


doi 10.18699/vjgb-25-05

Взаимосвязи основных признаков качества семян люпина узколистного из коллекции ВИР

Т.В. Шеленга , А.В. Саликова , В.С. Попов  , Г.П. Егорова , Л.Л. Малышев , М.А. Вишнякова 

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

 popovitaly@yandex.ru

Аннотация. Широкое использование люпина узколистного (ЛУ) в качестве кормовой и продовольственной культуры возможно при наличии сортов с высоким качеством семян. Приоритетным признаком для отнесения сортов ЛУ к этой категории считается низкое содержание алкалоидов. Однако не менее важные показатели качества семян люпина – содержание белка, масла и влажность. Впервые в отечественном люпиноведении предпринята попытка изучения взаимосвязей между показателями всех перечисленных ингредиентов семян ЛУ в условиях Северо-Запада РФ (г. Пушкин). Шестьдесят два образца из коллекции ВИР были изучены в 2019, 2020 и 2022 гг. Изменчивость содержания белка составила 27.8–37.6 %, масла – 3.9–7.3 %, алкалоидов – 1.6–2017.4 мг/100 г сухого вещества (с.в.), влажности – 6.4–7.3 %. Достоверная отрицательная корреляция между содержанием масла и белка (–0.33) наблюдалась только в 2019 г. Значимых корреляций между содержанием белка и алкалоидов в изученной выборке не найдено. Достоверная отрицательная связь между содержанием масла и суммой алкалоидов установлена только в 2019 и 2020 гг. (–0.38 и –0.27 соответственно). В 2022 г. связь не обнаружена. Очевидно, что для выявления закономерностей, характеризующих эти связи, требуется проведение многолетних экспериментов с учетом погодных условий. Доказано влияние погоды на концентрацию алкалоидов в семенах. Средняя по выборке сумма алкалоидов в 2019 г. составила 504.2 ± 77.7 мг/100 г с.в., в 2020 г. – 263.7 ± 38.6 мг/100 г с.в. и в 2022 г. – 319.8 ± 51.4 мг/100 г с.в. Подтверждены данные, полученные авторами ранее: содержание алкалоидов в семенах значительно возрастает при дефиците осадков. Температурный режим не оказал влияния на этот показатель. Повышенная температура воздуха способствовала накоплению масла, а увеличение осадков – накоплению белка. Влажность семян оказалась наиболее стабильным показателем, не зависящим от условий среды. Выявлены образцы с оптимальным сочетанием основных биохимических показателей, определяющих качество семян, для региональной селекции сортов ЛУ кормового и продовольственного назначения, а также сидеральных сортов.

Ключевые слова: люпин узколистный; алкалоиды; белок; масло; влажность семян; погодные условия.

Для цитирования: Шеленга Т.В., Саликова А.В., Попов В.С., Егорова Г.П., Малышев Л.Л., Вишнякова М.А. Взаимосвязи основных признаков качества семян люпина узколистного из коллекции ВИР. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(1):35-43. doi 10.18699/vjgb-25-05

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0002 «Выявление возможностей генофонда бобовых культур для оптимизации их селекции и диверсификации использования в различных отраслях народного хозяйства».

Interrelations between the main seed quality characteristics of narrowleaf lupine from the VIR collection

T.V. Shelenga , A.V. Salikova , V.S. Popov  , G.P. Egorova , L.L. Malyshev , M.A. Vishnyakova 

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

 popovitaly@yandex.ru

Abstract. The widespread use of narrowleaf lupine (NLL, *Lupinus angustifolius* L.) as a feed and food crop requires source material for breeding cultivars with high-quality seeds. The priority criterion for attributing NLL cultivars to the feed or food category is the content of alkaloids. At the same time, equally important seed quality indicators are the protein and oil content, as well as moisture content, which determines the possibility of long-term storage of seeds. For the first time in Russian lupine science, an attempt was made to study the relationships between all the listed characteristics of narrowleaf lupine seeds under the conditions of Northwest Russia (Pushkin town). Sixty-two accessions from the VIR collection were studied in 2019, 2020 and 2022. The range of variability of the studied characteristics was 27.8–37.6 % for protein, 3.9–7.3 % for oil, 1.6–2017.4 mg/100 g of dry matter (D.M.) for alkaloids, and 6.4–7.3 % for moisture. A significant negative correlation between the oil and protein content (–0.33) was observed only in 2019. No significant correlations between the protein and alkaloid content were found in the studied sample. Significant negative relation-

