

average for three years in the state variety trial system, the seed yield of blue lupine var. Kupets was by 2.6 dt/ha (10.6%) higher than the control. Seed protein content was 32-34%, alkaloids content made up 0.02-0.04%. In terms of dry matter yield, it exceeded Mirtan control variety by 12.3 dt/ha (18.5%).

УДК 633.367.1:631.527.5:581.14

ИЗУЧЕНИЕ МОРФОБИОЛОГИИ СЕЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА ЛЮПИНА ЖЕЛТОГО С РЕДУЦИРОВАННЫМ СИМПОДИАЛЬНЫМ ВЕТВЛЕНИЕМ И СОЗДАНИЕ НА ЕГО ОСНОВЕ КОЛОСОВИДНЫХ ФОРМ

**В.Ч. Шор, М.Н. Крицкий, кандидаты с.-х. наук, А.А. Козловский,
Е.В. Карпович, Д.А. Бугрова**

*РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию»
(Поступила 15.03.2022)*

Рецензент: Лужинская Н.А., кандидат с.-х. наук

Аннотация. В статье приводятся результаты изучения особенностей фенотипического проявления действия гена редукции ветвления «sbr» у гибридного и селекционного материала люпина желтого (*Lupinus luteus* L.). Установлено, что признак «редуцированное симподиальное ветвление» у люпина желтого является моногенным рецессивным и контролируется геном «sbr». Выделены 4 перспективных образца с редуцированным симподиальным ветвлением (К-БС-ЖЦ-11, К-БС-ЛЦ, БГБ 11 x БГБ 1 (крупносемянный), Эйфель), которые по своим параметрам приближались к таковым колосовидного типа и представляющие интерес для селекции на территории Республики Беларусь.

Введение. Сегодня в целях биологической интенсификации земледелия подбираются виды и сорта культур, обладающие как высокой потенциальной урожайностью, так и ресурсо восстанавливающим потенциалом, в том числе способные использовать труднодоступные элементы питания, повышать плодородие почв и улучшать фитосанитарную ситуацию, а степень биологизации инновационного продукта в АПК становится ключевым критерием его оценки (по типу «биологически правильное – экономически выгодное» [3, 7]. По мнению ряда исследователей, зернобобовые культуры, в том числе и люпин желтый, соответствуют указанным требованиям [2, 5, 6].

Люпин желтый – это культура бедных песчаных почв, где она по сравнению с другими видами бобовых формирует более высокую урожайность. Люпин желтый обоснованно рассматривается как ценная кормовая культура. В семенах люпина желтого содержится от 40 до 47 % белка. По содержанию незаменимых аминокислот его белок приближается к соевому. Корма из люпина желтого хорошо поедаются всеми видами животных. Современные сорта люпина желтого обладают высоким потенциалом как урожайности семян (25–35 ц/га), так и зеленой массы (320–600 ц/га), которая хорошо силосуется. Это одна

из культур, при возделывании которой в почве сохраняется положительный баланс гумуса и питательных веществ. При урожайности зеленой массы 450 ц/га люпин симбиотический фиксирует до 250 кг/га азота.

Для возделывания люпина желтого, как мажорной энерго- и ресурсоэкономной культуры, требуется ускоренное создание современных интенсивных сортов, обладающих толерантностью к экстремальным факторам внешней среды, болезням и вредителям [4, 8].

Общеизвестно, что с особенностями ветвления растений, в том числе и видов люпина, связаны вопросы повышения урожайности, скороспелости, засухоустойчивости, иммунитета и внутривидовой классификации [5]. Поэтому изучение генетики признака «редукция симподиального ветвления» у люпина желтого является актуальным направлением исследований и имеет большое практическое значение как для выведения высокопродуктивных сортов, приспособленных к плотным ценозам современных технологий возделывания, так и для внутривидовой таксономии.

Симподиальное ветвление – ветвление, при котором рост верхушки главной оси прекращается или сильно отстает, а ее место занимает боковая ветвь, растущая в направлении главной оси. Так, идиотип дикого типа модели сортов содержит нормальные (дикие) гены моноподиального ветвления (*mbr+*), симподиального ветвления (*sbri+ sbri2+*), угла отхождения ветвей (*blal+ bla2+*), длины симподиальных ветвей (*sbl+*), а также гены модификации моноподиального *Mo* (*mbr+*) и симподиального ветвления *Mo* (*sbr+*), угла отхождения ветвей *Mo* (*bla+*) и длины ветвей *Mo* (*sbl+*) [5].

