

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Генетические ресурсы люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) и их роль в доместикации и селекции культуры

М.А. Вишнякова¹✉, Е.В. Власова², Г.П. Егорова¹

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

² Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства, Москва, Россия

✉ m.vishnyakova.vir@gmail.com

Аннотация. Люпин узколистный (*Lupinus angustifolius* L.) – окультуренный вид многоцелевого назначения с очень короткой историей доместикации. Его используют как сидеральную, кормовую, продовольственную культуру, в качестве корма в рыбоводстве и в фармакологии. Однако генетический потенциал вида для создания продуктивных и адаптивных сортов далеко не реализован. Неоднократно показана узкая генетическая основа окультуренного генофонда по сравнению с диким. Поэтому эффективное использование генетических ресурсов вида имеет важное значение для дальнейшего развития культуры. Разнообразие генетических ресурсов люпина узколистного в мире, степень их изученности и пути применения можно представить посредством анализа сведений о коллекциях гермоплазмы вида, сохраняемых в национальных генбанках разных стран. В контексте этого анализа в статье приведены сведения о коллекции люпина узколистного ВИР: ее численности, составе, селекционном статусе образцов, методах изучения и выявления внутривидовой дифференциации, используемых классификациях. Показано, что коллекция люпина узколистного ВИР, занимающая второе место в мире по числу образцов, значительно отличается от других преобладанием в ней сортов научной селекции и селекционного материала, в то время как в большинстве коллекций преобладают дикие формы. Освещено значение дикого генофонда в селекции люпина узколистного в Австралии – мировом лидере производства культуры. Показана необходимость выявления эколого-географического разнообразия вида для создания сортов с адаптивными свойствами, соответствующими определенным условиям возделывания. Приведены данные оценки образцов коллекции ВИР по основным селекционно значимым признакам. Особое внимание уделено изучению образцов с ограниченным ветвлением, как перспективному генофонду для возделывания в сравнительно северных районах нашей страны. Они обладают меньшей, но более стабильной продуктивностью, пригодны для возделывания в загущенном посеве, что имеет целый ряд агротехнических преимуществ. Анализ работы с генетическими ресурсами люпина узколистного в различных национальных коллекциях мира способствует определению путей дальнейшей работы с коллекцией ВИР как единственным источником исходного материала для отечественной селекции.

Ключевые слова: люпин узколистный; генетические ресурсы; коллекции *ex situ*; разнообразие; генофонд; внутривидовая дифференциация; дикие формы.

Для цитирования: Вишнякова М.А., Власова Е.В., Егорова Г.П. Генетические ресурсы люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) и их роль в доместикации и селекции культуры. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(6):620-630. DOI 10.18699/VJ21.070

Genetic resources of narrow-leaved lupine (*Lupinus angustifolius* L.) and their role in its domestication and breeding

M.A. Vishnyakova¹✉, E.V. Vlasova², G.P. Egorova¹

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

² Federal Horticultural Research Center for Breeding, Agrotechnology and Nursery, Moscow, Russia

✉ m.vishnyakova.vir@gmail.com

Abstract. Narrow-leaved lupine (*Lupinus angustifolius* L.) is a cultivated multipurpose species with a very short history of domestication. It is used as a green manure, and for feed and food. This crop shows good prospects for use in pharmacology and as a source of fish feeds in aquaculture. However, its genetic potential for the development of productive and adaptable cultivars is far from being realized. For crop species, the genetic base of the cultivated gene pool has repeatedly been shown as being much narrower than that of the wild gene pool. Therefore, efficient utilization of a species' genetic resources is important for the crop's further improvement. Analyzing the information on the germplasm collections preserved in national gene banks can help perceive the worldwide diversity of *L. angustifolius* genetic resources and understand how they are studied and used. In this context, the data on the

narrow-leaved lupine collection held by VIR are presented: its size and composition, the breeding status of accessions, methods of studying and disclosing intraspecific differentiation, the classifications used, and the comparison of this information with available data on other collections. It appeared that VIR's collection of narrow-leaved lupine, ranking as the world's second largest, differed significantly from others by the prevalence of advanced cultivars and breeding material in it, while wild accessions prevailed in most collections. The importance of the wild gene pool for the narrow-leaved lupine breeding in Australia, the world leader in lupine production, is highlighted. The need to get an insight into the species' ecogeographic diversity in order to develop cultivars adaptable to certain cultivation conditions is shown. The data on the testing of VIR's collection for main crop characters valuable for breeders are presented. Special attention is paid to the study of accessions with limited branching as a promising gene pool for cultivation in relatively northern regions of Russia. They demonstrate lower but more stable productivity, and suitability for cultivation in planting patterns, which has a number of agronomic advantages. Analyzing the work with narrow-leaved lupine genetic resources in different national gene banks over the world helps shape the prospects of further activities with VIR's collection as the only source of promising material for domestic breeding.

Key words: narrow-leaved lupine; genetic resources; *ex situ* collections; diversity; gene pool; intraspecific differentiation; wild forms.

For citation: Vishnyakova M.A., Vlasova E.V., Egorova G.P. Genetic resources of narrow-leaved lupine (*Lupinus angustifolius* L.) and their role in its domestication and breeding. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(6):620-630. DOI 10.18699/VJ21.070

Введение

Коллекции генетических ресурсов растений (ГРП) – депозитарии гермоплазмы, существующие во многих странах мира и сохраняющие мировое разнообразие возделываемых растений и их диких родичей, отличаются друг от друга возрастом, численностью хранящихся в них образцов, таксономическим разнообразием, целями создания и использования. Сравнение различных коллекций по этим критериям достаточно затруднено, поскольку единого документального источника, содержащего данные по всем мировым коллекциям, нет.

Род *Lupinus* L. имеет широкий ареал. В Средиземноморье и Северной Африке распространены виды люпина Старого Света (подрод *Lupinus* L.), на Американских материках, в достаточном широком градиенте широт и высот – люпины Нового Света (подрод *Platycarpus* (Wats.) Kurl.). Среди богатого видового разнообразия рода только несколько видов доместицированы и широко введены в производство.

Наиболее насыщенным информацией, но далеко не полным документом, содержащим информацию о коллекциях люпина, является Европейская база данных (БД) *Lupinus* (The ECPGR *Lupinus* Database). В ней приведены сведения о 13964 образцах рода *Lupinus*, содержащихся в 13 генбанках 10 стран мира.

К сожалению, в Европейскую базу *Lupinus* не вошли сведения о коллекциях ВИР и Белоруссии, к тому же приведенные в ней данные в последний раз актуализированы почти десять лет назад. В других источниках о видовом составе мировых коллекций люпина повторяются эти же данные (Święcicki et al., 2015) или приведены еще более старые (Buirchell, Cowling, 1998) либо только суммарное число образцов разных видов рода (Berger et al., 2013).

По занимаемым площадям в мире в настоящее время среди других культурных видов лидирует люпин узколистный (*L. angustifolius* L.). Это самый скороспелый и наиболее пластичный из возделываемых видов и единственный адаптированный к сравнительно северным широтам. Область применения растения очень разнопланова. Традиционно это сидеральная и кормовая культура. С недавнего времени активно реализуется его продоволь-

ственный потенциал. Хинолизидиновые алкалоиды семян люпинов представляют интерес для фармакологии (Вишнякова и др., 2020). Уже несколько десятилетий переработанное зерно разных видов люпина, в том числе узколистного, используют в составе кормов в аквакультуре. Этому аспекту посвящено множество публикаций и интернет-ресурсов. В качестве примера приводим сводку B.D. Glencross (2001).

Питательная ценность люпина узколистного определяется высоким содержанием белка – 30–40 %, углеводов – 40 %, масла – 6 %, множеством минеральных веществ, витаминов и других ценных ингредиентов. Он широко возделывается в Северо-Восточной Европе (Германия, Нидерланды, Польша, Литва), США, Новой Зеландии, Белоруссии. Мировой лидер производства и экспорта культуры, а также изучения генетических ресурсов (ГР) вида и наиболее значимых селекционных достижений – Австралия (Вишнякова и др., 2020; Cowling, 2020). В Российской Федерации в 2019 г. его производственные площади составили 78971 га, благодаря чему наша страна – один из лидеров мирового производства культуры (<http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>).