ships were identified between the content of oil and alkaloids only in 2019 and 2020 (–0.38 and –0.27, respectively). In 2022, no correlations were identified. Obviously, the identification of regularities in these correlations requires many years of research taking into account weather conditions. The influence of weather on the concentration of alkaloids in seeds has been proven. The average amount of alkaloids for the sample in 2019 was 504.2 ± 77.7 mg/100 g D.M., 263.7 ± 38.6 mg/100 g D.M. in 2020, and 319.8 ± 51.4 mg/100 g D.M. in 2022. It confirmed the data previously obtained by the authors that the content of alkaloids in seeds increases significantly along with the precipitation deficiency. The temperature regime during this research did not affect this indicator. An increased air temperature contributed to the accumulation of oil, and an increase in precipitation contributed to the accumulation of protein. The most stable indicator independent of environmental conditions was the seed moisture. Accessions with the optimal combination of the main biochemical parameters that determine seed quality have been identified for breeding narrowleaf lupine cultivars in the region in question for feed and food purposes, as well as for green manure.

Key words: narrowleaf lupine; alkaloids; protein; oil; seed moisture; weather conditions.

For citation: Shelenga T.V., Salikova A.V., Popov V.S., Egorova G.P., Malyshev L.L., Vishnyakova M.A. Interrelations between the main seed quality characteristics of narrowleaf lupine from the VIR collection. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed.* 2025;29(1):35-43. doi 10.18699/vjgb-25-05

Введение

Люпин узколистый (ЛУ) (*Lupinus angustifolius* L.) – адаптированная к относительно северным районам зернобобовая культура, важный источник растительного белка и аминокислот, универсальный ингредиент кормов для сельскохозяйственных животных и перспективная составляющая рациона человека. Главный лимитирующий фактор использования ЛУ для этих целей – наличие в семенах и зеленой массе хинолизидиновых алкалоидов (ХА), придающих им горечь. В 1930-х гг., после открытия низкоалкалоидных мутантов (Sengbusch, 1931), было начато создание сортов с низким содержанием алкалоидов.

Эти сорта как ранее в СССР, так и сейчас в РФ создавались и создаются на основе образцов из коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова, которые являются источниками ценных признаков. В настоящее время в нашей стране селекция ЛУ развивается достаточно активно (Егорова и др., 2017). В Государственный реестр селекционных достижений на 2023 г. включено 29 сортов, все они относятся к сортам отечественной селекции (Государственный реестр..., 2023). Селекция ведется по двум направлениям, связанным с кормовым и сидеральным использованием сортов. К примеру, в Ленинградском НИИСХ «Белогорка» на базе коллекции ВИР совместно с его сотрудниками созданы низкоалкалоидный сорт Белогорский 310 (кормовой) и высокоалкалоидный сорт Олигарх (сидеральный) (Егорова и др., 2017).

По стандартам, принятым в некоторых европейских странах и в Австралии, содержание алкалоидов в семенах (алкалоидность), предназначенных для пищевого и кормового назначения, не должно превышать 0.02 % их сухого веса (с. в.) (Frick et al., 2017). В РФ для сортов кормового люпина допустимый уровень содержания алкалоидов составляет 0.1–0.3 % с. в. (ГОСТ Р 54632-2011, 2013), а для продовольственного люпина по существующим техническим условиям, разработанным во ВНИИ люпина, – 0.04 % с. в. (ТУ-9716-004-0068502-2008). В повседневной практике содержание алкалоидов в семенах на уровне 0.05 % считают пограничным значением для отличия низко- и высокоалкалоидных форм (Lee et al., 2007).

Наряду с содержанием алкалоидов, качество семян ЛУ определяется и другими показателями, основные из которых – белок и масло. Содержание белка в семенах лю-

пина узколистого из коллекции ВИР зафиксировано на уровне 34–36 % (Егорова и др., 2019). Содержание масла в коллекции ЛУ варьирует в пределах 6.5–8.4 % (Бенкен и др., 1993).

Высокобелковые сорта с низким содержанием алкалоидов особенно ценны тем, что не только зерно, но и зеленая масса поедаются всеми видами сельскохозяйственных животных. Люпин употребляют свежескошенным, в виде комбикормов, силоса, сенажа, зерносенажа, дерти (Купцов, Такунов, 2006).

Масло люпина считается функциональным ингредиентом и ценным источником пищевых жиров. В его составе присутствует большое количество олеиновой, линолевой и линоленовой жирных кислот, токоферолов, каротиноидов, триглицеридов, триацилглицеролов. Масло горьких сортов содержит большое количество фенольных соединений, хотя и обладает более низкой антиоксидантной активностью по сравнению с маслом сладкого люпина (Siger et al., 2017).

Исходя из вышесказанного, чтобы рекомендовать образцы в качестве исходного материала для создания кормовых и продовольственных сортов, недостаточно оценивать коллекцию люпина только по содержанию алкалоидов. Необходимы образцы с сочетанием высокого содержания белка, масла и низкого содержания алкалоидов. Также важным признаком качества семян является их влажность, определяющая пригодность семян к хранению и переработке (ГОСТ Р 52325-2005; Wang et al., 2001).

