

Фенотипическое разнообразие местных сортов нута (*Cicer arietinum* L.) из центров происхождения культуры, сохраняемых в коллекции ВИР

М.А. Вишнякова¹✉, М.О. Бурляева¹, С.В. Булынтцев², И.В. Сеферова¹, Е.С. Плеханова³, С.В. Нуждин⁴

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова» (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

² Филиал Кубанская опытная станция Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова» (ВИР), Краснодарский край, Россия

³ Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого», Санкт-Петербург, Россия

⁴ Отдел молекулярной и количественной биологии, Колледж естественных наук им. Дорнсайфа, Университет Южной Калифорнии, Лос-Анджелес, Калифорния, США

Местные сорта – ценный генофонд, который может послужить источником аллелей генов адаптивности для интрогрессии в современные сорта. В коллекции нута ВИР 3380 образцов, большую часть которых представляют местные сорта. Цель исследования – изучить фенотипическое разнообразие старых местных сортов нута, сохраняемых в коллекции ВИР. Осуществлен анализ изменчивости 11 биологических, морфологических и хозяйственно ценных признаков у 1082 местных сортов нута, происходящих из 60 стран. Более детально (по 15 признакам) изучены образцы из мест происхождения культуры: 75 местных сортов из Турции (первичного центра) и 24 из Эфиопии (вторичного центра), собранных 90 лет назад. Осуществлен факторный анализ. Выявлена географическая приуроченность некоторых признаков у изученных образцов. Образцы из Эфиопии были достаточно однородны и характеризовались примитивностью признаков, носящих доминантный характер. Они относятся к абиссинской (*abyssinicum*) эколого-географической группе разновидностей – уникальной и эндемичной для Эфиопии. Образцы из Турции отличались большим разнообразием: к ним применимы все градации признаков, описанные в дескрипторах нута. Наряду с образцами, типичными только для Турции, на ее территории собраны также образцы, характерные для западного Средиземноморья и для территорий, примыкающих к стране на востоке. В соответствии с эколого-географической классификацией, они относятся к трем группам разновидностей: *turcicum*, *hispanicum* и *afghanicum*. Меньшая степень изменчивости и примитивность большинства признаков, а также низкая семенная продуктивность у эфиопских местных сортов по сравнению с турецкими свидетельствуют о большей селекционной продвинутости последних. Образцы из обоих центров происхождения нута имеют полезные признаки для селекции.

Ключевые слова: нут (*Cicer arietinum* L.); центры происхождения; фенотипы; генетические ресурсы растений; изменчивость; факторный анализ; признаки для селекции.

Phenotypic diversity of chickpea (*Cicer arietinum* L.) landraces accumulated in the Vavilov collection from the centers of the crop origin

М.А. Vishnyakova¹✉, М.О. Burlyayeva¹,
S.V. Bulyntsev², I.V. Seferova¹, E.S. Plekhanova³,
S.V. Nuzhdin⁴

¹ Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St.-Petersburg, Russia

² Kuban Experiment Breeding Station, Branch of Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Krasnodar region, Russia

³ Peter the Great St. Petersburg Polytechnic University, Saint-Petersburg, Russia

⁴ Molecular and Computation Biology Section of Dornsife College, University of Southern California, Los Angeles, USA

Landraces represent a valuable gene pool as a source for introgression of genes of adaptability to modern varieties. The VIR chickpea collection contains 3380 accessions, most of which are landraces. The purpose of the paper is to investigate the phenotypic diversity of old chickpea landraces stored in VIR collection. An analysis of the variability of 11 biological, morphological and economically valuable traits in 1082 chickpea landraces originating from 60 countries has been carried out. Further accessions from the places of chickpea origin were studied in more detail (with 15 traits analyzed): 75 landraces from Turkey (primary center) and 24 from Ethiopia (secondary center) collected 90 years ago. Interrelations between the traits were studied using component analyses. Geographic regularities of certain traits in the studied accessions have been revealed. The accessions from Ethiopia were fairly uniform, revealing primitive and dominant character traits. They belong to the Abyssinicum eco-geographical group of varieties, absolutely unique and endemic to Ethiopia. The Turkish landraces are characterized by a much higher diversity for the majority of phenotypes, covering almost the entire range of traits specified in chickpea descriptors. In this region, together with landraces typical of Turkey, there are those characteristic of the western Mediterranean and

areas bordering Turkey to the east. In accordance with the eco-geographical classification, they fall into three groups of varieties: *turcicum*, *hispanicum* and *afghanicum*. A lesser degree of variability and a more primitive character of traits, as well as lower seed productivity in Ethiopian than Turkish landraces show greater breeding advancement of the latter. Useful traits for breeding are present in the landraces from both centers of origin.

Key words: chickpea (*Cicer arietinum* L.); centers of origin; phenotypes; plant genetic resources; variability; component analyses; traits for breeding.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Вишнякова М.А., Бурляева М.О., Булынтцев С.В., Сеферова И.В., Плеханова Е.С., Нуждин С.В. Фенотипическое разнообразие местных сортов нута (*Cicer arietinum* L.) из центров происхождения культуры, сохраняемых в коллекции ВИР. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(2):170-179. DOI 10.18699/VJ16.18-0

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Vishnyakova M.A., Burlyaeva M.O., Bulyntsev S.V., Seferova I.V., Plekhanova E.S., Nuzhdin S.V. Phenotypic diversity of chickpea (*Cicer arietinum* L.) landraces accumulated in the Vavilov collection from the centers of the crop origin. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(2):170-179. DOI 10.18699/VJ16.18-0

Нут (*Cicer arietinum* L.) – древняя зернобобовая культура, имеющая большое экономическое значение. По площади посева в мировом земледелии нут занимает третье место среди зерновых бобовых, уступая только сое и фасоли. Нут – ценный источник растительного белка примерно для 30 % населения в мире, особенно в странах Юго-Западной Азии и Северной Африки (Afshin et al., 2014). В Российской Федерации в настоящее время нут стал значимой экспортной культурой, что выражается в росте посевных площадей и расширении ареала возделывания. Питательная ценность нута, семена которого содержат от 14.0 до 31.7 % белка и множество необходимых микроэлементов (Вишнякова, 2016), делает его перспективной культурой и на внутреннем рынке. В настоящее время в стране районирован 21 сорт нута. При возрастающем спросе на культуру необходимо создание новых высоко адаптивных сортов, селекционное улучшение которых должно быть направлено, в частности, на толерантность к засухе, устойчивость к болезням, особенно к аскохитозу. Скороспелость является признаком, актуальным для многих регионов производства нута.