В Государственном реестре селекционных достижений РФ 27 сортов люпина, из них за последние пять лет было создано всего семь. Это немного по масштабам страны, однако нужно отметить, что все сорта российской селекции. Совершенно очевидно, что для интенсификации селекции культуры необходим хорошо охарактеризованный исходный материал. Единственный источник такого материала в нашей стране – коллекция ГРП ВИР.

Цель нашей статьи – проанализировать мировое разнообразие генетических ресурсов люпина узколистного, сохраняемых в национальных коллекциях *ex situ* в генбанках разных стран, с акцентом на коллекцию ВИР и обсудить перспективы эффективного использования этих ресурсов.

Когда и где доместицирован *L. angustifolius*

Lupinus angustifolius – очень полиморфный вид, обладающий широким адаптационным потенциалом. Географический диапазон возделывания люпина узколистного – от 30° ю. ш. до 60° с. ш. Растения могут выдерживать пони-

жение температуры воздуха до -9°C (Купцов, Такунов, 2006). Известная максимальная высота местообитаний вида – 1800 м над ур. моря. Градиент рН почвы – 4.2–9.0. Годовое количество осадков в местах естественного произрастания представителей вида составляет 200–1500 мм (Buirchell, Cowling, 1998). Растения люпина узколистного способны произрастать на почвах с дефицитом азота и фосфора. На разнообразии морфологических признаков и адаптивных свойств люпина наложила отпечаток широкая экологическая амплитуда его местообитаний.

Центр происхождения люпина узколистного – Средиземноморье. В диком состоянии *L. angustifolius* встречается гораздо чаще, чем другие виды люпина Старого Света, и до сих пор распространен по всему Средиземноморью (Cowling, 1986), а также в Малой Азии, Закавказье, Иране (Gladstones et al., 1998). Исследования последних лет показали, что самый большой полиморфизм отмечается у диких форм люпина узколистного из Западного Средиземноморья. Сделано предположение, что именно генофонд Иберийского полуострова, мигрируя на восток, положил основу domestikации вида (Mousavi-Derazmahalleh et al., 2018a, b).

Началом domestikации вида принято считать 1930–1940-е гг., когда на основе открытых безалкалоидных мутантов (Sengbusch, 1931) в Германии и Швеции стали создавать кормовые сорта (Майсурия, Атабекова, 1974). Однако австралийские ученые ведут отсчет с 1960–1970-х гг. (Gladstones, 1970). В это время в Австралии выводили сорта, сочетающие в генотипе максимум генов, определяющих синдром domestikации, а именно: безалкалоидности (*iuc*), нерастрескиваемости бобов (*le*, *ta*), раннего цветения (*Jul*, *Ku*), проницаемости семенной оболочки (*moll*), белой окраски цветков и семян (*leuc*) (Cowling, 2020). Успехи австралийской селекции привели к увеличению урожайности культуры в начале XXI в. в основных районах возделывания в Западной Австралии в два-три раза с момента выпуска первого сорта в 1967 г. (French, Buirchell, 2005).

История коллекции люпина узколистного ВИР

Со времен Н.И. Вавилова в коллекцию ВИР привлекаются представители культурной и сопутствующей ей дикой флоры, виды и сорта с необходимыми определенными отдельными свойствами, которые могут быть использованы отечественной селекцией (Вавилов, 1925).

Первые образцы люпина узколистного, поступившие в коллекцию ВИР, датированы 1919 г. (рис. 1). Эти образцы были получены от профессора Д.Н. Прянишникова из Московского сельскохозяйственного института (ныне РГАУ МСХА им. К.А. Тимирязева). Интенсивный рост коллекции люпина, как и большинства коллекций ВИР, начался с приходом в институт Н.И. Вавилова. В 1920-х гг. Н.И. Вавилов и сотрудники института масштабно выписывали материал из ботанических садов Франции, Англии, Швеции, Польши, Чехословакии, Швейцарии, Дании и др. Активно поступал селекционный материал из Франции (фирма Vilmorin), Англии (Suttons seeds & Bulbs) и Германии (Haage und Schmidt). Чрезвычайно важными для формирования коллекции стали экспедиции Н.И. Вавилова в центры происхождения люпина. В 1926–1927 гг.

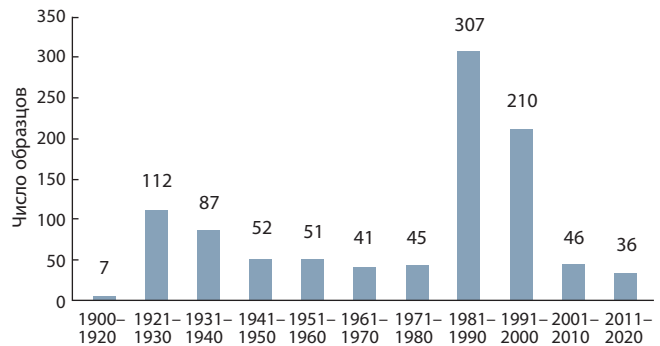


Рис. 1. Динамика пополнения коллекции в историческом аспекте.

в странах Средиземноморья – Италии, Греции, Испании, Алжире, Палестине – были собраны ценные образцы *L. angustifolius*. В частности, из Палестины привезены образцы, характеризующиеся скороспелостью, быстрым ростом в первую половину вегетации, высокой урожайностью вегетативной массы, высоким содержанием белка и масла в семенах (Курлович и др., 1991). Образцы из Алжира отличаются термонейтральностью и высокой продуктивностью. Всего Н.И. Вавиловым привлечено в коллекцию 109 образцов разных видов люпина: 54 – из Средиземноморья, 9 – с Американских континентов, 46 – из Западной Украины и Белоруссии. Среди них 12 образцов люпина узколистного. В последней экспедиции по Западной Украине Н.И. Вавиловым был найден безалкалоидный образец люпина узколистного, поступивший в коллекцию 16 ноября 1940 г.

В 1930–1940-х гг. продолжался интенсивный рост коллекции, в том числе за счет материала с опытных селекционных станций (ОСС), например Новозыбковской ОС, где селекционная работа с люпином была начата в 1925 г., а также за счет экспедиционных сборов по Белоруссии и Украине, откуда поступали преимущественно местные сорта и селекционный материал.

Во время Великой Отечественной войны, несмотря на усилия сотрудников института по сохранению коллекции, часть образцов была утрачена. Однако уже в 1945 г. начал поступать материал с ОСС: Новозыбковской, Белорусской, Тирайненской (Латвия), из МСХА им. К.А. Тимирязева.

В последующие годы коллекция пополнилась селекционным материалом из Белоруссии и России, в частности из созданного в 1987 г. ВНИИ люпина (в настоящее время филиал Федерального научного центра кормопроизводства и агроэкологии им. В.Р. Вильямса). Постоянно привлекался материал из генбанков Германии (Gatersleben), Китая, Австралии (CLIMA), Кении (GBK – National Gene Bank of Kenya) и др. Значительное число образцов было выписано из Польши (*Lupinus Gene Bank*). Это сорта, местные популяции и дикие формы *L. angustifolius* из центров происхождения. Кроме того, выписывали материал из ботанических садов Великобритании, Франции, Германии и др.

Из двух международных экспедиций в Португалию в 1991 и 2001 гг. сотрудники ВИР привезли 28 образцов местных, диких и одичавших форм *L. angustifolius*. Из экспедиции в Бразилию получены местные сорта.

Состав коллекции ВИР

В настоящее время коллекция насчитывает 887 образцов из 26 стран мира (рис. 2).

Самые большие поступления были из Белоруссии, где селекция люпина узколистного началась в 30-х гг. прошлого столетия. Сорт Розовый 399, выведенный Я.Н. Свирским, поступил в коллекцию в 1945 г. Сорт Белорусский 155, полученный из высокорослого белоцветкового мутанта, включен в коллекцию в 1952 г. Образцы из Белоруссии представляют собой сорта и селекционный материал, обладающий такими ценными признаками, как скороспелость, продуктивность, детерминантный тип роста, нерастрескиваемость бобов, безалкалоидность, устойчивость к болезням и др. Среди них много сортов, сочетающих комплекс селекционно значимых генов: высокого содержания белка, устойчивости к болезням, нерастрескиваемости бобов, низкого содержания алкалоидов и т. п.