Насколько сочетаемы в одном генотипе оптимальные значения этих признаков, какова закономерность связей между ними и их изменчивость в генофонде и насколько они зависимы от условий выращивания? К сожалению, ответы на эти вопросы в мировой научной литературе фрагментарны и неоднозначны. Целью данной статьи стало обобщение результатов биохимического анализа выборки образцов из коллекции ЛУ ВИР по комплексу признаков: содержанию белка, масла, алкалоидов и влажности в семенах растений, репродуцируемых в течение трех лет в г. Пушкин (Пушкинский район г. Санкт-Петербурга, Северо-Запад РФ), определение степени изменчивости исследуемых признаков, их зависимости от погодных условий региона репродукции и выявление исходного материала для селекции на высокое качество семян.

Материалы и методы

Растительный материал и условия его выращивания.

Объектом исследования служила выборка из 62 образцов ЛУ из коллекции ВИР, созданная по принципу репрезентативности селекционного статуса и алкалоидности. Образцы выращивали в 2019, 2020 и 2022 гг. на полях научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (г. Пушкин, Пушкинский район г. Санкт-Петербурга, 59°42'45.5"N 30°25'05.8"E) согласно методике, принятой для зернобобовых культур (Вишнякова и др., 2018). Район выращивания относится к атлантико-континентальной области умеренного климатического пояса.

Погодные условия в годы исследования сильно варьировали (рис. S1, а, б)¹. Наиболее холодным был 2020 г., однако температура в июне этого года несколько превышала средние многолетние значения. Среднемесячная температура воздуха в июне и августе 2022 г. значительно превышала средние многолетние данные. За годы изучения отмечалось неравномерное выпадение осадков. Количество осадков, выпавшее в июне 2019 г., было в 3 раза меньше, чем за этот же месяц в 2020 и 2022 гг., а в августе 2019 г. – меньше почти в 2 раза. Сумма осадков в июле и августе 2020 и 2022 гг. превышала средние многолетние значения. Наибольшее количество осадков за годы изучения отмечено в августе 2022 г. (см. рис. S1, а).

Методы. Содержание алкалоидов определяли на газовом хроматографе Agilent 6850, сопряженном с масс-спектрометром Agilent 5975 (Agilent Technologies, США), в экстрактах, полученных путем последовательного добавления этилацетата и водного раствора гидроксида натрия к образцам муки ЛУ. В качестве внутреннего стандарта применяли раствор кофеина (Kushnareva et al., 2020; Вишнякова и др., 2023). Содержание белка, масла и влажность в образцах муки семян ЛУ определяли по разработанным калибровочным моделям методом инфракрасной спектроскопии (ИК) ближнего диапазона на ИК-анализаторе Matrix-1 (Bruker, Германия) (Попов и др., 2024).

Для проведения статистической обработки результатов, полученных в 2019, 2020 и 2022 гг., выборки образцов были выровнены до 40 штук, образцы выбирали рандомизированно. Статистическая обработка была проведена с использованием пакета прикладных программ Statistica 12.0 (StatSoft, Inc. (2019), www.statsoft.com) и включала вычисление основных описательных статистик (среднее значение, ошибка среднего значения и коэффициент вариации); дисперсионный анализ для оценки достоверности различий между образцами разных лет репродукции с вычислением наименьшей существенной разницы при $p = 0.05$; вычисление коэффициентов ранговой корреляции между содержанием алкалоидов и других биохимических показателей в различные годы жизни для оценки стабильности проявления признаков у образцов; факторный анализ системы корреляции биохимических признаков.

Результаты

К полученным ранее результатам содержания алкалоидов в семенах изучаемой выборки ЛУ в 2019–2020 гг. в данном исследовании была добавлена оценка этого признака в 2022 г. (табл. S1). Поскольку этот признак очень зависит от погоды (Вишнякова и др., 2023), результаты третьего года изучения делают картину более объективной.

Качественный состав ХА, характерный для *L. angustifolius* и определенный для образцов изучаемой выборки ранее, стабилен. Доминирует алкалоид люпанин, далее в убывающей последовательности расположены 13-гидроксилупанин, спартеин, ангустифолин и изолупанин (Kushnareva et al., 2020). Средние многолетние значения содержания ХА составили (мг/100 г с. в.): для люпанина – 252.9, 13-гидроксилупанина – 40.3, спартеина – 27.8, ангустифолина – 4.6, изолупанина – 2.9, для суммы алкалоидов – 328.5 (см. табл. S1). Изменчивость (CV) содержания алкалоидов превышала 100 % (табл. S2).