Современная селекция значительно сузила историческое разнообразие культивируемого нута (Abbo et al., 2003). Для расширения генетической основы современных сортов необходимо привлечение в селекцию разнообразного исходного материала. В коллекции ВИР, которая служит постоянным источником материала для селекции не только в России, но и за рубежом, 3380 образцов нута. Более половины коллекции представляют местные сорта. Это богатый генофонд для поиска высоко адаптивных генотипов. Местные сорта обычно обладают большей фенотипической и генотипической изменчивостью, чем коммерческие сорта, а также толерантны к биотическим и абиотическим стрессорам (Veteläinen et al., 2009). Интрогрессия генетического материала из местных сортов в современные коммерческие сорта с помощью маркеропосредованной селекции может быть радикальным путем их улучшения. Поэтому изучение фенотипической изменчивости местных сортов по ряду селекционно-значимых признаков и поиск генов-кандидатов, определяющих эту изменчивость, актуальны для понимания динамики

селекции в исторической перспективе и расшифровки ее механизмов.

Центром происхождения нута считают юго-восточную Турцию и примыкающие к ней территории Сирии и Ирана (Harlan, 1992). Полагают, что нут впервые стали культивировать и употреблять в пищу 7500–6800 лет до нашей эры на юго-востоке Турции в Чайоню (van Zeist, Bottema, 1972) и 5450 лет до н. э. в Центральной Турции в Хациляре (van der Maesen, 1984). Н.И. Вавилов (1926) считал первичным центром происхождения нута юго-западную Азию и Средиземноморье, а вторичным центром – Эфиопию. Принято считать, что в районе Плодородного полуострова, в частности в современной Анатолии и восточном Средиземноморье, нут возник во времена неолита, в то время как в Эфиопии он впервые появился в Железном веке (Redden, Berger, 2007).

Согласно Н.И. Вавилову, существует четыре центра разнообразия нута: Средиземноморье, Центральная Азия, Ближний Восток и Индия (Vavilov, 1951). Более современные концепции, учитывающие наличие у нута двух типов семян – дези и кабули, предлагают различать пять центров разнообразия культуры: 1) бассейн Средиземноморья – для белосемянных форм кабули-типа; 2) Центральная Азия; 3) Западная Азия как вторичный центр для промежуточных форм между дези и кабули; 4) Индийский субконтинент для окрашенных семян дези-типа и 5) Эфиопия как вторичный центр для дези-типа (van der Maesen, 1984).

В коллекции ВИР сохраняется уникальный материал – старые местные сорта нута почти вековой давности из центров происхождения. В настоящее время такие сорта в большинстве своем исчезли из мест прежнего произрастания в результате замены их современными коммерческими сортами, из-за природных катаклизмов, урбанистических, техногенных и других факторов, стремительно изменяющих современный мир. Старые местные сорта из центров происхождения культуры собраны в экспедициях и привезены российскими учеными.

Цель данной работы – изучение фенотипического разнообразия местных сортов из центров происхождения нута на основе анализа изменчивости признаков растений.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили 1 082 местных сортов нута из коллекции ВИР, проанализированных по 11 признакам в течение 1996–2004 гг. в Астраханской области (Россия). Эта выборка репрезентативно отражает мировое разнообразие возделывания нута, так как включает образцы из 60 стран – производителей этой культуры. В числе этих образцов были и местные сорта из центров происхождения нута.

Более детально 75 образцов из Турции и 24 образца из Эфиопии (Абиссинии) были изучены нами по 15 признакам в полевых условиях в 2002–2005 гг. в Сирии в Международном центре сельскохозяйственных исследований в засушливых регионах (ICARDA) – в районе, расположенном в сравнительной близости к очагам происхождения культуры (табл. 1). Одним из главных признаков дифференциации генофонда нута является тип семян: дези и кабули. Семена дези-типа – мелкие, угловатые, имеют окрашенную семенную оболочку от кремового до черного цвета. Семена кабули-типа – крупные, округлые, светлоокрашенные. Иногда различают и третий тип семян – гороховидный, характеризующийся средними и мелкими семенами и кремовой окраской се-

менной кожуры (Pundir et al., 1988). Поскольку этот тип отражен не во всех дескрипторах нута, мы ограничились двумя основными – дези и кабули.

Турецкие образцы представляют собой экспедиционные сборы П.М. Жуковского в 1927 г. Эфиопские образцы собраны Н.И. Вавиловым в 1927 г., а также экспедициями ВИР в 1962 и 1970 гг.

Самая южная точка сбора находилась в Эфиопии в районе Аддис-Абебы (09°00' с. ш. и 38°45' в. д.), самая северная – на севере Турции в районе г. Кастамону (41°54' с. ш., 33°00' в. д.). Восточные пределы сборов – г. Харар Эфиопского нагорья, на высоте 1 800 м над у. м. (09°18' с. ш. и 42°07' в. д.), западные – у г. Маниса, расположенного недалеко от побережья Эгейского моря (38°45' с. ш., 28°00' в. д.) в Турции.

Полевую оценку осуществляли в соответствии с Международным дескриптором нута (Descriptors for chickpea..., 1993), по методикам, принятым в ВИР (Вишнякова и др., 2010) и Международном институте исследования сельскохозяйственных культур полуаридных тропиков (ICRISAT) (Pundir et al., 1988).