Внутривидовые классификации люпина узколистного, используемые в ВИР

Эколого-географическая. Результатом изучения эволюционной структуры вида – продолжения заложенного Н.И. Вавиловым учения о внутривидовой дифференциации (Вавилов, 1928, 1962) – явилась эколого-географическая классификация, созданная на основе анализа коллекции ВИР (Курлович и др., 1995). Дикие формы классифицированы на геотипы или эколого-географические группы экотипов. Из семи установленных геотипов шесть произрастают в Средиземноморье (рис. 3). В пределах геотипов различают экотипы: придорожные, скальные, горные, сидерационные и т. п.

Широкого признания у исследователей и селекционеров эта классификация не получила. Тем не менее она отражает закономерности внутривидовой изменчивости генофонда, знание которых оптимизирует поиск определенных генов и признаков для селекции специализированных сортов. Показано, что источники для создания мелкосемянных сортов с большой биомассой следует искать на Иберийском полуострове. Здесь же в горных районах

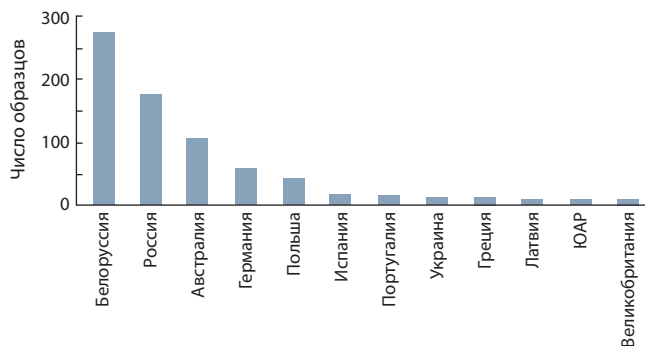


Рис. 2. Число образцов *L. angustifolius*, поступивших в коллекцию ВИР из разных стран мира. Показаны страны, из которых поступило не менее 10 образцов.

можно найти источники холодоустойчивости, а также образцы, устойчивые к антракнозу и серой пятнистости. Образцы с Балканского полуострова и из Палестины можно использовать для выведения зерновых скороспелых и крупносемянных сортов (Курлович и др., 1995).

Агроэкологическая. Разнообразие окультуренных форм представлено агрогеотипами: Австралийским, Германским, Польским, Северо-Американским и Восточно-Европейским, объединяющими различные сортотипы (Курлович и др., 1995). Сортотипы включают группы сортов одного направления использования со сходными биологическими и агрономическими свойствами.

Эта классификация отразила историю и специфику селекции в разных странах, определяемую почвенно-климатическими условиями, приемами выращивания, традициями селекции, имеющимся исходным материалом и т. п. Так, австралийские и американские сорта возделывают в осенне-зимний период, поэтому для американских сортов важна устойчивость к заморозкам и возврату холодов в весенний период. Сорта, создаваемые в Северной Европе (Gresta et al., 2017), а также в РФ и Белоруссии, должны обладать коротким вегетационным периодом, быть адаптированы к невысокой сумме среднесуточных температур. Вовлечение в гибридизацию местных сортов и диких



Рис. 3. Распределение геотипов (эколого-географических групп) *L. angustifolius* в Средиземноморье – центре разнообразия вида, по (Курлович и др., 1995).

образцов из коллекции позволяет придать сортам устойчивость к заморозкам и болезням (Анохина и др., 2012). Однако использование такого материала в европейской селекции незначительно. В Австралии же селекционеры, начав селекцию в 1960-х гг. на основе нескольких элитных сортов из Европы и США («сортов-основателей») и наблюдая эффект «бутылочного горлышка» деструкции, стали активно привлекать в скрещивания дикие формы. Со временем в родословных новых сортов пропорция диких экотипов увеличивалась, а «сортов-основателей» снижалась. Это позволило получить в начале 2000-х гг. высокопродуктивные сорта, которые по урожайности на 81 % превысили сорта австралийской селекции 1960-х гг., а кроме того, приобрели устойчивость к основным патогенам и толерантность к гербицидам (Cowling, 2020). Надо отметить, что во всех странах приоритетом является создание сортов, устойчивых к болезням.

Агроэкологическая классификация указывает на конкретные признаки и свойства, которые нужно искать в сортотипах как источниках для селекции. Однако, в связи с прогрессом селекции и сортоосменой за последние 25 лет, эта типизация требует развития. К примеру, в ней нет сортотипов, являющихся источниками признаков для селекции сортов продовольственного назначения, а также для корма рыб в индустрии рыбоводства – стремительно развивающихся направлениях применения люпина узколистного.

Ботаническая классификация (Курлович, Станкевич, 1990; Kurlovich, 2002; Купцов, Такунов, 2006; Vlasova, 2015) систематизирует внутривидовое разнообразие вида *L. angustifolius* по окраске вегетативных и генеративных органов. Определяет разновидности люпина узколистного (по окраске венчика в совокупности с окраской и рисунком семенной кожуры) и подразновидности (по окраске и наличию антоциана на вегетативных органах). В ранге формы выделяют детерминантные и фасцированные морфотипы. Классификация позволяет поддерживать аутентичность образцов ВИР в ходе их репродуцирования, используется селекционерами при апробации посевов и генетиками для установления сцепления генов.

Одна из наиболее трудно выполнимых задач при морфологической характеристике образцов у люпина узколистного – описание габитуса растений, особенностей ветвления и плодообразования. Трудности связаны с отсутствием устоявшейся терминологии, изменчивостью признаков под влиянием среды и наличием переходных форм.

Морфофизиологическая классификация по характеру роста и ветвления стебля, предложенная Н.С. Купцовым (2001), в настоящее время признана наиболее удобным инструментом характеристики габитуса образцов люпина узколистного. В зависимости от степени редукции ветвления формируются морфотипы: дикий, квазидикий, псевдодикий, щитковидный, метельчатый, колосовидный, пальмовидный. Дикий тип отличается индетерминантным ростом стебля и неограниченным ветвлением. При этом формирование бобов и созревание семян происходят одновременно и, как правило, затягиваются. У остальных морфотипов ветвление в той или иной степени ограничено (детерминировано) генетически и заблокировано соцветия-

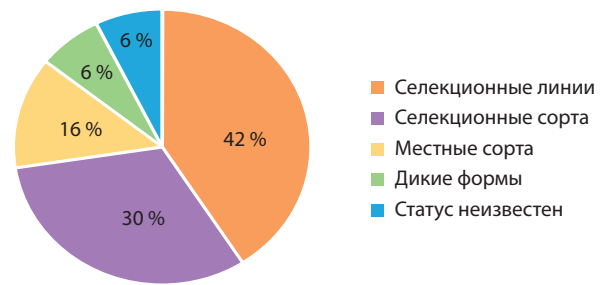


Рис. 4. Диаграмма, отражающая состав коллекции люпина узколистного ВИР по статусу образца.

ми. Гибридологическими методами установлено число генов и характер наследования признаков у разных форм с редукцией ветвления (Adhikari et al., 2001; Oram, 2002; Купцов, Такунов, 2006).

В качестве примеров образцов коллекции ВИР с ограниченным ветвлением можно привести следующие: *колосовидного типа*: к-3546, к-3695, Россия; к-3762, Германия; к-2955, к-3829, к-3830, к-3832, Беларусь; к-3501, к-3502, Польша; *щитковидного*: к-3923, Беларусь; *метельчатого*: к-3646, к-3641, Россия; *пальмовидного*: к-2979, к-2249, Россия. Разная морфофизиологическая структура растений определяет их биологические свойства, такие как толерантность к загущению в монопосеве, темпы роста, дружные цветение и созревание, стабильная урожайность и др.