Средняя по выборке сумма алкалоидов (мг/100 г с. в.) была максимальной в 2019 г. – 504.2 ± 77.7 , промежуточной в 2022 г. – 319.8 ± 51.4 и минимальной в 2020 г. – 263.7 ± 38.6 (см. табл. S2). В 2019 г. показатели для отдельных алкалоидов и их суммы превышали средние за три года, в 2020 и 2022 гг. они были ниже средних многолетних величин. Максимальное значение в 2019 г. составило 2017.4 мг/100 г с. в., минимальное в 2022 г. – 1.6 мг/100 г с. в. Коэффициенты варьирования содержания как индивидуальных алкалоидов, так и их суммы оказались очень высокими ($CV = 112.4–124.6$ % для суммы ХА). Аномальный разброс значений ($CV > 100$ %) свидетельствует о большом разнообразии изучаемых образцов по содержанию алкалоидов (рис. 1, а).

Колебание диапазонов изменчивости содержания отдельных алкалоидов в семенах ЛУ за годы изучения с учетом высокого CV дает возможность предположить значительное влияние на эти признаки погодных условий. Однако количественное соотношение отдельных алкалоидов сохранялось. В течение трех лет самые высокие показатели были у люпанина, средние – у 13-гидроксилупанина и спартеина, минимальные – у ангустифолина и изолупанина.

Средние показатели содержания белка, масла и влажности семян за три года составили 31.9, 5.2 и 6.9 % соответственно. Они оказались более стабильными по сравнению с ХА (табл. S3). Показатели белка и влажности семян люпина мало зависели от погодных условий и характеризовались низкой степенью изменчивости ($CV < 10$ %). Содержание масла в семенах ЛУ имело среднюю степень изменчивости ($10\% < CV \approx 20\%$). В 2019 г. при наиболее высоком содержании алкалоидов отмечались самые низкие значения белка и масла. В 2020 г. отмечены минимальные показатели для алкалоидов, максимальные – для белка и средние – для масла. В 2022 г. промежуточным значениям для алкалоидов соответствовали промежуточные значения для белка и максимальные – для масла. Видимых колебаний в содержании влаги в семенах ЛУ за период проведения опыта не выявлено (см. рис. 1, б, см. табл. S2).

¹ Рис. S1 и табл. S1–S4 см. по адресу:
<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2025-29/appx2.pdf>



Рис. 1. Содержание в семенах люпина узколистного (а) алкалоидов; (б) белка, масла, влаги.

Представлены средние, минимальные, максимальные значения показателей за 2019, 2020 и 2022 гг. и средние показатели за три года. г. Пушкин, Пушкинский район г. Санкт-Петербурга.

Анализ полученных результатов показал, что семена образцов 2019, 2020, 2022 гг. репродукции достоверно отличаются по содержанию люпинина, спартеина, сумме всех алкалоидов, белка и масла. Разница, близкая к достоверной, наблюдалась для значений ангустифолина и изолюпинина. Отличия образцов ЛУ по содержанию 13-гидроксилюпинина и влаги оказались недостоверными. Коэффициент ранговой корреляции (табл. S4) показал достоверное совпадение степени алкалоидности образцов ЛУ разных лет репродукции с их алкалоидным статусом (низко- и высокоалкалоидные формы). Таким образом, можно утверждать, что показатели содержания отдельных алкалоидов и их сумма – это признаки, порядок величин которых определяется особенностями самого образца (генотипом), а сама величина – влиянием абиотических факторов.

Концентрация отдельных алкалоидов и их общее содержание в семенах ЛУ в 2019 г. было достоверно выше, чем в 2020 и 2022 гг. (см. рис. 1, а, табл. S4). Показатели белка были достоверно выше в 2020 г., а масла – в 2022 г. (см. рис. 1, б, табл. S4). Достоверных различий по содержанию влаги между репродукциями ЛУ разных лет не выявлено (см. рис. 1, б, табл. S4). Установлено, что показатели белка в 2020 г., белка и масла в 2022 г. были выше средних трехлетних значений, а масла в 2020 г., белка и масла в 2019 г. – ниже. Влажность семян за все годы изучения практически соответствовала средним многолетним данным.