Признак «редуцированное ветвление» контролируется рецессивным геном (*sbr*). Рecessивные гены редукции ветвления склонны под действием генотипической среды проявлять неполное доминирование, различную степень экспрессии и пенетрантности. В ходе современной селекции гены редукции ветвления широко используются для выведения сортов, приспособленных к условиям плотного моноценоза.

Селекционные работы по люпину в разных странах мира в последние годы направлены на создание современных сортов различных видов люпина с генетически редуцированным в разной степени симподиальным ветвлением. Предполагается, что оптимально блокированное ветвление повысит урожайность люпина вследствие снижения вегетативного израстания и избыточной листовой поверхности, улучшения микроклимата, снижения риска полеглости, что актуально для высокорослых сортов, сокращения вегетационного периода и повышения устойчивости к плотному моноценозу [4–7].

Одним из важнейших путей увеличения производства высокопитательных кормов является совершенствование структуры площадей кормовых культур с учётом агроклиматических условий. Именно одной из таких культур в условиях Республики Беларусь должна стать культура люпина желтого.

Целью работы явилось исследование гибридных популяций люпина желтого в полевых условиях и отбор перспективных образцов колосовидного типа

для формирования доноров с данным типом ветвления, а также для их использования в дальнейшей селекции этой культуры.

Материалы и методика исследований. Полевые исследования проводили в 2019–2020 гг. в селекционном севообороте РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию». Почва опытного участка дерново-подзолистая, развивающаяся на водно-ледниковой супеси, подстилаемой с глубины 0,5 м мореным суглинком, связно-супесчаная. Характеризуется следующими агрохимическими показателями: pH_{KCl} – 6,2–6,4; содержание гумуса – 2,11–2,46 %; P_2O_5 – 200–260 мг/кг почвы; K_2O – 220–270 мг/кг почвы. Агротехнические мероприятия проводились в сроки и согласно технологическому регламенту. Фосфорно-калийные удобрения ($P_{60}K_{90}$) вносили общим фоном осенью.

Закладка полевых экспериментов проводилась по общепринятым методам. Предшественник – озимые зерновые. Объектом изучения являлись селекционные образцы люпина желтого и внутривидовые гибриды разных поколений (F_{2-5}). В селекционном питомнике в период 2019–2020 гг. изучали 8 гибридных популяций. В качестве контроля высевались сорт люпина узколистного *Миртан* и колосовидный образец люпина желтого *Эйфель*. Площадь делянки – 1 м². Повторность опыта четырехкратная, расположение делянок – рендомизированное.

Температурные и водные режимы вегетационного периода за годы исследований (2019–2020 гг.) значительно различались. За основную часть вегетационного периода 2019 г. (первая декада мая – третья декада августа) сумма активных температур была выше нормы на 5,2 %, а количество атмосферных осадков выше среднеголетнего уровня на 11,8 % при крайне неравномерном их выпадении и наличии в отдельные фазы развития растений дефицита влаги в почве. Гидротермический коэффициент (ГТК) за указанный выше период составил 1,73 при среднегодовом уровне этого показателя для региона, где проводили исследования, 1,62.

В 2020 г. (первая декада мая – третья декада августа) сумма активных температур была выше нормы на 2,1 %, а количество атмосферных осадков превышало ее на 14,4 % при крайне неравномерном их выпадении. Гидротермический коэффициент (ГТК) за указанный выше период составил 1,82.

Таким образом, погодные условия, сложившиеся в годы исследований, позволили разносторонне изучить селекционный материал люпина желтого.

Результаты исследований и их обсуждение. В 2019–2020 гг. с целью изучения характера наследования признака «редуцированное симподиальное ветвление» у люпина желтого, а также отбора желательных колосовидных растений изучались гибридные популяции второго поколения (F_2) и гибридный материал старших поколений (F_{3-5}) от скрещивания компонентов биологического банка генов (БГБ) с нормальным ветвлением (БГБ-10, БГБ-11, БГБ-12) с таковыми с редуцированным симподиальным ветвлением (БГБ-1, БГБ-2). Следует отметить, что эти родительские формы обладали как устойчивостью к фузариозу, так и толерантностью к антракнозу и вирусам огуречной и желтой мозаики фасоли.

