширить разнообразие изоформ запасных белков у межвидовых гибридов [9].

Вопрос повышения содержания белка доминирует в селекции гороха. В некоторых странах введено государственное регулирование содержания белка у сортов этой культуры [3]. В научной литературе ранее рассматривался вопрос увеличения содержания белка в семенах гороха за счет функционирования дополнительных локусов запасных белков [10] или наличия их нетрадиционных изоформ [11]. Поэтому изучение влияния дополнительных, в том числе интрогрессивных, компонентов электрофоретических спектров на содержание белка в семенах перспективно для селекции гороха.

Полногеномное секвенирование показало, что запасные белки гороха контролируются несколькими локусами, среди них следует отметить 2 локуса конвицилина, 12 - легумина и 9 - вицилина [12].

Для понимания вопроса, приводит ли экспрессия дополнительных локусов к росту содержания отдельных запасных белков и их совокупности, мы провели анализ содержания запасных белков конвицилина и легумина ( $\alpha$ -субъединица), а также суммы конвицилина, вицилина, легумина (имитация общего содержания белка) у межвидовых гибридов с 1, 2 и 3 компонентами (изоформами) конвицилина и легумина (табл. 2, рис. 2).

**Содержание конвицилина, вицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина у межвидовых гибридов гороха с разным числом белковых компонентов**

Число компонентов	Содержание белка (конвицилин или $\alpha$ -субъединица легумина), млн. единиц интенсивности		Содержание $\Sigma$ конвицилин, вицилин, легумин ( $\alpha$ -субъединица), млн. единиц интенсивности	
	Среднее	ДИ*	Среднее	ДИ
<b>Конвицилин</b>				
1	102,4	86,1-118,8	455	403-508
2	50,6	24,8-76,5	250	167-332
3	100,5	74,6-126,3	425	342-507
<b>Легумин (<math>\alpha</math>-субъединица)</b>				
1	234	152,7-315	536	379-692
2	144	112,5-176	373	311-434
3	163	96,7-229	444	317-572

\* ДИ – доверительный интервал

Для оценки различий по содержанию белка в зависимости от числа белковых компонентов использовали однофакторный дисперсионный анализ. В результате были выявлены существенные различия по содержанию конвицилина ( $F(2, 15)=7,034$ ;  $p=0,007$ ,  $\eta^2=0,481$ ) в зависимости от числа его компонентов, а различия по количеству  $\alpha$ -субъединицы легумина не имели статистической значимости ( $F(2, 15)=2,418$ ;  $p=0,123$ ;  $\eta^2=0,244$ ). Похожая статистическая оценка была характерна для влияния числа компонентов конвицилина ( $F(2, 15)=9,676$ ;  $p=0,002$ ;  $\eta^2=0,577$ ) и легумина ( $F(2, 15)=2,428$ ;  $p=0,122$ ;  $\eta^2=0,245$ ) на общее содержание трех белков: конвицилина, непротерсированного вицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина.

Апостериорный анализ с коррекцией на множественные сравнения показал, что межвидовые гибриды, сорт Родник и образец к-6070 с одним и тремя компонентами конвицилина не различались как по содержанию указанного белка ( $p=0,990$ ), так и по сумме конвицилина, вицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина ( $p=0,784$ ) (табл. 3, рис. 2). Однако у генотипов с 2 компонентами конвицилина было существенно меньше суммарного конвицилина и суммы указанных выше белков как в сравнении с 1 ( $p=0,007$  и  $p=0,001$  соответственно), так и с 3 ( $p=0,028$  и  $p=0,016$  соответственно) компонентами.

Таблица 3

**Различия в содержании белка в зависимости от числа компонентов в белковом спектре (оценка разности средних с использованием коррекции HSD Tukey на множественные сравнения)**

Парные сравнения с разным числом компонентов белка	Собственный белок (конвицилин или $\alpha$ -субъединица легумина)			$\Sigma$ конвицилин, вицилин, легумин ( $\alpha$ -субъединица)		
	Разность, млн. единиц интенсивности	t	p	Разность, млн. единиц интенсивности	t	$p_{Tukey}$
<b>Конвицилин</b>						
1 - 2	51,81	3,609	0,007	202,5	4,477	0,001
1 - 3	1,97	0,137	0,990	30,8	0,670	0,784
2 - 3	-49,84	-2,905	0,028	-4,7	-3,185	0,016
<b>Легумин (<math>\alpha</math>-субъединица)</b>						
1 - 2	89,6	2,189	0,106	162,9	2,070	0,130
1 - 3	70,9	1,442	0,345	91,3	0,964	0,610
2 - 3	-8,6	-0,540	0,853	71,7	-1,080	0,540