В 2022 г. подтверждена тесная связь между содержанием отдельных алкалоидов, а также между содержанием отдельных алкалоидов и их суммой во все годы изучения (0.87 и более). Подобная зависимость была установлена нами ранее для 2019 и 2020 гг. (Вишнякова и др., 2023). В 2019 г. наблюдалась достоверная отрицательная связь средней силы между показателями масла и алкалоидов (от -0.35 до -0.42), масла и белка (-0.33). В 2020 г. направление связи между содержанием масла и алкалоидов, масла и белка сохранялось, но она стала слабее, ее до-

стоверность была подтверждена только для люпинина, спартеина и суммы алкалоидов, имеющих максимальные абсолютные значения концентрации. В 2022 г. обратная связь, близкая к достоверной, сохранилась только для люпинина (-0.23). Между влажностью семян и спартеином в 2019 г., между влажностью и содержанием белка и масла в 2020 г. наблюдалась прямая достоверная корреляция (0.27, 0.30, 0.29 соответственно). В 2019 г. выявлена достоверная отрицательная корреляция между содержанием влаги и люпинином, спартеином, суммой алкалоидов (-0.29 , -0.34 , -0.29 соответственно), отрицательная корреляция, близкая к достоверной, между влажностью и 13-гидроксилюпинином (-0.25). Между содержанием белка и показателями алкалоидов значимые корреляции отсутствуют (см. таблицу).

При анализе влияния погодных условий на биохимические характеристики семян ЛУ был подтвержден установленный нами ранее факт, что недостаточное количество осадков способствует накоплению основного алкалоида люпинина и суммы алкалоидов (Вишнякова и др., 2023). Эти два показателя связаны с общим количеством осадков, выпавших за вегетационный период, о чем свидетельствует достоверная отрицательная корреляция (-0.996 и -0.997 соответственно). Особенно ощутимый недостаток осадков наблюдался в июне и августе 2019 г. (58 и 25 мм соответственно). Экстремально малое для региона количество осадков в этот период (см. рис. S1, а) выразилось в максимальном накоплении люпинина и суммы алкалоидов в 2019 г. (см. рис. 1, а, табл. S2).

Повышенная температура воздуха благоприятствовала накоплению масла, увеличение осадков – накоплению белка в семенах ЛУ. Содержание масла и средние показатели температуры воздуха, содержание белка и количество осадков связаны достоверной положительной корреляцией (0.96).

Факторный анализ системы корреляций позволяет свести многомерное пространство признаков к пространству меньшей размерности, в котором оси координат (факторы)

Таблица. Корреляционная и факторная структура изменчивости биохимических показателей семян образцов люпина узколистного за 2019, 2020 и 2022 гг.

Показатель	Сокращенное название	Год	Л	Г	С	А	И	СА	Белок	Масло	Влажность
Люпанин	Л	2019	1.000	0.968	0.958	0.973	0.945	1.000	-0.064	-0.370	0.199
13-гидроксилупанин	Г		0.001	1.000	0.896	0.956	0.926	0.973	0.027	-0.422	0.193
Спартеин	С		0.001	0.001	1.000	0.939	0.876	0.960	-0.061	-0.354	0.271
Ангустифолин	А		0.001	0.001	0.001	1.000	0.908	0.975	-0.057	-0.376	0.196
Изолюпанин	И		0.001	0.001	0.001	0.001	1.000	0.944	0.083	-0.421	0.137
Сумма алкалоидов	СА		0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	1.000	-0.051	-0.379	0.205
Белок			0.696	0.867	0.711	0.727	0.613	0.755	1.000	-0.335	-0.226
Масло		0.019	0.007	0.025	0.017	0.007	0.016	0.035	1.000	-0.154	
Влажность		0.219	0.232	0.091	0.225	0.399	0.204	0.161	0.341	1.000	
Люпанин	Л	2020	1.000	0.941	0.959	0.956	0.969	0.999	-0.118	-0.289	-0.177
13-гидроксилупанин	Г		0.001	1.000	0.874	0.936	0.938	0.955	-0.152	-0.177	-0.160
Спартеин	С		0.001	0.001	1.000	0.916	0.950	0.961	-0.055	-0.258	-0.183
Ангустифолин	А		0.001	0.001	0.001	1.000	0.960	0.962	-0.106	-0.152	-0.067
Изолюпанин	И		0.001	0.001	0.001	0.001	1.000	0.975	-0.083	-0.219	-0.130
Сумма алкалоидов	СА		0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	1.000	-0.118	-0.271	-0.175
Белок			0.430	0.307	0.713	0.480	0.581	0.428	1.000	-0.066	0.303
Масло		0.049	0.233	0.080	0.308	0.138	0.066	0.662	1.000	0.289	
Влажность		0.235	0.282	0.219	0.653	0.384	0.241	0.038	0.049	1.000	
Люпанин	Л	2022	1.000	0.940	0.935	0.958	0.931	0.998	0.108	-0.229	-0.290
13-гидроксилупанин	Г		0.000	1.000	0.875	0.924	0.889	0.956	0.072	-0.143	-0.250
Спартеин	С		0.000	0.000	1.000	0.898	0.889	0.944	0.144	-0.187	-0.338
Ангустифолин	А		0.000	0.000	0.000	1.000	0.936	0.962	0.090	-0.193	-0.208
Изолюпанин	И		0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.935	0.135	-0.179	-0.220
Сумма алкалоидов	СА		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.107	-0.215	-0.290
Белок			0.430	0.599	0.290	0.510	0.323	0.433	1.000	-0.080	-0.189
Масло		0.090	0.292	0.168	0.154	0.187	0.112	0.559	1.000	0.057	
Влажность		0.030	0.063	0.011	0.125	0.104	0.030	0.162	0.677	1.000	
			Достоверная положительная связь								
			Близкая к достоверной отрицательная связь								
			Достоверная отрицательная связь								
			Диагональный элемент								