Селекционный статус. В коллекции люпина узколистного ВИР представлены: 261 сорт научной селекции, 370 образцов селекционного материала, 142 местных сорта, 55 диких форм, 50 образцов с неопределенным статусом (рис. 4).

Результаты скрининга коллекции люпина узколистного ВИР по селекционно значимым признакам

Содержание алкалоидов в семенах оценено у 640 образцов (73 % коллекции): >1 % – 140 образцов (высокоалкалоидные); 0.4–1.0 % – 23 образца; 0.1–0.399 % – 50 образцов; 0.025–0.099 % – 230 образцов (малоалкалоидные); <0.025 % – 197 образцов (безалкалоидные). Данные получены в результате полевой экспресс-оценки посредством реактива Драгендорфа (Ермаков и др., 1987) и из литературных источников. Большинство проанализированных образцов (67 %) относятся к мало- и безалкалоидным. В настоящее время в ВИР апробированы и выбраны способы для массового скрининга коллекции по содержанию алкалоидов посредством хроматографических методов анализа, которые обеспечат более точную оценку (Kushnareva et al., 2020).

Коллекцию изучали также по устойчивости к пониженным температурам. Выделены источники холодоустойчивости (Барашкова и др., 1978).

Биохимический скрининг по содержанию белка и масла в семенах выявил размах изменчивости этих признаков и образцы с максимальным содержанием белка (37.9–39.2 %) и масла (7.5–8.4 %) (Бенкен и др., 1993).

Довольно длительное время (1971–1987 гг.) проводили оценку коллекции на устойчивость к фузариозу на

Таблица 1. Значения основных признаков семенной продуктивности образцов люпина узколистного из коллекции ВИР, оцененных в Московской (Ступинский район) и Ленинградской (г. Пушкин) областях

Признак	Область	Mean	Min	Max	SD
Высота растения (главный стебель), см	Московская	44.7	33.0	64.8	5.2
	Ленинградская	86.6	55.5	123.8	18.21
Число продуктивных ветвей	Московская	2.6	0.7	5.4	1.2
	Ленинградская	5.6	2.8	10.8	1.59
Число бобов на растении	Московская	9.2	7.6	26.3	1.1
	Ленинградская	35.5	16.2	76.9	13.36
Число бобов на боковых ветвях	Московская	5.0	0.8	15.2	2.9
	Ленинградская	28.7	7.3	68.7	13.58
Масса семян/растение, г	Московская	4.9	3.3	9.9	1.2
	Ленинградская	15.7	3.5	35.0	6.41
Масса 1000 семян	Московская	117.2	67.3	167.5	18.7
	Ленинградская	151.1	114.0	186.1	1.85

жестком инфекционном фоне, в том числе на двух-трех фонах, созданных разными методами и расположенных в разных регионах: в Брянской, Киевской и Ленинградской областях. Выявлены образцы с очень высокой степенью устойчивости к болезни, среди которых к-2166, 2167 (Польша), к-1908, 2266 (Россия), к-74 (Беларусь). Для большинства образцов известны группа спелости и масса 1000 семян (Киселев и др., 1981, 1988, 1993; Курлович и др., 1990).

В течение многих лет коллекцию люпина узколистного ВИР изучают в двух пунктах: в Центральном Нечерноземье (Ступинский район Московской области, пос. Михнево) и на Северо-Западе РФ (г. Пушкин, Ленинградская область). В Ступино климат умеренно континентальный, средняя многолетняя сумма активных температур 2000–2200 °С, сумма осадков 379 мм, а вегетационный период длится 130–135 дней. Климат г. Пушкин умеренный и влажный, переходный от морского к континентальному, средняя многолетняя сумма активных температур 1879 °С, сумма осадков 637 мм, вегетационный период 105–125 дней. Необходимо отметить, что в условиях г. Пушкин не все образцы люпина узколистного успевают сформировать зрелые семена.

Полевое фенотипирование включает оценку основных агрономических признаков: урожайность, группу спелости и поражаемость болезнями, элементы продуктивности растения: ветвистость, число бобов на растении, массу семян с растения и массу 1000 семян.

В Московской области в 2009–2019 гг. изучали образцы с ограниченным типом ветвления – генофонд, полученный на основе естественных и индуцированных мутаций. В Пушкине в течение многих лет исследовали разные по происхождению и статусу образцы коллекции. Сопоставление результатов свидетельствует о меньшем размахе варьирования признаков продуктивности у форм с детерминантным ветвлением, представленных современными сортами и селекционным материалом России, Белоруссии и стран Европы (Германия, Польша, Латвия

и др.), по сравнению с очень разнородным материалом, изучаемым в Ленинградской области. Меньшая, но стабильная продуктивность, ограниченная высота растений и число ветвей позволяют выращивать такие мутанты в загущенных посевах, что облегчает борьбу с сорняками; они не требуют дефолиации для ускорения созревания, и в целом повышается технологичность уборки (табл. 1).

Сравнение селекционно значимых признаков образцов с ограниченным типом ветвления с таковыми у сортов с индетерминантным ростом (диким морфотипом) в условиях Московской области свидетельствовало о более низкой семенной продуктивности первых из-за небольшого числа бобов, формирующихся на боковых ветвях. В течение восьми лет в условиях жаркого лета продолжительность вегетационного периода образцов разного типа ветвления была на одном уровне – 60–80 дней. Но за четыре года с летними температурами воздуха, понизившимися до среднееголетних значений, получение семян с индетерминантных сортов, в отличие от детерминантных, стало затруднительным без применения дефолиантов либо дозаривания. Таким образом, образцы колосовидного типа имеют преимущества при выращивании в северных и северо-западных регионах страны благодаря скороспелости и дружному созреванию семян.

Выявлен комплекс фитофагов, поражающих растения люпина узколистного в Центральном Нечерноземье – основном регионе производства культуры. Наибольшее поражение наносили: *Cerathophorum setosum* Kirchn., *Thielaviopsis basicola* (Berk. & Broome) Ferraris, *Fusarium sambucinum* Fuckel, *Alternaria tenuissima* (Kunze) Wiltshire, *Pythium mamillatum* Meurs, *Cylindrocladium* spp. (Головин, Власова, 2015).

На Северо-Западе РФ отмечались массовые поражения люпиновой тлей (*Macrosiphum albifrons* Essig), наблюдались симптомы вирусных болезней *Phaseolus virus 2* Smith (BYMV – bean yellow mosaic virus) и вирус мозаики огурца *Cucumis virus 1* Smith (CMV – cucumber mosaic

virus). Среди патогенных грибов доминировали представители родов *Fusarium* Link, *Botrytis* P. Micheli ex Pers., *Sclerotinia* Fuckel и *Stemphylium* Wallr. Найдены также сапротрофные грибы из родов *Alternaria* Nees, *Cladosporium* Link и *Epicoccum* Link. Проявления антракноза (возбудитель – *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc.) в обоих регионах незначительны.

Сравнение мировых коллекций ГР люпина узколистного по ряду параметров

Размер коллекций. Крупнейшая в мире коллекция люпина узколистного принадлежит Австралии (CLIMA) – 2165 образцов. Коллекция ВИР на втором месте – 887 образцов, далее (по убывающей) коллекции: Научно-практического центра Национальной академии наук Беларуси – 690 образцов, Испании – 542, Белорусского государственного университета – 371, Польши – 361, Португалии – 291, Германии – 279, США – 190. Численность образцов приведена по Европейской БД *Lupinus*, сведения о коллекции ВИР – по данным авторов статьи, о коллекции Белоруссии – по (Привалов и др., 2020).

Статус образца. Анализируя селекционный статус 3894 образцов люпина узколистного, представленных в Европейской БД *Lupinus*, надо отметить, что сопоставление нашей коллекции с мировыми по этому критерию затруднено. Во-первых, не везде одинаково понимают все категории статуса. К примеру, в этой БД очень мало местных сортов – 1.8 %, тогда как в коллекции ВИР мы считаем таковыми 16 %. Во-вторых, категория “weedy” (сорные) по отношению к люпину узколистному номинирована только в БД Испанского центра и в португальских коллекциях ГР вида. В коллекции ВИР такой категории нет. В некоторых генбанках отсутствует видовая дифференциация рода *Lupinus*. В ряде БД нет идентификации статуса образца. Картирующие популяции указаны только в австралийской коллекции, а мутанты имеются лишь в австралийской и польской коллекциях. Поэтому дифференциация мировых ГР люпина узколистного по статусу образцов в определенной степени условна. В качестве безусловного факта следует признать, что преобладают в мировых коллекциях дикие образцы вида. Так, в коллекции Центра ГРР Испании они составляют 82 %, в национальной коллекции Австралии (CLIMA) – 60 %.