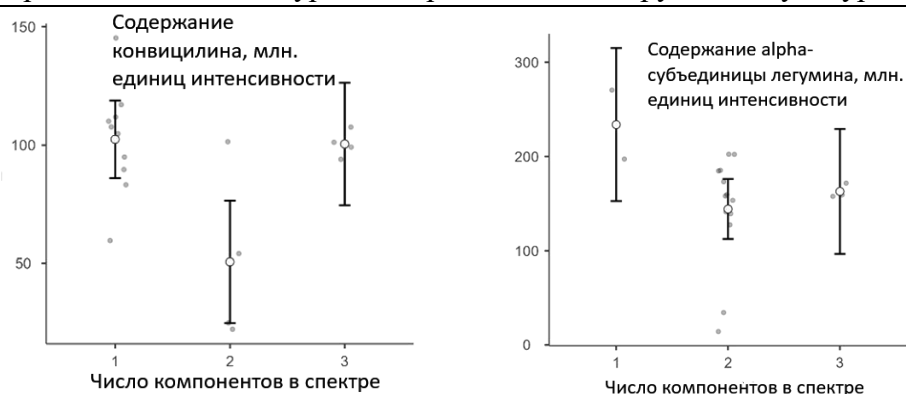


Рис. 2. Содержание запасных белков: конвицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина у генотипов гороха с различным числом компонентов указанных белков. Вертикальные линии показывают среднее значение с 95 % доверительным интервалом

Такая же тенденция наблюдалась с ростом числа компонентов  $\alpha$ -субъединицы легумина (табл. 3). Увеличение числа компонентов этого белка с одного до двух приводило к уменьшению содержания как указанного белка, так и суммы белков: конвицилина, вицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина. Однако различия по содержанию белка не были статистически значимыми ( $p=0,106$  и  $p=0,130$  соответственно).

Статистически значимое снижение содержания конвицилина и легумина при увеличении числа компонентов указанных белков с 1 до 2 поднимает вопрос: влияет ли число экспрессирующих локусов на эффективность экспрессии отдельного локуса или приводит ли совместная экспрессия одного белка разными локусами к интерференции мРНК? Для прояснения поставленного вопроса проведено изучение содержания белка в 1 компоненте конвицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина в семенах с различным числом белковых компонентов.

Содержание конвицилина у генотипов с 1, 2 и 3 белковыми компонентами составляло 102,4; 25,3 и 33,5 млн. единиц интенсивности соответственно (табл. 4). У межвидовых гибридов с 1, 2 и 3 компонентами количество легумина ( $\alpha$ -субъединица) равнялось 233,9; 72,2 и 54,3 млн. единиц интенсивности соответственно.

Таблица 4

**Содержание белка в одном белковом компоненте у генотипов гороха с 1, 2, и 3 компонентами конвицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина**

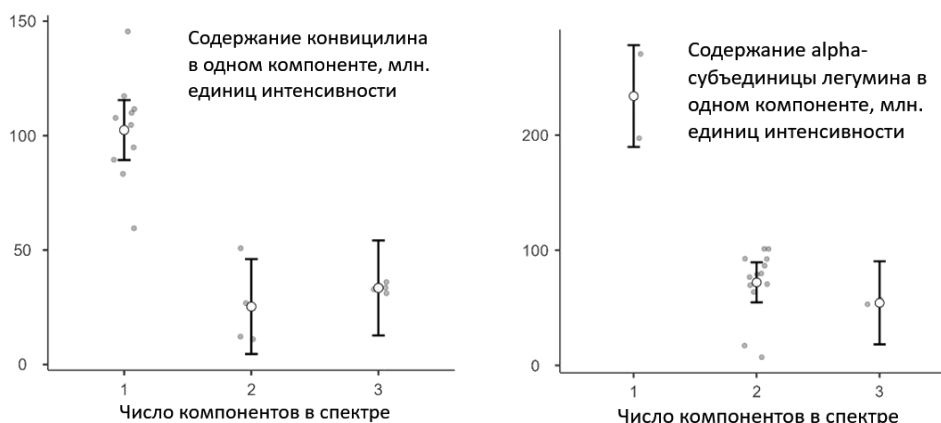
Число компонентов запасных белков у межвидовых гибридов	Содержание белка в одном компоненте, млн. единиц интенсивности	95% доверительный интервал	
		нижний	верхний
<b>Конвицилин</b>			
1	102,4	89,30	115,5
2	25,3	4,56	46,1
3	33,5	12,73	54,2
<b>Легумин (<math>\alpha</math>-субъединица)</b>			
1	233,9	189,8	278,1
2	72,2	54,9	89,5
3	54,3	18,3	90,4