Примечание. Сверху от диагонального элемента приведены значения коэффициента корреляции r , снизу – уровень доверительной вероятности.

представляют собой центр сгущения коррелирующих между собой признаков. Факторы при этом являются скрытыми переменными, влияющими на наблюдаемые признаки. В структуре варьирования за три года изучения были выделены два фактора, которые в сумме описывали 77.7 % изменчивости. С первым фактором (*Factor 1*, дисперсия 65.2 %) связано варьирование показателей, характеризующих содержание алкалоидов. Со вторым фактором (*Factor 2*, дисперсия 12.5 %) отрицательно коррелирует содержание белка и положительно – влаги и масла в семенах ЛУ (рис. 2). В правой части графика

сгруппированы показатели алкалоидов: люпанина, 13-гидроксилупанина, спартеина, изолюпанина, ангустифолина и их суммарное содержание. Скорее всего, на такой характер группировки влияет единая сеть метаболических превращений данных соединений. Показатели содержания белка, масла и влаги, сосредоточенные в левой части рисунка, разбросаны довольно широко, что свидетельствует об отсутствии тесной связи между ними.

Вычисленные в ходе анализа собственные значения факторов для каждого образца ЛУ были использованы для описания общей картины изменчивости признаков

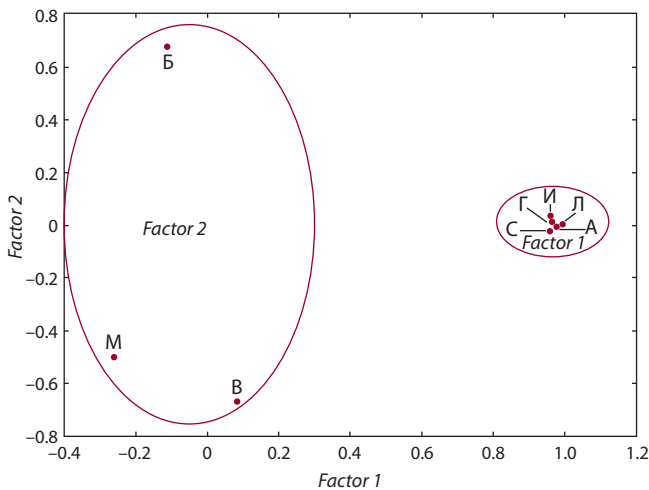


Рис. 2. Факторная структура изменчивости средних значений биохимических показателей, определяющих качество образцов семян ЛУ в 2019, 2020, 2022 гг.

Б – белок, М – масло, В – влажность, И – изолюпанин, Г – 13-гидроксилупанин, С – спартеин, Л – люпанин, А – ангустифолин.

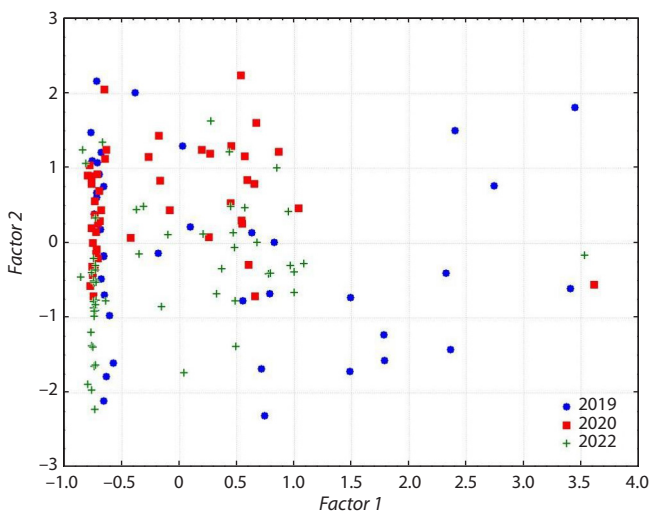


Рис. 3. Положение образцов ЛУ в пространстве выделенных факторов в 2019, 2020, 2022 гг.