Посев в Сирии проводили в феврале, уборку – в августе. В Астраханской области посев в зависимости от погоды

Таблица 1. Изученные признаки

Обозначение признаков		Признаки
изученных у 1082 образцов в Астраханской области	изученных у 99 образцов в Сирии	
ab		Поражаемость аскохитозом, балл
	byld	Сухая масса растений с семенами и корнями, г
	caw	Ширина проекции растения, см
dflr	dflr	Период «всходы–цветение», дни
dmat	dmat	Период «всходы–созревание», дни
	fdu	Продолжительность цветения, дни
	fgc	Окраска цветка, балл
grh	grh	Тип куста (стелющийся, раскидистый, прямостоячий), балл
	hi	Уборочный индекс, %
hlp	hlp	Высота прикрепления нижнего (первого) боба, см
	ppp	Число бобов на растении, шт.
	ptht	Высота растения (длина главного побега), см
sc		Окраска семян, балл
ssh		Форма семян, балл
sw		Масса 1000 семян, г
	spp	Число семян с растения, шт.
	styl	Сухая масса растения без семян, г
styp	styp	Тип семян, балл
syld	syld	Масса семян с растения, г
yst		Урожайность семян с делянки, % к стандарту

приходился на период 20 апреля – 10 мая, уборку проводили в конце июля – августе.

Образцы сеяли рендомизированным методом в двукратной повторности. Ширина междурядий 60–70 см, расстояние между семенами 10 см. Анализировали по шесть растений каждой повторности.

Статистический анализ. Расчеты сделаны с помощью статистического пакета программ Statistica 7.0 для Windows.

Изменчивость структуры взаимосвязей признаков оценивали с помощью факторного анализа. Факторные нагрузки рассчитывали по методу главных компонент и выражали в коэффициентах корреляций с фактором. Значения коэффициента корреляции $r < 0.5$ рассматривались как низкие, $0.7 > r \geq 0.5$ – средние, $0.9 > r \geq 0.7$ – высокие, а $r \geq 0.9$ как очень сильные (Sokal, Rohlf, 1995; Ивантер, Коросов, 2003). Кроме того, были рассчитаны собственные значения для каждого фактора, доля факторов в общей дисперсии и совокупная (кумулятивная) доля извлекаемых факторов. Выбор числа оптимальных факторов осуществляли с помощью критерия каменистой осыпи (StatSoft Inc, 2013).

Результаты

По результатам оценки в Астраханской области 1082 образцов провели их анализ по географическому происхождению. Для удобства исследования страны происхождения разделили на 12 групп по принципу географической близости (рис. 1, а). Образцы из Турции и Эфиопии выделили в самостоятельные группы (см. рис. 1, б). Факторный анализ всех образцов, изученных по 11 признакам (признак принадлежности образцов к группам дези и кабули статистически не обрабатывался) в Астраханской области, выявил три фактора, описывающих 51 % общей изменчивости признаков (табл. 2).

Фактор 1 (F1 – 25.0 % дисперсии) выявил положительную взаимосвязь между показателями продуктивности растения, размером семян (массой 1000 шт.) и высотой прикрепления первого боба. В отрицательной связи с этими признаками оказался признак окраски семян. Таким образом, среди изученных образцов растения со светлыми крупными семенами и высоким расположением бобов отличаются наибольшей продуктивностью.

Фактор 2 (F2 – 15.0 % дисперсии) можно назвать фактором характеристики семян. В этом факторе оказались отрицательно зависимыми признаки формы и окраски семенной кожуры. Темноокрашенные семена преимущественно имеют угловатую форму, а светлоокрашенные – округлую. Следует отметить, что в данном факторе с не очень высокой, но значимой факторной нагрузкой находится признак поражаемость растений аскохитозом.

Фактор 3 (F3 – 11.0 % дисперсии) включал в себя признаки тип куста, период «всходы–созревание», продуктивность растения. Наблюдалась отрицательная взаимосвязь между продолжительностью вегетационного периода и признаками продуктивности растения, а также типом куста.

Интересно отметить, что продуктивность растения связана с двумя факторами: F1, включающим массу 1000 семян, и F3, взаимосвязанным с продолжительностью

вегетационного периода, что свидетельствует о том, что наиболее продуктивными являются крупносемянные и позднеспелые образцы.

Поскольку два первых фактора характеризуют большую часть изменчивости признаков, мы рассматривали расположение образцов только в их пространстве (см. рис. 1, а).

Результаты свидетельствуют о том, что образцам индийской, восточно-африканской и эфиопской групп присущи мелкие размеры семян, их угловатая форма и темная окраска, а также низкая продуктивность растений. В факторном пространстве на рис. 1, а они расположились сверху справа. При этом образцы из Эфиопии близки к образцам из Индии и обнаруживают сравнительную однородность. По признакам семян это в основном образцы группы дези. В противоположной части графика (см. рис. 1, а) сгруппировались образцы, характеризующиеся светлыми семенами округлой формы и высокой семенной продуктивностью растений – преимущественно кабули-типа. Это образцы из восточной части Европы и Средиземноморья. Образцы из Турции, Средней Азии и Кавказа отличались большой вариабельностью по сочетанию исследуемых признаков и образовали в факторном пространстве довольно большое и разреженное облако, объединяющее оба типа семян. На рис. 1, б цветом выделены только образцы из Турции и Эфиопии для более наглядного обозначения их места в общем генофонде местных сортов в коллекции ВИР.

Поскольку особый интерес для нас представляли старые местные сорта из районов происхождения нута – Турции (первичный центр) и Эфиопии (вторичный центр), мы осуществили более детальный анализ таких образцов из коллекции ВИР по большему числу селекционно-значимых признаков в условиях Сирии. Там, как отмечено выше, было изучено 75 турецких и 24 эфиопских образца по 15 признакам (см. табл. 1).

При анализе средних значений и степени варьирования признаков (CV) эфиопские образцы показали более узкие границы изменчивости большинства изученных признаков по сравнению с турецкими. Самыми варьирующими признаками в обеих группах были число семян (CV = 70.4 %) и число бобов с растения (CV = 63 %) у эфиопских образцов и 62.6 и 62.2 % – у турецких. Однако такие признаки, как окраска и тип семян, продолжительность межфазных периодов «всходы–цветение» и «всходы–созревание», высота растения, были у эфиопских образцов менее вариабельны. Образцы из Эфиопии были более скороспелыми, низкорослыми, с низким прикреплением нижнего боба, по сравнению с турецкими, имели большее число бобов и семян с растения и при этом низкую семенную продуктивность, что свидетельствует о более крупных семенах у турецких образцов (табл. 3).