По результатам нашего анализа, в среднем в мировом генофонде люпина узколистного содержится 62 % диких форм, 12 % селекционного материала (линий, гибридов, картирующих популяций), 11 % сортов научной селекции, 11 % образцов с неопределенным статусом, 2 % мутантов, 1.7 % местных сортов и 0.7 % сорных образцов.

Анализ более старого, но более репрезентативного источника, включающего 5684 образца люпина узколистного из 17 коллекций мира (Buirchell, Cowling, 1998), также свидетельствует о преобладании в коллекциях диких форм и местных сортов. В конце XX в. в австралийской коллекции они составляли 70 %, в коллекции Португалии – 100 %, в трех коллекциях Испании – от 80 до 100 %, в коллекции Германии (Braunschweig) – 78 %, Польши – около 50 %.

В коллекции ВИР на современном этапе 42 % образцов представлены селекционным материалом, 30 % – сортами научной селекции, 16 % – местными сортами, по 6 % – дикими формами и образцами неопределенного статуса. То есть коллекция люпина узколистного ВИР имеет значительно больше материала, так или иначе затронутого селекцией (селекционные сорта и селекционный материал), чем все мировые коллекции вида; при этом наличие диких форм, которые преобладают в других коллекциях, в ней несравнимо мало. Между тем самые продуктивные австралийские безалкалоидные сорта созданы методами скрещиваний культурных и диких генотипов, несмотря на то что в коллекции имеются элитные сорта из других стран мира. Австралийские специалисты полагают, что ГР диких форм принципиально важны и для будущего улучшения люпина узколистного (Gladstones et al., 1998; Mousavi-Derazmahalleh et al., 2018a; Cowling, 2020).

Фенотипические данные мы могли сравнить только для нескольких признаков, оцененных и у образцов коллекции ВИР, и в австралийской коллекции (CLIMA). Сравнение показывает большой размах изменчивости значений этих признаков в австралийской коллекции (табл. 2), что можно объяснить наличием в ней преимущественно диких форм, рекомбинантных инбредных линий, популяций мутантов и гибридов, генетическое разнообразие которых в совокупности значительно шире, чем у коллекции ВИР, содержащей преимущественно сорта научной селекции и селекционный материал.

Таблица 2. Значение некоторых фенотипических признаков в коллекциях люпина ВИР и Австралии (CLIMA) (Buirchell, Cowling, 1998)

Признак	Генбанк	Min	Mean	Max	SD
Высота растения, см	ВИР	47.1	70.1	135.1	20.3
	CLIMA	10.0	85.0	170.0	22.3
Масса 100 семян, г	ВИР	7.5	14.3	21.1	–
	CLIMA	2.9	11.3	24.4	3.9
Число бобов на главном стебле, шт.	ВИР	2.4	6.8	11.3	2.30
	CLIMA	1.0	10.0	27.0	7.7
Белок в семенах, %	ВИР	18.0	–	39.2	–
	CLIMA	18.8	31.5	40.6	–

Примечание. Данные оценки ВИР – г. Пушкин (59° с. ш., 30° в. д.), CLIMA – г. Перт (31 ю. ш., 115° в. д.).

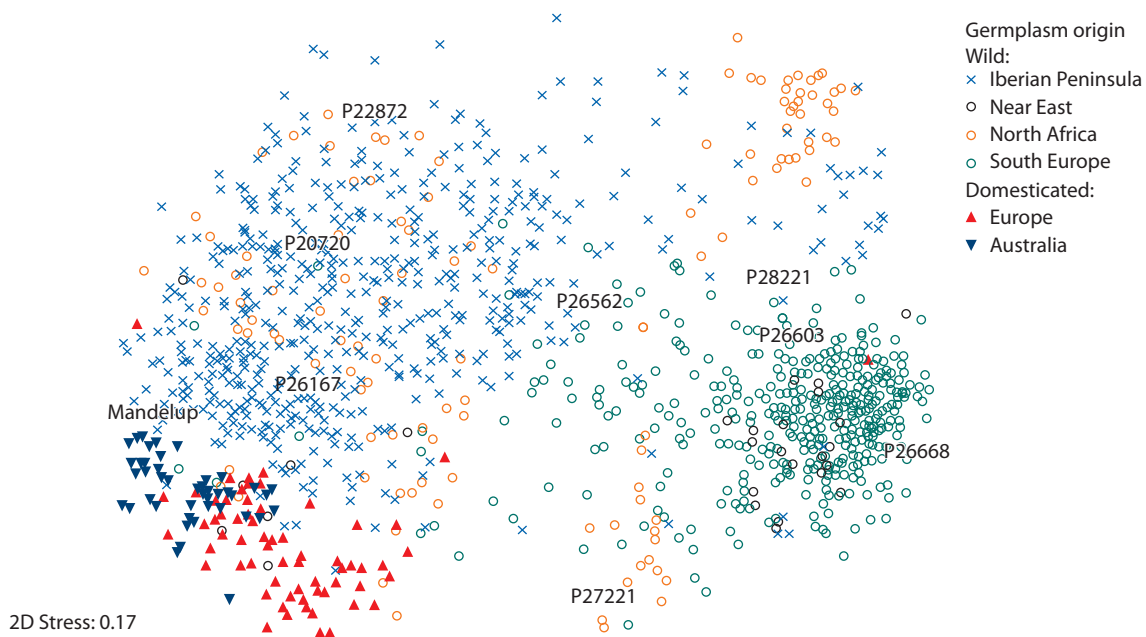


Рис. 5. Распределение в многомерном пространстве образцов *L. angustifolius* австралийской коллекции, основанное на данных 137 DArT маркеров (Berger et al., 2012a), классифицирующих образцы по статусу доместикации и происхождению. Обозначенные образцы P20720, P22872, P26167, P26562, P26603, P26668, P27221 и P28221 использованы для обогащающих ВС₂-скрещиваний с сортом Mandelup, но (Berger et al., 2013).

Генетическое разнообразие дикого и культурного генофондов вида, выявленное в разных коллекциях

Как у большинства культурных растений, генетическое разнообразие доместичированных форм люпина узколистного меньше, чем у дикорастущих популяций и местных сортов, и селекция имеет дело лишь с небольшой частью этого разнообразия (Berger et al., 2012a, b). Узкая генетическая основа современных сортов по сравнению с дикими сборами из южной Португалии доказана посредством AFLP и ISSR маркеров на образцах коллекции Португальского генбанка (Talhinhas et al., 2006). Маркирование австралийской коллекции *L. angustifolius* с применением 137 DArT (Diversity Array Technology) маркеров показало четкие различия дикого генофонда, собранного в разных частях Средиземноморья, и современных сортов. При этом выявилось различие сортов, созданных в Европе и в Австралии, при наличии группы сортов с «заходящими» признаками и свойствами (Berger et al., 2013) (рис. 5).

Полногеномное секвенирование 146 диких и 85 культивируемых образцов из разных генбанков мира позволило установить, что разнообразие генома у современных сортов в три раза меньше, чем у диких популяций (Mousavi-Derazmahalleh et al., 2018b).

Методы выявления дифференциации генофонда в коллекциях генбанков разных стран мира

Наиболее эффективно степень разнообразия и дифференциация генофонда в наши дни выявляются молекулярно-генетическими методами. В детально изученной коллекции люпина узколистного Австралии имеется подробная информация о местах обитания образцов: широте, долготе, высоте мест сбора с сочетанием климатических и почвенных данных, нередко контрастных по этим харак-

теристикам. Осуществляется массовое фенотипирование коллекции, молекулярное маркирование посредством DArT маркеров, изучаются генетический контроль и его молекулярные механизмы у ключевых признаков (Berger et al., 2013).