за периоды исследования (рис. 3). В 2019 г. наблюдалась более высокая степень дисперсии как по первому (*Factor 1*), так и по второму (*Factor 2*) фактору. В 2020 и 2022 гг. разброс образцов в факторном пространстве уменьшился, они группировались в основном в левой верхней, средней и частично в левой нижней его части, что объясняется уменьшением показателей содержания алкалоидов, меньшим размахом их изменчивости и увеличением содержания белка и масла по сравнению с 2019 г.

Поскольку получение низкоалкалоидных форм уже давно стало приоритетным направлением селекции люпина, мы уделили особое внимание источникам этого признака в изученной выборке. Были отобраны 24 образца с концентрацией алкалоидов в семенах не более 20–40 мг/100 г с. в. и 7 образцов с содержанием алкалоидов не более 40 мг/100 г с. в. Из этих образцов 16 имели

высокое содержание белка (выше 30 %), 11 – высокое содержание масла (выше 5 %) (см. табл. S1). Сочетание в одном генотипе низкой концентрации алкалоидов и высокого содержания белка и масла характеризует его как источник высокого качества семян для селекции региональных сортов ЛУ как кормового, так и продовольственного назначения. В выделенную нами группу вошли отечественные и зарубежные сорта и линии ЛУ: к-3172 (ГЛ-396, Беларусь), 3329 (Линия 7, Россия), 3502 (L-155, Польша), 3503 (Мутант 2, Россия), 3563 (Rommel, ЮАР), 3627 (Дикаф-1, Россия), 3816 (Ладный 7, Россия), а также один дикорастущий образец ЛУ к-3457 (GRC-5008 А, Греция).

В качестве исходного материала для создания сидеральных сортов можно рекомендовать образцы ЛУ, в семенах которых сумма алкалоидов превышала 1000 мг/100 г с. в. (см. табл. S1). В эту группу вошли в основном зарубежные сорта и линии ЛУ: к-96 (местный, Украина), 1526 (местный, Украина), 2183 (IGRIS, Польша), 3562 (Slapska, Чехословакия), 3623 (18 86A250-2-4 EX LR2, Австралия), 3814 (Олигарх, Россия).

Высокоалкалоидный сорт Олигарх (к-3814) селекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка» может быть использован в качестве сырья для производства лекарственных средств и создания новых фармакологически значимых сортов ЛУ. В нашем исследовании у него зафиксированы следующие максимальные значения содержания алкалоидов (мг/100 г с. в.): люпанина – 1487.3, 13-гидроксилупанина – 338.7, спартеина – 142.8, ангустифолина – 38.6, изолюпанина – 21.0 (см. табл. S1). Как известно, ЛУ может быть продуцентом алкалоидов для их применения в фармакологии и медицине (Vishnyakova et al., 2020).

Обсуждение

Результаты трехлетней оценки основных биохимических признаков, определяющих качество семян ЛУ, при выращивании образцов коллекции ВИР в условиях Северо-Запада РФ выявили значительную изменчивость в содержании алкалоидов. Это связано как с генетической детерминацией, так и с влиянием условий среды. Зависимость этого признака от погодных факторов была показана нами ранее (Вишнякова и др., 2023). В нашем опыте степень варибельности была низкой для белка и средней для масла. Влажность семян оказалась самым стабильным признаком. При уборке влажность семян составляет около 15 %. Перед закладкой на хранение ее значение, согласно ГОСТ Р 52325-2005 (2015), не должно превышать 10 %.

Полученные данные подтвердили сохранение алкалоидного статуса низко- и высокоалкалоидных форм для образцов ЛУ разных лет репродукции; значения содержания отдельных алкалоидов, их сумма и соотношение определяются генотипом, а их изменчивость – погодой в годы репродукции. Подтвержден факт повышения количества алкалоидов в семенах в засушливых условиях (Вишнякова и др., 2023). Установлена достоверная отрицательная корреляция между содержанием алкалоидов и количеством осадков.

Влияние погодных условий на содержание алкалоидов в семенах люпина отмечено в разных регионах. В РФ данный феномен наблюдали в Ярославской области

(Таран, Цвик, 2017) и Юго-Западной зоне Центрального региона (Агеева, Почутина, 2018). В условиях Дании при воздействии засухи на три сорта ЛУ количество алкалоидов в зеленой массе на вегетативной стадии растений (до цветения) однозначно повышалось, затем генотипы реагировали на засуху как повышением, так и понижением количества алкалоидов (Christiansen et al., 1997). Мы полагаем, что сравнение этих результатов может быть корректным только при оценке одних и тех же органов растений (вегетативная масса или семена), содержание алкалоидов в которых различно, а также стадий онтогенеза, на которых проводили исследование.