По форме семян эфиопские образцы на 96 % относились к дези-типу, в то время как у турецких большая часть – 57 % образцов – отнесена к кабули-типу.

Эфиопские образцы имели рыжие, коричневые и черные семена, и только один образец из изученных был белосемянным, в то время как у турецких образцов белосемянными были около половины, по 15 % имели семенную кожуру розового и коричневого цвета, для остальных

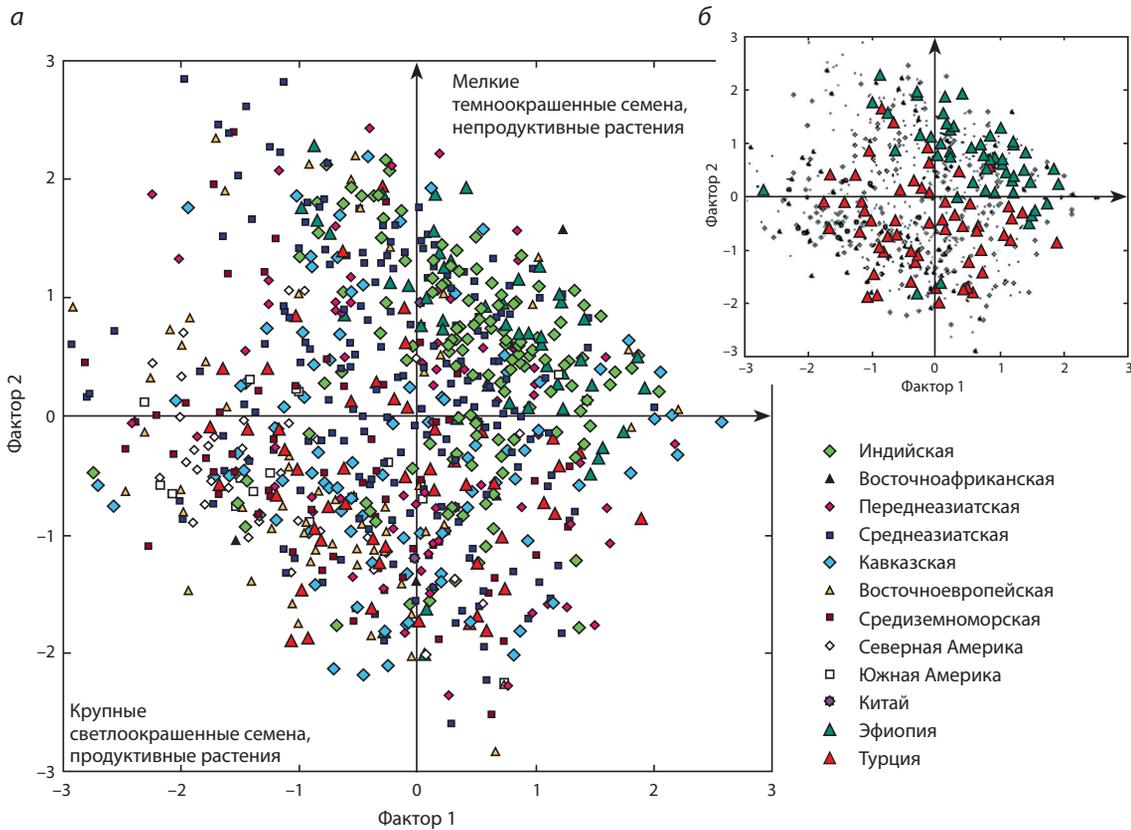


Рис. 1. Распределение образцов в пространстве первых двух факторов (факторные нагрузки рассчитаны для 10 признаков по результатам изучения 1082 местных сортов нута из коллекции ВИР). Цветом обозначены группы, выделенные по происхождению образцов: а – все изученные группы; б – образцы из Турции и Эфиопии.

Таблица 2. Факторная структура изменчивости признаков 1082 местных сортов нута различного географического происхождения

Признаки	Факторные нагрузки главных компонент, $p < 0.05$		
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Окраска семян	0.52	0.69	-0.02
Форма семян (угловатые/округлые)	-0.46	-0.72	-0.21
Тип куста	-0.24	-0.05	-0.43
Высота прикрепления первого боба	-0.63	0.21	-0.39
Масса 1000 семян	-0.55	-0.36	0.23
Период «всходы–цветение»	-0.29	-0.13	-0.29
Период «всходы–созревание»	-0.49	0.27	-0.48
Масса семян с растения	-0.67	0.37	0.50
Урожайность семян с делянки, % к стандарту	-0.75	0.32	0.43
Поражаемость аскохитозом	0.42	-0.43	0.25
Собственное значение	2.75	1.67	1.24
Доля общей дисперсии, %	25.0	15.0	11.0
Доля кумулятивной дисперсии, %	25.0	40.0	51.0

были характерны все оставшиеся в дескрипторе категории окрасок семян нута, кроме черной.

Факторный анализ изменчивости 15 признаков турецких и эфиопских образцов при изучении в Сирии выявил

пять факторов, описывающих 78.9 % общей дисперсии признаков (табл. 4).