Дисперсионный анализ выявил существенные различия ( $F(2,15)=27,311$ ;  $p<0,001$ ;  $\eta^2=0,807$ ) по содержанию белка в 1 компоненте конвицилина у межвидовых гибридов, сорта Родник и образца к-6070 гороха с различным числом компонентов. Статистически значимые различия по содержанию белка у экспериментального материала гороха с 1 и 2 компонентами конвицилина (77,12 млн. единиц,  $p_{Tukey}<0,001$ ) и с 1 и 3 компонентами (68,94 млн. единиц,  $p_{Tukey}<0,001$ ) (табл. 5, рис. 3). Однако разность по содержанию белка в 1

Таблица 5

**Содержание конвицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина в одном белковом компоненте в зависимости от их числа (оценка разности средних с использованием коррекции HSD Tukey на множественные сравнения)**

Парные сравнения с разным числом компонентов белка	Собственный белок		
	Разность, млн. единиц интенсивности	t	$p_{Tukey}$
<b>Конвицилин</b>			
1 - 2	77,12	6,694	<0,001
1 - 3	68,94	5,984	<0,001
2 - 3	-8,18	-0,594	0,825
<b>Легумин (<math>\alpha</math>-субъединица)</b>			
1 - 2	161,8	7,268	<0,001
1 - 3	179,6	6,714	<0,001
2 - 3	17,8	0,951	0,618



*Рис. 3. Содержание белка в одном компоненте (изоформе) конвицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина у генотипов гороха с различным числом компонентов указанных белков. Вертикальные линии показывают среднее значение с 95 % доверительным интервалом*

Дисперсионный анализ также выявил существенные различия по содержанию белка в 1 компоненте легумина ( $\alpha$ -субъединица) у межвидовых гибридов, сорта Родник и образца к-6070 с 1, 2 и 3 компонентами указанного белка ( $F(2,15)=18,109$ ;  $p<0,001$ ;  $\eta^2=0,572$ ). Достоверные различия по содержанию белка в 1 компоненте выявлены у генотипов с 1 и 2 и 1 и 3 компонентами легумина (табл. 4, рис. 3). Разница между гибридами с 1 и 2 компонентами составила 161,8 млн. единиц интенсивности ( $p<0,001$ ), а между гибридами с 1 и 3 компонентами – 179,6. Однако между межвидовыми гибридами с 2 и 3 компонентами различие по содержанию белка были незначительными и составили 17,8 млн. единиц интенсивности ( $p=0,618$ ).

### Заключение

Повышение содержания белка является приоритетным направлением селекции гороха. Для успешной селекционной работы в указанном направлении необходимы новые знания о взаимодействии генов различных локусов, кодирующих один запасной белок, которые возможны в результате гибридизации исходного селекционного материала. Электрофоретический анализ позволяет находить положение запасного белка на гелевой пластине, подсчитывать количество компонентов (изоформ), которые экспрессируются генами различных локусов и денситометрическим методом определять содержание белка в компонентах. В настоящем исследовании акцент сделан на изучении влияния коэкспрессии