В изучаемых популяциях происходило расщепление как по типу соцветия, так и по окраске цветков и растений. В результате нами был проведен отбор не только по типу соцветия, но и по окраске цветков (таблица 1).

Таблица 1 – Расщепление образцов люпина желтого по окраске цветков и растения, 2019 г.

Сорт, сортообразец, популяция	Количество растений, шт.		Окраска цветка	Окраска растения
	всего	в т.ч.		
Эйфель	100	100	желтая	зеленая
К-БС-ЖЦ-ТА	100	100	желтая	зеленая
Г-БС-ЖиЛЦ	19	3	лимонная	зеленая
		8	лимонная	зеленая
		3	желтая	зеленая
		5	желтая	зеленая
К-БЛ-ЛЦ	89	68	лимонная	зеленая
		13	желтая	зеленая
		8	желтая	зеленая
К-БС-ЖиЛЦ	88	14	лимонная	зеленая
		49	желтая	зеленая
		21	желтая	зеленая
		4	лимонная	зеленая
БГБ 12 х БГБ 2	86	12	лимонная	зеленая
		3	желтая	зеленая
		60	лимонная	зеленая
		11	желтая	зеленая
БГБ 11 х БГБ 1	914	415	желтая	зеленая
		480	желтая	зеленая
		14	желтая	антоциановая
		5	желтая	антоциановая

Так, у сортообразца К-БС-ЖЦ-ТА все растения (100 %) имели колосовидный морфотип и желтую окраску цветка (рисунок 1 А). В популяции Г-БС-ЖиЛЦ были выделены 2 колосовидных растения с лимонной окраской цветков и 3 с желтой. Наибольшее количество колосовидных растений с желтой окраской цветков было выделено в образцах БГБ 11 х БГБ 1 и К-БС-ЖиЛЦ – 415 и 49 соответственно (рисунок 1 В). В популяции БГБ 12 х БГБ 2 выделены 12 колосовидных лимонноцветковых и 3 колосовидных с желтыми цветками.

Расщепление гибридов F_2 люпина желтого по типу симподиального ветвления приведено в таблице 2, и оно в представленных гибридных комбинациях соотносится с теоретически ожидаемым 3:1.

В 2019 г. из гибридного материала и образцов в полевых условиях выделено и отобрано 929 растений с редуцированным симподиальным ветвлением, которые по своим параметрам приближались к таковым колосовидного типа. Значительное их количество (по 300 шт.) отобрано было в F_5 гибридного материала К-БС-ЖЦ-11 и К-БС-ЖЦ-12 и 105 растений в F_2 БГБ-10 х БГБ-1. Наименьшее

количество таких растений отобрано в F₃ лимонноцветкового гибридного материала Г-БС-Ж-ЛЦ – 5 шт.



А



В

Рисунок 1 – Растение колосовидного типа с лимонной окраской цветков (А), с желтой окраской (В)

Таблица 2 – Расщепление гибридов F₂ люпина желтого по типу симподиального ветвления

Гибридная комбинация	Фактическое количество растений в F ₂ , шт.	Теоретически ожидаемое соотношение классов	X ²
БГБ-10 x БГБ-1	61 с нормальным типом ветвления 14 с редуцированным	3:1	1,64
БГБ-11 x БГБ-1	131 с нормальным типом ветвления 38 с редуцированным	3:1	0,59
БГБ-12 x БГБ-2	67 с нормальным типом ветвления 17 с редуцированным	3:1	1,01

Выделенный селекционный материал весьма разнообразен по комплексу таксономических признаков и включает 5 таксонов ранга «форма» (таблица 3). В периодической системе таксонов при определении ранга разновидности люпина наряду с окраской цветков учитывается окраска основного фона семени, характер и окраска рисунка на нем, наличие или отсутствие дужек (серпиков), полосы и треугольного пятна возле рубчика, а также их окраска. При определении ранга формы наряду с редукцией ветвления и фасциацией стебля при описании отдельных генотипов учитывается и их сочетание в одном генотипе [5].