Фактор 1 (F1 – 30.0 % дисперсии) выявил положительную взаимосвязь между показателями сухой массы рас-

Таблица 3. Описательные статистики для образцов из Эфиопии и Турции, изученных в Сирии

Признаки	Эфиопия				Турция			
	Среднее	min	max	CV, %	Среднее	min	max	CV, %
Период «всходы–цветение», дни	108.1	100.0	119.0	5.9	106.4	96.5	140.0	9.1
Ширина проекции растения, см	54.9	39.0	72.0	13.7	63.5	43.5	91.0	13.6
Продолжительность цветения, дни	27.8	18.0	31.0	11.0	25.9	9.0	34.0	15.6
Высота прикрепления нижнего боба, см	21.0	13.0	30.0	23.1	28.8	20.0	41.0	13.1
Высота растения, см	46.8	40.0	53.0	10.3	54.2	38.0	70.0	12.7
Тип куста, балл	2.5	2.0	3.0	20.5	2.7	1.0	4.0	19.3
Окраска цветка, балл	4.1	4.0	6.0	11.3	5.3	1.0	6.5	20.1
Тип семян, балл	1.0	1.0	2.0	20.4	1.6	1.0	2.0	31.6
Период «всходы–созревание», дни	157.1	149.0	166.0	2.6	164.1	129.0	183.0	5.3
Число бобов на растении, шт.	64.5	18.3	147.0	63.0	33.3	12.7	142.0	62.2
Сухая масса растения с семенами и корнями, г	38.2	18.1	51.1	21.9	5.4	1.9	11.6	29.0
Масса семян с растения, г	17.4	6.9	25.8	28.6	20.9	11.4	52.1	33.5
Сухая масса растения без семян, г	20.8	10.7	32.3	27.1	33.5	5.5	65.2	31.9
Уборочный индекс, %	45.5	24.3	59.6	19.4	40.9	26.0	72.1	16.6
Число семян с растения, шт.	81.4	18.0	196.0	70.4	34.1	13.0	145.0	62.6

Примечание. CV – коэффициент вариации.

Таблица 4. Факторная структура признаков 99 образцов нута из Эфиопии и Турции

Признаки	Факторные нагрузки главных компонент, $p < 0.05$				
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4	Фактор 5
Продолжительность цветения, дни	-0.20	-0.24	-0.18	0.77	0.30
Период «всходы–цветение», дни	-0.05	-0.73	0.29	-0.42	0.02
Ширина проекции растения, см	0.52	-0.03	-0.11	0.37	0.21
Высота прикрепления нижнего боба, см	0.76	0.01	-0.29	-0.40	0.17
Высота растения, см	0.67	-0.31	-0.27	-0.20	0.37
Тип куста, балл	0.11	-0.26	-0.02	0.22	-0.77
Окраска цветка, балл	0.66	0.20	0.57	0.13	-0.06
Тип семян, балл	0.64	0.18	0.66	0.17	-0.06
Период «всходы–созревание», дни	0.47	-0.36	0.55	-0.06	0.21
Число бобов на растении, шт.	-0.45	-0.78	0.16	0.12	0.17
Сухая масса растений с семенами и корнями, г	0.69	-0.55	-0.24	0.08	-0.20
Масса семян с растения, г	0.32	-0.77	-0.21	-0.03	-0.20
Сухая масса растения без семян, г	0.81	-0.32	-0.19	0.19	-0.11
Уборочный индекс, %	-0.56	-0.40	0.07	-0.19	-0.18
Число семян с растения, шт.	-0.53	-0.72	0.21	0.13	0.18
Собственное значение	4.45	3.24	1.56	1.32	1.13
Доля общей дисперсии, %	30.00	22.00	10.40	8.80	7.50
Доля кумулятивной дисперсии, %	30.00	52.00	62.40	71.40	78.90

тения с семенами и без них с высотой растения и высотой прикрепления нижнего боба, окраской цветка и типом семян и отрицательную – с уборочным индексом. Этот фактор можно интерпретировать как фактор вегетативного

развития растения или способности к росту и развитию, накоплению массы.

Фактор 2 (F_2 – 22.0 % дисперсии) можно назвать фактором потенциальной семенной продуктивности. Он

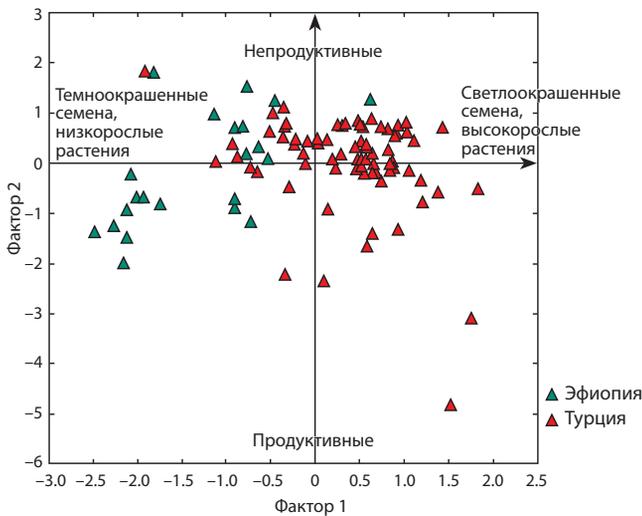


Рис. 2. Распределение образцов из Турции и Эфиопии, изученных в Сирии, в пространстве первых двух факторов.

включает признаки: число бобов на растении, сухая масса растения с семенами, масса и число семян с растения, продолжительность периода «всходы–цветение».

Фактор 3 (F3 – 10.4 % дисперсии) включал признаки: окраска цветка, период «всходы–созревание», тип семян. Его можно условно назвать фактором, выявляющим дифференциацию образцов по типу семян – дези и кабули.

Фактор 4 (F4 – 8.8 % дисперсии) включал продолжительность периодов «всходы–цветение», отрицательно взаимосвязанные с признаками цветение и высота прикрепления нижнего боба. То есть образцы с низким прикреплением бобов отличались коротким периодом «всходы–цветение» и продолжительным периодом цветения.

В факторе 5 (F5 – 7.5 % дисперсии) были отрицательно связаны тип куста (стоячий–компактный) и высота (длина) растения. Это значит, что у образцов с компактным кустом наблюдалась меньшая длина главного побега, чем у раскидистых или стелющихся растений.

На рис. 2 показано расположение образцов в пространстве первых двух факторов. Образцы из Турции находятся во всех зонах графика, поскольку характеризуются различными сочетаниями признаков. Образцы из Эфиопии располагаются в левой верхней и средней зонах (кроме одного образца), так как относятся к темносемянным, темноцветковым, с низким прикреплением первого боба на растении, с развалистой или стелющейся формой куста.