Фенотипирование и молекулярное маркирование образцов португальской коллекции люпина узколистного (Instituto Superior de Agronomia Gene Bank) выявило три большие четко отличимые группы образцов:

- 1) преимущественно кормовые образцы, на 1/3 представленные селекционными сортами, остальные – селекционным материалом из Европы, сочетающие признаки доместикации (белоцветковость, крупные семена, водопроницаемая оболочка семян, нерастрескивающиеся бобы). Однако габитус растений близок к дикому типу: они высокие и сильно ветвящиеся. В цветках мало антоциана;
- 2) в основном дикие формы и несколько сортов и селекционных линий с сильно растрескивающимися бобами, обильным антоцианом на лепестках, водонепроницаемой оболочкой. В основном позднецветущие генотипы;
- 3) преимущественно сорта и селекционные линии с малой массой главного стебля, недлинными ветвями, очень крупными семенами и крупными нерастрескивающимися бобами.

AFLP и ISSR маркирование сгруппировало современные сорта как субкластеры внутри широкого разнообразия дикой гермоплазмы, обнаруживая более узкую генетическую основу доместичированных форм (Talhinhas et al., 2006).

Полиморфизм генофонда люпина узколистного по содержанию алкалоидов в семенах отражен в работе исследователей, изучивших 329 образцов коллекции Польского генбанка в Вятрово (Kamel et al., 2016). Были рассмотрены

143 дикие формы и популяции, собранные в местах естественного произрастания, 108 образцов селекционного материала и 78 сортов научной селекции. Содержание алкалоидов варьировало в пределах 0.0005–2.8752 % от сухого веса семян. Дикие формы характеризовались высоким содержанием алкалоидов, сорта – низким, среди образцов прочего статуса также преобладали образцы с низким содержанием алкалоидов. Заключение о значительно меньшем содержании алкалоидов в семенах сортов *L. angustifolius* более поздней селекции по сравнению со старыми сортами сделано для коллекции Белорусского госуниверситета (Саук и др., 2008). Эта коллекция состоит из различных сортов отечественной и зарубежной селекции, а также форм, полученных путем мутагенеза, межсортовой и межлинейной гибридизации.

Практически с самого начала сбора диких форм люпина узколистного в центре происхождения вида – Средиземноморье – австралийские ученые выявили его эколого-географическую дифференциацию (Cowling, 1986; Clements, Cowling, 1994), позволяющую понять морфофизиологические (адаптационные) свойства природного генофонда. Известно, что сильная расчлененность рельефа и разнообразие почвенно-климатических условий обусловили на этой обширной территории значительное биологическое и ландшафтное разнообразие. Сезонные осадки, температуры, относительная влажность, инсоляция, скорость ветра очень переменчивы в пределах Средиземноморского бассейна (Hijmans et al., 2005). Работы австралийцев по определению экотипической дифференциации генофонда – по существу, продолжение работ Н.И. Вавилова, впервые обратившего внимание на то, что «виды, занимающие значительные ареалы, нередко выявляют резко различные эколого-географические комплексы форм» (Вавилов, 1965, с. 246). Почти сто лет спустя после Н.И. Вавилова (Вавилов, 1928, 1962) австралийские ученые тоже пришли к заключению о том, что выявление адаптационных способностей у большого числа генотипов в разных экологических нишах позволяет определить адрес их дальнейшего производства в качестве культурных растений в соответствующих условиях (Berger et al., 2017).

Изучение разнообразия экотипов люпина узколистного в Средиземноморье позволило понять репродуктивную стратегию вида: скороспелость, уменьшение потребности в яровизации и покое семян в районах с низким количеством осадков и засухой конца сезона. В этих условиях растения раньше цветут, быстрее созревают, формируют более крупные семена, меньшую биомассу, что увеличивает уборочный индекс при меньшей продуктивности растений. В более влагообеспеченных и вместе с тем более холодных местообитаниях наблюдается противоположная картина. Эти данные позволяют считать фенологию ключевым атрибутом для адаптации диких популяций вида к различным местообитаниям в пределах его естественного произрастания и окультуренных форм к регионам возделывания по всему земному шару (Taylor et al., 2020). На очереди определение участков генома, связанных с климатической адаптацией, в частности со скороспелостью (Mousavi-Derazmahalleh et al., 2018a).

Генетическая изменчивость и фенотипическая пластичность были выявлены и у архитектуры корневой

системы при моделировании различных почвенных условий для выращивания диких генотипов *L. angustifolius* (Chen et al., 2011).

Таким образом, спектр исследований, выявляющих мировое разнообразие ГР люпина узколистного с целью придания ему статуса ценной кормовой и продовольственной культуры, обладающей хорошими адаптивными свойствами и стабильной урожайностью, достаточно широк. Перспективы усовершенствования культуры, учитывая ее молодость, обширны. Ключевые признаки, определяющие ее хозяйственное значение, определены. Инструментарий для поиска источников этих признаков в мировом генофонде вида имеется. Необходимо объединение усилий ученых, держателей коллекций и селекционеров для обмена генетическими ресурсами культуры с целью расширения ее генетического разнообразия. Об этом неустанно заявляют австралийские специалисты, работающие с ГР люпина узколистного (Burchell, Cowling, 1998; Berger et al., 2013; Cowling, 2020).

Заключение

Коллекция ГР люпина узколистного ВИР представлена большим разнообразием образцов разного статуса, среди которых преобладают сорта научной селекции и селекционный материал. Особое место в этом генофонде занимают образцы с ограниченным ветвлением, наиболее адаптированные к возделыванию в сравнительно северных регионах. Они обладают скороспелостью, меньшей, но более стабильной продуктивностью, пригодны для загущенных посевов, что имеет целый ряд агротехнических преимуществ. Сопоставление коллекции *L. angustifolius* ВИР с другими национальными коллекциями в генбанках стран, производящих культуру, показывает, что в ней очень мало диких форм. Между тем ими богаты коллекции других генбанков, а в Австралии, достигшей впечатляющих успехов в использовании ГР вида для создания продуктивных сортов, селекция базируется на активном использовании дикого генофонда.

К настоящему времени установлены особенности репродуктивной стратегии вида, позволившей ему адаптироваться к широкому спектру условий. Поэтому для более интенсивной селекции и масштабного производства люпина узколистного в РФ как кормовой и продовольственной культуры необходимо дальнейшее раскрытие и эксплуатация генетического и экотипического потенциала вида, включая дикие формы и местные сорта. Интрогрессия признаков адаптации последних в современные сорта позволит расширить их производственный ареал. Для этого требуется усилить селекционно-генетические, физиолого-биохимические, метаболомные исследования генофонда, а также развивать геномные ресурсы вида. Определение участков генома, связанных, в частности, со скороспелостью, неизмеримо повысит производительность поиска в коллекциях исходного материала для селекции в Российской Федерации.