Отобранный нами материал колосовидного типа имеет окраску вегетативных органов как зеленого цвета, так и пурпурного (насыщенно-антоцианового). Разные окраски вегетативных органов (листьев, стеблей и др.) играют существенную биологическую роль в посевах люпина. Так, насыщенно-антоциановая окраска листьев и стеблей у узколистного люпина способствует в условиях более холодных северных областей лучшей аккумуляции солнечного тепла. Исследования различных ученых показали, что формы узколистного люпина с ан-

**Таблица 3 – Внутривидовое разнообразие селекционного материала
колосовидного морфологического типа люпина желтого *Lupinus luteus* L.**

Внутривидовой таксон	Ключевой таксономический признак			
	окраска			тип редукции симподиального ветвления
	цветков	семян	вегетативных органов	
<i>F. ucrainicus</i> Kurl. et Stankev	желтая	белая	зеленая	колосовидный
<i>F. purpureus</i> Kuptzov N	желтая	белая	пурпурная	колосовидный
<i>F. bernatzkayae</i> Kurl. et Stankev	лимонная	белая	зеленая	колосовидный
<i>F. bugroviae</i> Kuptzov N	лимонная	черная с серпиком	зеленая	колосовидный
<i>F. daryaniae</i> Kuptzov N	лимонная	черная с серпиком	пурпурная	колосовидный

тоциановой окраской вегетативных органов имеют более высокую температуру листьев и стеблей (на 2-3 °С), чем зеленые растения, растут быстрее и интенсивнее осуществляют фотосинтез. В регионах с высокой инсоляцией и жарким климатом используются зеленолистные сорта, так как в этих условиях формы с антоцианом в вегетативных органах перегреваются, резко снижая урожайность. В областях с умеренным климатом адаптивными являются сорта с темно-зелёной, темно-зелёной с антоциановым ободком и зелёной окраской листьев [2, 5].

Выделенные образцы имели окраску цветков как желтого, так и лимонного цвета. В современной таксономии люпина окраска цветка является первым диагностическим признаком при установлении ранга разновидности.

Разные окраски цветка играют существенную биологическую роль, определяя различную их привлекательность для насекомых, в том числе и переносчиков болезней. Различия посевов по привлекаемости насекомых, в свою очередь, обуславливают разную степень их перекрёстного опыления, а также поражения вирусными и другими болезнями, что имеет уже экономическое значение и должно учитываться в селекции и семеноводстве. Кроме того, в селекции окраска цветков используется в качестве сигнального признака на гомо- и гетерозиготность, обеспечивая отбор желательных генотипов.

Значительная часть отобранного материала имеет белые семена, а небольшое количество – черные с серпиком. В современной таксономии люпина окраска семян является вторым по значимости диагностическим признаком при установлении ранга разновидности.

Разные окраски семян узколистного люпина играют важную биологическую роль в посевах культуры, определяя различную способность бобов к аккумуляции солнечного тепла перед их созреванием. Например, полностью чёрносемянные линии по сравнению с белосемянными аналогами созревают на 3-5 суток раньше, а созревшие бобы высыхают быстрее как после ночной росы, так и после дождя. Эти особенности чёрносемянных линий обусловлены лучшей

аккумуляцией солнечного тепла чёрным цветом, который появляется у семян в фазу зеленой спелости (за 20-25 суток до полного созревания). Указанное свойство чёрносемянных линий является особенно полезным в северных регионах [5].

В 2020 г. при более детальной оценке выделенных в 2019 г. образцов были отобраны 4 перспективных образца люпина желтого с редуцированным симподиальным ветвлением (PCBV), на основе которых сформированы источники гена «*sbr*»: К-БС-ЖЦ-11, К-БС-ЛЦ, БГБ 11 х БГБ 1 (крупносемянный) и *Эйфель*.

Образец К-БС-ЖЦ-11 среднерослый, колосовидный, желтоцветковый, высокопродуктивный, имеет на растении в среднем до 11,7 шт. бобов, 55,4 семян, среднее количество семян в бобе – 4,1 шт., масса 1000 семян – 131,1 г (рисунок 2).



Рисунок 2 – Растения люпина желтого колосовидного типа К-БС-ЖЦ-11

Образец К-БС-ЛЦ высокорослый, колосовидный, лимонноцветковый, имеет на растении в среднем до 8,3 шт. бобов, масса 1000 семян – 120,6 г.

Образец БГБ 11 х БГБ 1 среднерослый, колосовидный, желтоцветковый, имеет на растении в среднем до 7,2 шт. бобов, крупносемянный, масса 1000 семян – 158,4 г.

Образец *Эйфель* среднерослый, колосовидный, желтоцветковый, имеет на растении в среднем до 6,7 шт. бобов, масса 1000 семян – 134,0 г.