Таким образом, эфиопские образцы отличаются значительно меньшим разнообразием, мелкими темноокрашенными семенами угловатой формы. Растения невысокие, с низким прикреплением первого боба и низкой семенной продуктивностью. Турецкие образцы отличаются большим разнообразием по всем изученным нами морфологическим и хозяйственным признакам и обнаруживают все градации признаков, описанных в дескрипторах нута. Среди них встречаются самые продуктивные из изученных по сухой массе растения и по массе семян с растения (семенной продуктивности).

Обсуждение

Существуют разные определения местных сортов, у которых А.С. Zeven (1998) вслед за Е. Мауг (1937) предложил различать два типа: автохтонные – зародившиеся в данной стране (коренные) и аллохтонные – принесенные из другой местности и адаптировавшиеся к данной. Таким сортам приписывают высокую толерантность к биотическим и абиотическим стрессорам, что выражается в их стабильности. Они способны обеспечивать среднюю урожайность при невысоком уровне агротехники (Mansholt, 1909, цит. по [Zeven, 1998]). Придание качеств адаптивности современным сортам нута актуально для многих районов его производства. Так же, как у многих современных сельскохозяйственных культур, у коммерческих сортов нута сужается генетическое разнообразие (Abbo et al., 2003; Upadhyaya et al., 2008). В то же время специалисты отмечают, что гермоплазма нута, хранящаяся в мировых генбанках, используется для улучшения культуры очень ограниченно (Upadhyaya et al., 2002). К примеру, из 6.7 млн геномных вариантов, наблюдаемых у видов – диких родичей нута, только 179000 отмечены в современных селекционных линиях (Eric et al., устное сообщение).

В изученной нами выборке местных сортов из первичного и вторичного центров происхождения можно с достаточной степенью определенности отметить тенденцию географической приуроченности некоторых признаков, что соответствует теории Н.И. Вавилова (1927) о географической закономерности в распределении генов растений. В частности, им выявлено, что восточным (прииндийским) областям присущи микроформы зернобобовых, в том числе нута, а в Средиземноморье распространены макроформы. Это касается и признаков семян, и вегетативных органов растений. Образцам из Эфиопии, изученным нами, присущи преимущественно мелкие семена дези-типа с темной окраской семенной оболочки и темноокрашенные цветки. При этом сравнительно узкие границы изменчивости признаков, отмеченные нами у этих образцов, вступают в противоречие с утверждением о широком разнообразии цветков, бобов, окраски семян и вегетативных органов; варьировании поверхности и формы семян у дези-типа (Mogeno, Subero, 1978), подтвержденном неоднократно. В частности, это показано для 1956 образцов нута, представляющих репрезентативную выборку из коллекции Международного исследовательского института сельскохозяйственных культур полуаридных тропиков (ICRISAT), так называемой соге-коллекции. Анализ морфологических признаков этой выборки выявил меньшее значение среднего индекса фенотипического разнообразия у кабули-типа (0.1490) по сравнению с дези-типом (0.1656). Основной вклад в это различие, подсчитанное по методу М.А. Johns с коллегами (1997), определялся значительным ранжированием окраски цветков, семян и самих растений у дези-типа по сравнению с кабули, крапчатостью кожуры семени и полным ее отсутствием у кабули-типа, а также более разнообразной текстурой семенной оболочки (Upadhyaya et al., 2002). Интересно, что в нашем исследовании турецкие образцы дези-типа представлены образцами с большим разнообразием признаков, чем эфиопские.

Объяснение этому противоречию в следующем. Мы изучили образцы со сравнительно ограниченной территории. Между тем известно, географическое распространение дези-типа более широкое по сравнению с кабули: от восточного Средиземноморья до Центральной Азии и Индийского субконтинента. Распространение генофонда кабули-типа ограничено в основном западным Средиземноморьем, где растения дези-типа практически отсутствуют (Moreno, Cubero, 1978). На большой территории распространения дези-типа множество различных эколого-географических условий, экологических ниш и этносов. J. Harlan (1992) считал индийский субконтинент центром разнообразия нута, а L.J.G. van der Maesen (1984) – первичным центром разнообразия дези-типа.

Эфиопия – район древней культуры нута (Попова, 1937) – длительное время была довольно изолированной страной, далекой от торговых путей и имеющей мало международных контактов. Первобытный характер земледелия, господствовавший здесь даже в начале XX в., Н.И. Вавилов (1965) указывал в числе основных особенностей сельского хозяйства страны. По-видимому, этим и объясняется значительное однообразие образцов нута в Эфиопском центре происхождения. Такие характеристики, как мелко- и темносемянность, низкое прикрепление нижнего боба, низкая семенная продуктивность, развалистая/стелющаяся форма куста, свидетельствуют о низкой селекционной проработке нута в этих местах. Качественные признаки – угловатость семян, темная окраска семян и цветков – дикого типа, имеют доминантное наследование.

Н.И. Вавилов писал: «В Абиссинии мы встречаем такое богатство доминантных форм, как нигде в мире» (Вавилов, 1927. С. 766). Здесь он нашел темносемянные формы гороха, чечевицы, чины, фиолетовозерную пшеницу, темносемянный кориандр, зерновые с черными остями. В отношении нута он писал: «Среди нута (*Cicer arietinum*), конских бобов (*Vicia faba*), особенно среди первого, в Абиссинии часто встречаются черносемянные расы, почти не известные или очень редкие у нас в Туркестане и на Кавказе» (Вавилов, 1927). Он называл Эфиопию центром доминантных генов, откуда на север идет изоляция рецессивов. Известно, что светлая окраска цветков и семян – рецессивное проявление признака.

О малом разнообразии местных сортов нута Эфиопии по сравнению с интродуцированным зарубежным селекционным материалом свидетельствуют и современные молекулярно-генетические данные. При изучении 155 образцов из эфиопской коллекции генетических ресурсов посредством SSR-маркеров у интродуцированных генотипов был выявлен полиморфизм на уровне 70.27 % по сравнению с местными сортами разного географического происхождения, в сумме показавшими 36–57 % разнообразия (Keneni et al., 2012).