Список литературы / References

- Анохина В.С., Дебелый Г.А., Конорев П.М. Люпин. Селекция. Генетика. Эволюция. Минск, 2012.
[Anokhina V.S., Debely G.A., Konorev P.M. Lupine. Selection. Genetics. Evolution. Minsk, 2012. (in Russian)]

- Барашкова Э.А., Степанова С.И., Смирнова В.С. Устойчивость проростков люпина к пониженным температурам. В: Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 242. Л., 1978.
[Barashkova E.A., Stepanova S.I., Smirnova V.S. Resistance of lupine seedlings to low temperatures. In: VIR World Collection Catalog. Iss. 242. Leningrad, 1978. (in Russian)]
- Бенкен И.И., Курлович Б.С., Картузова Л.Т., Никишкина М.А., Власов В.А., Кутузова Е.А., Назарова Н.С., Пилипенко С.И., Рыбникова В.А. Люпин узколистный – *Lupinus angustifolius* L. (Биохимическая характеристика образцов). В: Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 637. СПб., 1993.
[Benken I.I., Kurlovich B.S., Kartuzova L.T., Nikishkina M.A., Vlasov V.A., Kutuzova E.A., Nazarova N.S., Pilipenko S.I., Rybnikova V.A. Narrow-leaved lupine – *Lupinus angustifolius* L.: Biochemical characterization of specimens. In: VIR World Collection Catalog. Iss. 637. St. Petersburg, 1993. (in Russian)]
- Вавилов Н.И. Очередные задачи сельскохозяйственного растениеводства. (Растительные богатства земли и их использование). *Труды по прикл. ботанике и селекции*. 1925;14(5):1-17.
[Vavilov N.I. Immediate tasks of agricultural crop production (Vegetable resources and their use). *Trudy po Prikladnoy Botanike i Selektzii = Proceedings on Applied Botany and Breeding*. 1925;14(5):1-17. (in Russian)]
- Вавилов Н.И. Географическая изменчивость растений. *Науч. слово*. 1928;1:23-33.
[Vavilov N.I. Geographical variability of plants. *Nauchnoe Slovo = The Scientific Word*. 1928;1:23-33. (in Russian)]
- Вавилов Н.И. Мировые растительные ресурсы и их использование в селекции. В: Вавилов Н.И. Избр. труды. Т. 3. Проблемы географии, филогении и селекции пшеницы и ржи. Растительные ресурсы и вопросы систематики культурных растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962;474-491.
[Vavilov N.I. World plant resources and their use in breeding. In: Vavilov N.I. Selected Works. Vol. 3. Issues in wheat and rye geography, phylogeny, and breeding: Plant resources and crop taxonomy. Moscow–Leningrad: AN SSSR Publ., 1962;474-491. (in Russian)]
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система. В: Вавилов Н.И. Избр. труды. Т. 5. Проблемы происхождения, географии, генетики, селекции растений, растениеводства и агрономии. М.; Л.: Наука, 1965;233-252.
[Vavilov N.I. Linnean species as a system. In: Vavilov N.I. Selected Works. Vol. 5. Issues of plant origin, geography, genetics, and breeding: plant industry and agronomy. Moscow–Leningrad: Nauka Publ., 1965;233-252. (in Russian)]
- Вишнякова М.А., Кушнарева А.В., Шеленга Т.В., Егорова Г.П. Алкалоиды люпина узколистного как фактор, определяющий альтернативные пути использования и селекции культуры. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(6):625-635. DOI 10.18699/VJ20.656.
[Vishnyakova M.A., Kushnareva A.V., Shelenga T.V., Egorova G.P. Alkaloids of narrow-leaved lupine as a factor determining alternative ways of the crop's utilization and breeding. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(6):625-635. DOI 10.18699/VJ20.656.]
- Головин С.Е., Власова Е.В. Мониторинг видового состава возбудителей пятнистостей и корневых гнилей на коллекции ВИР *Lupinus angustifolius* L. *Образование, наука и производство*. 2015;3(12):23-24.
[Golovin S.E., Vlasova E.V. Monitoring of the species composition of spotting and root rot agents on *Lupinus angustifolius* L. VIR collection. *Obrazovanie, Nauka i Proizvodstvo = Education, Science, and Production*. 2015;3(12):23-24. (in Russian)]
- Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., Перуанский Ю.В., Луковникова Г.А., Иконникова М.И. Методы биохимического исследования растений. Л., 1987.
[Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Yarosh N.P., Peruanski Y.V., Lukovnikova G.A., Ikonnikova M.I. Methods of Biochemical Study of Plants. Leningrad, 1987. (in Russian)]
- Киселев И.И., Курлович Б.С., Картузова Л.Т., Корнейчук Н.С. Люпин (Оценка образцов на устойчивость к фузариозу на инфекционных фонах). В: Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 638. СПб., 1993.
[Kiselev I.I., Kurlovich B.S., Kartuzova L.T., Korneychuk N.S. Lupine (Evaluation of accessions for resistance to fusarium against infectious backgrounds). In: VIR World Collection Catalog. Iss. 638. St. Petersburg, 1993. (in Russian)]
- Киселев И.И., Курлович Б.С., Степанова С.И. Люпин (Оценка образцов на устойчивость к фузариозу). В: Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 447. Л., 1988.
[Kiselev I.I., Kurlovich B.S., Stepanova S.I. Lupine: Evaluation of accessions for resistance to fusarium. In: VIR World Collection Catalog. Iss. 447. St. Petersburg, 1988. (in Russian)]
- Киселев И.И., Степанова С.И., Духанина И.А. Устойчивость видов люпина к фузариозу. В: Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 298. Л., 1981.
[Kiselev I.I., Stepanova S.I., Dukhanina I.A. Resistance of lupine species to fusarium. In: VIR World Collection Catalog. Iss. 298. Leningrad, 1981. (in Russian)]
- Купцов Н.С. Стратегия и тактика селекции люпина. *Кормопроизводство*. 2001;1:8-12.
[Kuptsov N.S. Strategy and tactics of lupin breeding. *Kormoproizvodstvo = Fodder Production*. 2001;1:8-12. (in Russian)]
- Купцов Н.С., Такунов И.П. Люпин (Генетика, селекция, гетерогенные посевы). Брянск, 2006.
[Kuptsov N.S., Takunov I.P. Lupin: Genetics, breeding, heterogeneous cultivation. Bryansk, 2006. (in Russian)]
- Курлович Б.С., Волузнев Т.А., Петрова М.В. Значение вавиловских экспедиций для селекции зерновых бобовых культур. *Сб. трудов по прикл. ботанике, генетике и селекции*. Л., 1991; 140:84-89.
[Kurlovich B.S., Voluzneva T.A., Petrova M.V. The significance of Vavilov expeditions for the breeding of grain legumes. *Sbornik Trudov po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektzii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. Leningrad, 1991;140:84-89. (in Russian)]
- Курлович Б.С., Картузова Л.Т., Корнейчук Н.С., Киселев И.И., Назарова Н.С., Пилипенко С.И. Люпин (Оценка образцов на устойчивость к фузариозу на инфекционных фонах). В: Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 537. Л., 1990.
[Kurlovich B.S., Kartuzova L.T., Korneychuk N.S., Kiselev I.I., Nazarova N.S., Pilipenko S.I. Lupine: Evaluation of accessions for resistance to fusarium against infectious backgrounds. In: VIR World Collection Catalog. Iss. 537. Leningrad, 1990. (in Russian)]
- Курлович Б.С., Репьев С.И., Щелко Л.Г., Буданова В.И., Петрова М.В., Буравцева Т.В., Станкевич А.К., Леокене Л.В., Бенкен И.И., Рыбникова В.А., Картузова Л.Т., Золотов С.В., Александрова Т.Г., Дебелый Г.А., Тарануха Г.И., Теплякова Т.Е., Малыш Л.К. Теоретические основы селекции растений. Т. 3. Генотип и селекция зерновых бобовых культур (Люпин, вика, соя, фасоль). СПб., 1995;9-116.
[Kurlovich B.S., Repiev S.I., Shchelko L.G., Budanova V.I., Petrova M.V., Buravtseva T.V., Stankevich A.K., Leokene L.V., Benken I.I., Rybnikova V.A., Kartuzova L.T., Zolotov S.V., Alexandrova T.G., Debely G.A., Taranuho G.I., Teplyakova T.E., Malyshev L.K. The Gene Pool and Breeding of Grain Legumes (lupins, vetch, soy, and beans). St. Petersburg, 1995;9-116. (in Russian)]
- Курлович Б.С., Станкевич А.К. Внутривидовое разнообразие трех однолетних видов люпина (*Lupinus* L.). *Сб. трудов по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 1990;135:19-34.
[Kurlovich B.S., Stankevich A.K. Intraspecific diversity of three annual species of lupin (*Lupinus* L.). *Sbornik Trudov po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektzii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 1990;135:19-34. (in Russian)]
- Майсуриян Н.А., Атабекова А.И. Люпин. М., 1974.
[Maysuryan N.A., Atabekova A.I. Lupin. Moscow, 1974. (in Russian)]