Указанные образцы переданы на хранение в Генбанк в качестве доноров рецессивного гена редукции симподиального ветвления «*sbr*». Лучший из них (К-БС-ЖЦ-11) проходит дальнейшее изучение и размножается с целью передачи его в ГСИ.

Выводы

1. В результате гибридологического анализа установлено, что признак «редуцированное симподиальное ветвление» у люпина желтого является моногенным рецессивным и контролируется геном «*sbr*».

2. Из изученного селекционного материала выделены и отобраны 4 перспективных образца с редуцированным симподиальным ветвлением (К-БС-ЖЦ-

11, К-БС-ЛЦ, БГБ 11 х БГБ 1 (крупносемянный), *Эйфель*), которые по своим параметрам приближались к таковым колосовидного типа. Данные образцы переданы на хранение в Генбанк.

Литература

1. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов. – Москва, Агропромиздат, 1985. – 351 с.
2. Зотиков, В.Н. Состояние и перспективы развития селекции и семеноводства зернобобовых культур / В.Н. Зотиков, Т.С. Наумкина, В.С. Сидоренко // Земледелие. – 2011. – №6. – С. 8–10.
3. Крицкий, М.Н. Зернобобовые / М.Н. Крицкий, В.Ч. Шор // Земледелие и защита растений. – 2020. – прил. к № 3. – С. 19–22.
4. Крицкий, М.Н. Люпин (*Lupinus* L.) / М.Н. Крицкий, И.С. Матыс, В.Ч. Шор, В.В. Гринь, А.А. Козловский // Генетические ресурсы растений в Беларуси: мобилизация, сохранение, изучение и использование / РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию»; редкол.: Ф.И. Привалов (гл. ред.) [и др.]. – Минск: Четыре четверти, 2019. – С. 53–56.
5. Купцов, Н.С. Люпин – генетика, селекция, гетерогенные посевы / Н.С. Купцов, И.П. Такунов. – Брянск, Клиницы: Изд-во ГУП «КГТ». – 2006. – 576 с.
6. Купцов, Н.С. Состояние и перспективы селекции кормового узколистного люпина с генетически блокированным ветвлением / Н.С. Купцов // Земледелие и растениеводство в БССР: сб. науч. тр. БелНИИ земледелия. – Минск: Ураджай, 1989. – Вып. 33. – С.101–106.
7. Сак, М.М. Современные подходы к повышению продуктивности искусственных агроэкосистем / М.М. Сак, Н.С. Купцов, П.А. Пашкевич, Е.Г. Попов // Регуляция роста, развития и продуктивности растений: материалы IX-й Междунар. науч. конф., г. Минск, 24-26 октября 2018 г. / Ин-т экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича, БОО физиологов растений; науч. ред. Н.А. Ламан. – Минск: Колорград, 2018. – С. 120.
8. Шор, В.Ч. Люпин желтый: преимущества и особенности возделывания / В.Ч. Шор, М.Н. Крицкий, Е.В. Карпович, Н.С. Купцов, П.А. Пашкевич // Земледелие и защита растений. – 2020. – прил. к № 1. – С. 20-23.
9. Yang, H. A strategy to develop molecular markers applicable to a wide range of crosses for marker assisted selection in plant breeding: a case study on anthracnose disease resistance in lupin (*Lupinus angustifolius* L.) / H. Yang, D. Renshaw, G. Thomas, B. Buirchell, M. Sweetingham // Mol Breed. – 2008. – Vol. 21. – P. 473–483.

STUDY OF MORPHOBIOLOGY OF BREEDING MATERIAL OF YELLOW LUPINE WITH REDUCED SYMPODIAL BRANCHING AND DEVELOPMENT OF SPIKE-LIKE FORMS ON ITS BASIS

V.Ch. Shor, M.N. Kritsky, A.A. Kozlovsky, E.V. Karpovich, D.A. Bugrova

Abstract. The research results of phenotypic manifestation of branching reduction gene "sbr" in hybrid and breeding material of yellow lupine (*Lupinus luteus* L.) are presented in the article. It is established that the character of "reduced sympodial branching" in yellow lupine is a monogenic recessive character and controlled by "sbr" gene. Four appreciable samples with reduced sympodial branching (C-BC-JC-11, C-BC-LC, BGB 11 x BGB 1 (large-seeded), Eifel) which were close to those of spike-like type by their parameters and are of interest for breeding on the territory of the Republic of Belarus have been isolated.