Несмотря на признание большинством ученых Передней Азии центром происхождения нута и предполагаемую относительную молодость эфиопского нута (Redden, Berger, 2007), по комплексу признаков нут Эфиопии, Индии и Памира следует считать наиболее древним (Попова, 1937). Характер изменчивости признаков и области распространения двух типов нута дают основание признать

дези-тип более примитивным (Gowda et al., 1987; Singh, 1997; Pearman, 2005; и др.). Возможно, компромиссным решением этого вопроса можно считать более дифференцированную систему центров разнообразия нута, предложенную L.J.G. van der Maesen (1984), в которой индийский субконтинент считается первичным центром разнообразия дези-типа, а Эфиопия – его вторичным центром.

Среди изученных турецких образцов соотношение дези- и кабули-типов было 43:57. Преобладали образцы с белыми семенами. Остальные имели розовую, рыжую, светло-коричневую и коричневую семенную кожуру. Вегетационный период турецких образцов при посеве в Сирии был в среднем на семь дней дольше, чем у эфиопских (см. табл. 3). При этом, однако, границы этого признака у турецких местных сортов гораздо шире, чем у эфиопских.

Во время своей экспедиции по Турции в 1927 г. П.М. Жуковский наблюдал, что нут в этой стране возделывался повсеместно и являлся общенациональным повседневным продуктом. Здесь наблюдалось исключительное сортовое разнообразие нута, характерное и для ряда других зернобобовых: вики, отчасти чечевицы и коровьего гороха. Он отметил две особенности культурных растений Турции того времени: 1) их формообразование происходило на стыке двух географических экологически различных областей – юго-западно-азиатской и средиземноморской; 2) они носили след древней селекции, искусственного отбора, т.е. местное население сыграло заметную роль в облагораживании культурных растений, таких как нут, горох, бобы, чечевица, коровий горох и ряд зерновых (Жуковский, 1933).

Рассмотрим наши данные в соответствии с эколого-географической классификацией вида *C. arietinum*, созданной в ВИР (Попова, 1937).

В пределах вида *C. arietinum* различают 46 разновидностей, более половины которых (29) обнаружены в Турции (Попова, Павлова, 1933). Разновидности, определяемые главным образом по признакам семян, цветков и бобов, объединяются в эколого-географические группы разновидностей, которые в экологическом значении соответствуют экотипам и имеют географическое название, связанное с ареалом.

Все образцы, имеющиеся в коллекции ВИР с территории Эфиопии, классифицированы как разновидности одной – абиссинской (*abissynicum*) – эколого-географической группы, совершенно своеобразной и эндемичной для Эфиопии. Этой группе наряду с описанными выше признаками присущи полусомкнутые кусты, мелкие бобы, требовательность к теплу как на ранних фазах развития, так и при созревании. Для растений характерна нейтральная реакция на фотопериод. В целом отмечена слабая дифференциация группы (Попова, 1937).

Автохтонность этой группы не вызывает сомнения. Единственный образец кабули-типа, встретившийся в выборке старых местных сортов из Эфиопии, мы склонны считать заносным, аллохтонным.

Образцы, собранные П. Жуковским на территории Турции, классифицированы следующим образом: кроме группы собственно турецких разновидностей (*turcicum*

G. Pop.), отмечены формы, относимые к испанской (*hispanicum* G. Pop.) и афганской (*afghanicum* G. Pop.) группам разновидностей (Попова, 1937). Турецкая группа отличается средними значениями размеров вегетативных органов, крупными семенами, высокой продуктивностью растений, устойчивостью к холоду на первых фазах и требовательностью к теплу при созревании.

Афганские разновидности, пришедшие в Турцию с востока, сравнительно позднеспелые, с более мелкими светлыми, реже темными и угловатыми семенами. Продуктивность растений – средняя. Эту группу отличает устойчивость к засухе. Для обеих групп характерна сомкнутость куста. Представители испанской группы разновидностей, собранные в западной части Турции, обладают крупными и светлыми округлыми семенами, большими размерами вегетативных органов и бобов, светлыми цветками. Растения этой группы среднеспелые, среднеустойчивые к засухе, требовательные к теплу. Как сказано выше, у изученных нами турецких образцов отмечен практически весь спектр признаков, указанных в дескрипторах нута. Следовательно, Турция к началу XX столетия была средоточием форм нута, присущих как восточному, так и западному Средиземноморью, а также районам, близким к Центральной и Средней Азии – Ирану и Афганистану. Мы полагаем, что это дает основание считать местные сорта нута в Турции преимущественно аллохтонными формами.

Эти особенности наглядно отражаются в изученной нами выборке турецких местных сортов. В связи с их формообразованием в различных экологических условиях, привнесением в страну западсредиземноморских и афганских форм, наличием примитивной селекции в различных регионах, между которыми было ограниченное сообщение, и возникло большое разнообразие турецкого генофонда местных сортов нута. Эфиопские местные сорта, будучи представителями автохтонной культурной флоры и эндемиками, произрастали на Эфиопском нагорье в сравнительно однородных почвенно-климатических условиях, практически не подвергались влиянию человека, поэтому варибельность их признаков была значительно ниже.

Сравнительно высокая изменчивость признаков у турецких местных сортов нута отмечена и в современных исследованиях посредством AFLP-маркирования (Taleb et al., 2008).

Таким образом, богатое фенотипическое разнообразие старых местных сортов из центров происхождения нута свидетельствует о том, что и на современном этапе селекции культуры они могут быть ценными источниками признаков скороспелости (эфиопские образцы), высокой продуктивности, крупности семян, устойчивости к засухе (турецкие образцы разных эколого-географических групп).