- Привалов Ф.И., Гриб С.И., Матыс И.С. Генетические ресурсы национального банка семян – основа селекции сельскохозяйственных растений в Беларуси. *Земледелие и селекция в Беларуси*. 2020;56:276-283.
[Privalov F.I., Grib S.I., Matys I.S. Genetic resources of the national bank of seeds, a basis of crop breeding in Belarus. *Zemledelie i Seleksiya v Belarusi = Agriculture and Breeding in Belarus*. 2020; 56:276-283. (in Russian)]
- Саук И.Б., Анохина В.С., Тимошенко М.К., Цибульская И.Ю., Брыль Е.А. Морфогенетические и биохимические исследования коллекции желтого и узколистного люпина. В: Молекулярная и прикладная генетика: сб. науч. трудов. 2008;8:133-137.
[Sauk I.B., Anokhina V.S., Timoshenko M.K., Tsiubulskaya I.Yu., Bryl E.A. Morphogenetic and biochemical studies of the collection of yellow and narrow-leaved lupine. In: *Molecules and Applied Genetics*. 2008;8:133-137. (in Russian)]
- Adhikari K.N., Galwey N.W., Dracup M. The genetic control of highly restricted branching in narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.). *Euphytica*. 2001;117:261-274.
- Berger J., Buirchell B., Luckett D., Nelson M. Domestication bottlenecks limit genetic diversity and constrain adaptation in narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2012a; 124:637-652. DOI 10.1007/s00122-011-1736-z.
- Berger J., Buirchell B., Luckett D., Palta J., Ludwig C., Liu D. How has narrow-leaved lupin changed in its 1st 40 years as an industrial, broadacre crop? A G×E-based characterization of yield-related traits in Australian cultivars. *Field Crop. Res.* 2012b;126:152-164. DOI 10.1016/j.fcr.2011.10.006.
- Berger J.D., Clements J.C., Nelson M.N., Kamphuis L.G., Singh K.B., Buirchell B. The essential role of genetic resources in narrow-leaved lupin improvement. *Crop Pasture Sci.* 2013;64:361-373. DOI 10.1071/CP13092.
- Berger J., Shrestha D., Ludwig C. Reproductive strategies in Mediterranean legumes: trade-offs between phenology, seed size and vigor within and between wild and domesticated *Lupinus* species collected along aridity gradients. *Front. Plant Sci.* 2017;8:548. DOI 10.3389/fpls.2017.00548.
- Buirchell B., Cowling W. Genetic resources in lupins. In: *Lupins as Crop Plants. Biology, Production and Utilization*. Ch. 2. CAB International, 1998.
- Chen Y., Dunbabin V., Postma J., Diggle A., Palta J., Lynch J., Siddique K., Rengel Z. Phenotypic variability and modelling of root structure of wild *Lupinus angustifolius* genotypes. *Plant Soil*. 2011; 348:345-364. DOI 10.1007/s11104-011-0939-z.
- Clements J.C., Cowling W.A. Patterns of morphological diversity in relation to geographical origins of wild *Lupinus angustifolius* from the Aegean region. *Genet. Resour. Crop Evol.* 1994;41:109-122. DOI 10.1007/BF00053055.
- Cowling W. Collection of wild *Lupinus* in Greece. *FAO/IBPGR Plant Genetic Resources Newsletter*. Rome, 1986;65:20-22.
- Cowling W.A. Genetic diversity in narrow-leaved lupin breeding after the domestication bottleneck. In: Singh K., Kamphuis L., Nelson M. (Eds.). *The Lupin Genome. Compendium of Plant Genomes*. Springer, 2020. DOI 10.1007/978-3-030-21270-4_1.
- French R., Buirchell B. Lupin: the largest grain legume crop in Western Australia, its adaptation and improvement through plant breeding. *Austral. J. Agric. Res.* 2005;56(11):1169-1180. DOI 10.1071/AR05088.
- Gladstones J. Lupins as crop plants. *Field Crop Abstr.* 1970;23(2):123-148.
- Gladstones J., Atkins C., Hamblin J. (Eds.). *Lupins as Crop Plants: Biology, Production, and Utilization*. N.Y.: CAB International, 1998; 1-39.
- Glencross B.D. Feeding lupins to fish: a review of the nutritional and biological value of lupins in aquaculture feeds. Department of Fisheries – Research Division Government of Western Australia. <https://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.68.1305&rep=rep1&type> (Access date 01.02.2021).
- Gresta F., Wink M., Prins U., Abberton M., Capraro J., Scarafoni A., Hill G. Lupins in European cropping systems. In: *Legumes in Cropping Systems*. Wallingford, 2017;88-108. DOI 10.1079/9781780644981.0088.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 2005;25:1965-1978. DOI 10.1002/joc.1276.
- Kamel K.A., Świącicki W., Kaczmarek Z., Barzyk P. Quantitative and qualitative content of alkaloids in seeds of a narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.) collection. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2016;63:711-719. DOI 10.1007/s10722-015-0278-7.
- Kurlovich B.S. *Lupins. Geography, Classification, Genetic Researches and Breeding*. St. Petersburg: Intan, 2002.
- Kushnareva A.V., Shelenga T.V., Perchuk I.N., Egorova G.P., Malyshchev L.L., Kerv Yu.A., Shavarda A.L., Vishnyakova M.A. Selection of an optimal method for screening the collection of narrow-leaved lupine held by the Vavilov Institute for the qualitative and quantitative composition of seed alkaloids. *Vavilov J. Genet. Breed.* 2020;24(8):829-835. DOI 10.18699/VJ20.680.
- Mousavi-Derazmahalleh M., Bayer P.E., Nevado B., Hurgobin B., Filatov D., Kilian A., Kamphuis L.G., Singh K.B., Berger J.D., Hane J.K., Edwards D., Erskine W., Nelson M.N. Exploring the genetic and adaptive diversity of a pan-Mediterranean crop wild relative: narrow-leaved lupin. *Theor. Appl. Genet.* 2018a;131:887-901. DOI 10.1007/s00122-017-3045-7.
- Mousavi-Derazmahalleh M., Nevado B., Bayer P.E., Filatov D.A., Hane J.K., Edwards D., Erskine W., Nelson M.N. The western Mediterranean region provided the founder population of domesticated narrow-leaved lupin. *Theor. Appl. Genet.* 2018b;131(12):2543-2554. DOI 10.1007/s00122-018-3171-x.
- Oram R.N. Two reduced branching mutants in *Lupinus angustifolius* L. *SABRAO J. Breed. Genet.* 2002;34:27-33.
- Sengbusch R. Bitterstoffarme Lupinen. *Züchter*. 1931;4:93-109.
- Świącicki W., Kroc M., Kamel K.A. Lupins. Ch. 6. In: *Grain Legumes. Handbook of Plant Breeding*. Springer, 2015;10:179-218.
- Talhinhas P., Leitao J., Martins J.N. Collection of *Lupinus angustifolius* L. germplasm and characterization of morphological and molecular diversity. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2006;53(3):563-578. DOI 10.1007/s10722-004-2684-0.
- Taylor C.M., Kamphuis L.G., Cowling W.A., Nelson M.N., Berger J.D. Ecophysiology and Phenology: Genetic Resources for Genetic/Genomic Improvement of Narrow-Leaved Lupin. In: Singh K., Kamphuis L., Nelson M. (Eds.). *The Lupin Genome. Compendium of Plant Genomes*. Springer, 2020. DOI 10.1007/978-3-030-21270-4_2.
- The ECPGR *Lupinus* Database. Available at: http://www.igr.poznan.pl/uploads/resources/Linki%20WS/Lupinus_Collections_Database.pdf (дата обращения 26.01.2021).
- Vlasova E.V. Morphological and taxonomic description of *Lupinus angustifolius* L. spikelike samples into VIR collection. *Rev. Bras. Bot.* 2015;1(10):88-91.

ORCID ID

M.A. Vishnyakova orcid.org/0000-0003-2808-7745
E.V. Vlasova orcid.org/0000-0003-3285-8186
G.P. Egorova orcid.org/0000-0002-8645-3072

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-016-00072-А и бюджетного проекта № 0662-2019-0002.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 04.02.2021. После доработки 19.05.2021. Принята к публикации 19.05.2021.