генов различных локусов, кодирующих конвицилин и  $\alpha$ -субъединицу легумина, на содержание исследуемого белка и на суммарное содержание основных запасных белков: конвицилина, вицилина и легумина. Исследование показало, что увеличение числа экспрессирующих локусов с 1 до 2 приводило к снижению содержания конвицилина и  $\alpha$ -субъединицы легумина, а также суммы трёх основных запасных белков. Последующее увеличение числа компонентов не приводило к дальнейшему снижению содержания как отдельных запасных белков, так и их суммы. Снижение содержания конвицилина и легумина было обусловлено сильным, статистически значимым для обоих запасных белков, уменьшением его количества в одном электрофоретическом компоненте. В обособленном компоненте спектра может накапливаться белок одинаковой молекулярной массы, а чёткие различия между положением компонентов на электрофоретической пластине могут указывать на то, что они продукты экспрессии генов, предположительно локализованных в различных локусах. В результате коэкспрессия генов подавляет экспрессию каждого отдельного гена. Одной из причин такого явления, предположительно, является интерференция мРНК. Следует обратить внимание на то, что с увеличением числа компонентов с 2 до 3 содержание белка в одном компоненте не изменялось.

В современной селекции гороха оценка генотипов по содержанию белка проводится по данным анализа семян по методу Къельдаля или с использованием ближней инфракрасной спектроскопии. Однако планомерная селекция на высокое содержание белка должна учитывать многообразие запасных белков и их изоформ и, соответственно, варианты генов, которые их кодируют. Обнаруженный нами эффект подавления экспрессии запасных белков: конвицилина и легумина при совместном функционировании нескольких генов-паралогов открывает новые возможности в селекции гороха. В селекционных программах рекомендуется использовать генотипы с одним функционирующим геном определенного запасного белка с повышенной экспрессией.

#### Литература

1. Lumpkin T.A. How a gene from Japan revolutionized the world of wheat: CIMMYT's quest for combining genes to mitigate threats to global food security. In: Advances in wheat genetics: from genome to field. Tokyo, Japan: Springer. - 2015. – P. 13–20.
2. Zelenov A.N., Zadorin A.A. Zelenov A.A. Advantages and economic efficiency of cultivation of pea varieties of morphotype chameleon // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, Moscow, Virtual, 2020, November, 17-18. Moscow, Virtual. - 2021. - V. 650. – P. 012107. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/650/1/012107>
3. Burstin J., Gallardo K., Mir R.R., Varshney R.K., Duc G. Improving protein content and nutrition quality // Biology and Breeding of Food Legumes / Pratap A. and Kumar J. – Wallingford, CT: CAB International, 2011. – P. 314-328. DOI: <https://doi.org/10.1079/9781845937669.0314>
4. Бобков С.В., Сучкова Т.Н. Аминокислотный состав запасных белков у диких подвидов гороха *Pisum sativum* L. // Вестник аграрной науки. – 2012. - Т. 36. - № 3. – С. 30-32.
5. Lam A., Karaca A., Tyler R., Nickerson M. Pea protein isolates: Structure, extraction, and functionality // Food Reviews International. – 2016. – V. 34 (2). – P. 126-147. <https://doi.org/10.1080/87559129.2016.1242135>
6. Tzitzikas E.N., Vincken J.P., Groot J., Gruppen H., Visser R.G. Genetic variation in pea seed composition // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 2006. – V. 54. – P. 425-433.
7. Bobkov S.V., Selikhova T.N. Marker-assisted selection of pea interspecific hybrids with introgressive alleles of convicilin. In: Popkova E.G., Sergi B.S. (eds) Sustainable Agriculture. Environmental Footprints and Eco-design of Products and Processes. Springer, Singapore. – 2022. – P. 283–293. [https://doi.org/10.1007/978-981-16-8731-0\\_28](https://doi.org/10.1007/978-981-16-8731-0_28)
8. O'Kane, F., Happe, R., Vereijken, J., Gruppen, H., & van Boekel, M. Characterization of Pea Vicilin. 1. Denoting convicilin as the  $\alpha$ -Subunit of the *Pisum* vicilin family // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 2004. – V. 52 (10). – P. 3141-3148. <https://doi.org/10.1021/jf035104i>
9. Бобков С.В., Селихова Т.Н. Получение межвидовых гибридов для интрогрессивной селекции гороха // Экологическая генетика. – 2015. – Т. 13. – № 3. – С. 40–49. [Bobkov SV,