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект № 16-16-00007).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. Тр. по прикл. ботан. и сел. 1926;16:1-248.
- Вавилов Н.И. Географические закономерности в распределении генов культурных растений. Природа. 1927;10:764-773.
- Вавилов Н.И. Советская экспедиция в Абиссинию. Академик Н.И. Вавилов. Избранные труды. 1965;V:740-751.
- Вишнякова М.А. Коллекция ВИР как основа для расширения горизонтов селекции зернобобовых культур. Зернобобовые и крупяные культуры. 2016;2:5-12.
- Вишнякова М.А., Буравцева Т.В., Булынец С.В., Бурылева М.О., Семенова Е.В., Сеферова И.В., Егорова Г.П., Герасимова Т.В., Другова Е.В. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых ВИР: пополнение, сохранение и изучение. Методические указания. СПб.: ВИР, 2010.
- Жуковский П.М. Земледельческая Турция. (Азиатская часть – Анатолия). Ред. Н.И. Вавилов. М.; Л.: Сельхозгиз, 1933.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводский государственный университет. Петрозаводск, 2003.
- Попова Г.М. Нут. Культурная флора. Т. 4. Ред. Е.В. Вульф. М.; Л., 1937;23-71.
- Попова Г.М., Павлова А.М. Нут в Турции. П.М. Жуковский. Земледельческая Турция. (Азиатская часть – Анатолия). Ред. Н.И. Вавилов. М.; Л.: Сельхозгиз, 1933;310-347.
- Abbo S., Berger J., Turner N.C. Evolution of cultivated chickpea: four bottlenecks limit diversity and constrain adaptation. *Funct. Plant Biol.* 2003;30:1081-1087.
- Afshin A., Micha R., Khatibzadeh S., Mozaffarian D. Consumption of nuts and legumes and risk of incident ischemic heart disease, stroke, and diabetes: a systematic review and meta-analysis. *Am. J. Clin. Nutr.* 2014;100:278-288.
- CGIAR. Chickpea. Available at: <http://www.cgiar.org/our-strategy/crop-factsheets/chickpea>.
- Descriptors for chickpea (*Cicer arietinum* L.) IBPGR, ICRISAT, ICARDA. Rome, 1993.
- Gowda C.L.L., Rao B.V., Chopra S. Utility of desi × kabuli crosses in chickpea improvement. *Int. Chickpea Newsl.* 1987;17:4-6.
- Harlan J.R. *Crops and Man.* Am. Soc. Agron. Crop Sci. Soc. Am., Madison. 1992.
- Johns M.A., Skroch P.W., Nienhuis J., Hinrichsen P., Bascur G., Munoz-Schick C. Gene pool classification of common bean landraces from Chile based on RAPD and morphological data. *Crop Sci.* 1997; 37:605-613.
- Keneni G., Bekele E., Imtiaz M., Dagne K., Getu E., Assefa F. Genetic diversity and population structure of Ethiopian chickpea (*Cicer arietinum* L.) germplasm accessions from different geographical origins as revealed by microsatellite markers. *Plant Mol. Biol. Rep.* 2012;30:654-665.
- Maesen L.J.G. van der. Taxonomy, distribution and evolution of chickpea. Eds. J.R. Witcombe, W. Erskine. *Genetic Resources and Their Exploitation-Chickpeas, Faba Beans and Lentils.* Martinus Nijhoff/Junk, The Hague, The Netherlands, 1984;95-104.
- Mansholt U.J. Van Pesch Plantenteelt, beknopde handleiding tot de kennis van den Neederlandschen landbouw. 1909. Pt. 2. Plantenteelt. Zwolle.
- Mayr E. Alpine Landsorten in ihrer Bedeutung für die Praktische Züchtung. *Forschungsdienst*, 1937;4:162-166.
- Moreno M.T., Cubero J.I. Variation in *Cicer arietinum* L. *Euphytica.* 1978;27:465-485.
- Pearman G. Nuts, Seeds and Pulses. *The Cultural History of Plants.* Eds. C. Prance, M. Nesbitt. New York: Routledge, 2005;133-153.
- Pundir R.P.S., Reddy K.N., Mengesha V.Y. ICRISAT Chickpea Germplasm Catalog: Evaluation and Analysis. ICRISAT, Patancheru, India, 1988.
- Redden R.J., Berger J.D. History and Origin of Chickpea. Eds. S.S. Yadav, R. Redden, W. Chen, B. Sharma. *Chickpea Breeding and Management.* CABI, Wallingford, UK, 2007;1-13.

- Singh K. B. Chickpea (*Cicer arietinum* L.). Field Crop Res. 1997;53: 161-170.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research. New York: Freeman, 1995.
- StatSoft Inc, 2013. Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.com/textbook/>.
- Talebi R., Naji A.M., Fayas F. Geographical patterns of genetic diversity in cultivated chickpea (*Cicer arietinum* L.) characterized by amplified fragment length polymorphism. Plant Soil Environ. 2008;54:447-452.
- Upadhyaya H.D., Dwivedi S.L., Baum M., Varshney R.K., Udupa S.M., Gowda C.L., Hoisington D., Singh S. Genetic structure, diversity, and allelic richness in composite collection and reference set in chickpea (*Cicer arietinum* L.). BMC Plant Biol. 2008. DOI 10.1186/1471-2229-8-106.
- Upadhyaya H., Ortiz R., Bramel P., Singh S. Phenotypic diversity for morphological and agronomic characteristics in chickpea core collection. Euphytica. 2002;123:333-342.
- van Zeist W., Bottema S. Vegetation history of the eastern Mediterranean and the near east during the last 20.000 years. Eds. J.L. Bintliff, W. van Zeist. Paleoclimates, Palaenvironments and Human Communities in the Eastern Mediterranean Region in Later Prehistory. British Archeological Reports. Int. Ser. 133. 1972.
- Vavilov N.I. The origin, variation immunity and breeding of cultivated plants. Chronica Botanica. 1951;13:1-366.
- Veteläinen M., Negri V., Maxted N. European landraces on farm conservation, management and use. Bioversity Technical Bulletin. 2009;15. Bioversity International, Rome, Italy.
- Zeven A.C. Landraces: a review of definitions and classifications. Euphytica. 1998;104:127-139.