- Selikhova T.N. Obtaining interspecific hybrids for introgressive pea breeding. *Russ J Genet Appl Res.* – 2017. – V. 7. – P. 145-152. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/s2079059717020046>
10. Бобков С.В., Башкирова К.А. Изучение полиморфизма запасных белков у родителей и гибридов дикого и культурного гороха // *Земледелие.* – 2022. – № 5. – С. 35-39. <https://doi.org/0.24412/0044-3913-2022-5-35-39>
11. Бобков С.В., Онучина У.И. Характеристика белкового комплекса семян абиссинского гороха // *Зернобобовые и крупяные культуры.* – 2024. – № 4 (52). – С. 5-12. <https://doi.org/10.24412/2309-348X-2024-4-5-12>
12. Kreplak J., Madoui M.A., Capal P., et al. A reference genome for pea provides insight into legume genome evolution // *Nature Genetics.* - 2019. - V. 51. - P. 1411–1422. <https://doi.org/10.1038/s 41588-019-0480-1>

### References

1. Lumpkin T.A. How a gene from Japan revolutionized the world of wheat: CIMMYT's quest for combining genes to mitigate threats to global food security. In: *Advances in wheat genetics: from genome to field.* Tokyo, Japan: Springer, 2015, pp. 13–20.
2. Zelenov A.N., Zadorin A.A., Zelenov A.A. Advantages and economic efficiency of cultivation of pea varieties of morphotype chameleon. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, Moscow, Virtual, 2020, November, 17-18. Moscow, Virtual, 2021, Vol. 650, P. 012107. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/650/1/012107>
3. Burstin J., Gallardo K., Mir R.R., Varshney R.K., Duc G. Improving protein content and nutrition quality. *Biology and Breeding of Food Legumes / Prata A. and Kumar J,* Wallingford, CT: CAB International, 2011, pp. 314-328. DOI: <https://doi.org/10.1079/9781845937669.0314>
4. Bobkov S.V., Suchkova T.N. Amino acid composition of reserve proteins in wild pea subspecies *Pisum sativum* L. *Vestnik agrarnoi nauki*, 2012, vol. 36, no. 3, pp. 30-32. (In Russian)
5. Lam A., Karaca A., Tyler R., Nickerson M. Pea protein isolates: Structure, extraction, and functionality. *Food Reviews International*, 2016, Vol. 34 (2), pp. 126-147. <https://doi.org/10.1080/87559129.2016.1242135>
6. Tzitzikas E.N., Vincken J.P., Groot J., Gruppen H., Visser R.G. Genetic variation in pea seed composition. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2006, Vol. 54, pp. 425-433.
7. Bobkov S.V., Selikhova T.N. Marker-assisted selection of pea interspecific hybrids with introgressive alleles of convicilin. In: Popkova E.G., Sergi B.S. (eds) *Sustainable Agriculture. Environmental Footprints and Eco-design of Products and Processes.* Springer, Singapore, 2022, pp. 283–293. [https://doi.org/10.1007/978-981-16-8731-0\\_28](https://doi.org/10.1007/978-981-16-8731-0_28)
8. O'Kane, F., Happe, R., Vereijken, J., Gruppen, H., & van Boekel, M. Characterization of Pea Vicilin. 1. Denoting convicilin as the  $\alpha$ -Subunit of the *Pisum* vicilin family // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2004, Vol. 52 (10), pp. 3141-3148. <https://doi.org/10.1021/jf035104i>
9. Bobkov S.V., Selikhova T.N. Obtaining interspecific hybrids for introgressive pea breeding. *Ekologicheskaya genetika.* 2015, vol. 13, no. 3, pp. 40–49. [Bobkov S.V., Selikhova T.N. Obtaining interspecific hybrids for introgressive pea breeding. *Russ J Genet Appl Res*, 2017, V. 7, P. 145-152. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/s2079059717020046>
10. Bobkov S.V., Bashkirova K.A. Study of polymorphism of reserve proteins in parents and hybrids of wild and cultivated peas. *Zemledelie.* 2022, no. 5, pp. 35-39. <https://doi.org/0.24412/0044-3913-2022-5-35-39> (In Russian)
11. Bobkov S.V., Onuchina U.I. Characteristics of the protein complex of Abyssinian pea seeds. *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2024, no. 4 (52), pp. 5-12. <https://doi.org/10.24412/2309-348X-2024-4-5-12> (In Russian)
12. Kreplak J., Madoui M.A., Capal P., et al. A reference genome for pea provides insight into legume genome evolution. *Nature Genetics*, 2019, Vol. 51, pp. 1411–1422. <https://doi.org/10.1038/s 41588-019-0480-1>