Принято считать, что синтез ХА у ЛУ происходит в хлоропластах молодых листьев (Wink, 1991, 1993; Wink et al., 1995). Наиболее активное их накопление начинается на стадии бутонизации (Maknickienė, Asakavičiūtė, 2008). Показано, что экспрессия известных к настоящему времени семи генов-кандидатов, участвующих в синтезе ХА, и самих алкалоидов определяется во всех тканях растений на стадии бутонизации (Czepiel et al., 2021). Однако наличие алкалоидов в тканях растений обнаруживается уже в молодых проростках, куда они попадают из прорастающих семян (De Cortes Sánchez et al., 2005), т.е. однозначного ответа о месте и времени начала синтеза алкалоидов у ЛУ пока нет. Очевидно, что подавляющая часть ХА образуется в зеленых тканях надземных органов (Frick et al., 2017) с небольшим вкладом корней (Lee et al., 2007). Ко времени формирования бобов алкалоиды по флоэме поступают в репродуктивные органы (Вишнякова, Крылова, 2022). Из этого следует, что начало многоэтапного синтеза ХА у люпина и время их накопления в семенах разделены в пространстве и времени. В этот процесс включены многочисленные ферменты, транспортеры, регуляторы. Однако в зрелых семенах, содержащих алкалоиды, экспрессия генов, вовлеченных в синтез алкалоидов, не наблюдается (Czepiel et al., 2021), т.е. в них происходит только процесс накопления. Поэтому очевидно, что наиболее уязвимые периоды для воздействия стрессоров на содержание алкалоидов – это их синтез и транспорт. Влияние ранней засухи на резкое увеличение алкалоидов у ЛУ уже хорошо доказано (Frick et al., 2018). В нашем исследовании наиболее засушливые условия в 2019 г. приходились на июнь (время бутонизации, синтез алкалоидов) и август (поступление алкалоидов в формирующиеся семена). В целом за период изучения нами была установлена достоверная отрицательная связь между количеством осадков за весь вегетативный период и содержанием основного алкалоида люпинина, а также суммой алкалоидов в семенах ЛУ (-0.996 , -0.997 соответственно).

Увеличение концентрации алкалоидов под воздействием засухи используют при их промышленном получении из растений-продуцентов, представителей рода *Nicotiana*, *Papaver somniferum* и *Catharanthus roseus* (Waller, Nowacki, 1978; Szabó et al., 2003; Jaleel et al., 2007; Amirjani, 2013). Растения специально подвергают этому стрессу для увеличения выхода алкалоидов (Kleinwächter, Selmar, 2015).

Следует отметить, что зафиксированное почти двукратное возрастание средней по выборке концентрации алка-

лоидов в 2019 г. по сравнению с 2020 г. характерно только для сильно- и среднеалкалоидных образцов. У образцов с содержанием алкалоидов меньше 0.05 % этот показатель менялся незначительно во все три года изучения. Низкоалкалоидные образцы были стабильны в проявлении признака и не переходили в статус высокоалкалоидных под влиянием погодных условий.

Температурный фактор не оказал влияния на содержание алкалоидов в семенах ЛУ в нашем исследовании, но повышенная температура воздуха способствовала накоплению масла, а осадки – накоплению белка.

В изученной нами выборке достоверная отрицательная корреляция между содержанием белка и содержанием масла (-0.33) наблюдалась только в 2019 г. Сильная отрицательная связь (-0.96 , $p < 0.01$) между содержанием этих метаболитов в семенах показана в работе австралийских ученых, изучавших шесть сортов ЛУ в условиях 55 локаций в Западной Австралии (Cowling, Tarr, 2004). Однако положительная связь между содержанием белка и масла была отмечена при изучении других видов люпина из коллекции ВИР, репродуцированных в условиях Северо-Запада РФ (Егорова и др., 2019). Можно предположить, что эти связи проявляются по-разному в зависимости от погодных условий.

Значимых корреляций между содержанием белка и алкалоидов в изученной нами выборке не обнаружено. Между тем у 126 образцов белого люпина (*L. albus* L.) из коллекции Pullman (Вашингтон, США), ранжированных на шесть классов по степени алкалоидности, установлено более высокое содержание белка в семенах из группы высокоалкалоидных образцов (Staples et al., 2017). Достоверная отрицательная связь между содержанием масла и алкалоидов в нашей работе выявлена только в 2019 и 2020 гг. (-0.38 и -0.27 соответственно). В 2022 г. связь не обнаружена. Полагаем, что для поиска закономерностей требуются многолетние исследования с учетом погодных условий. Влажность семян в нашем эксперименте оказалась наиболее стабильным показателем, не зависящим от условий среды.

Заключение

Впервые в условиях Северо-Запада РФ изучены взаимосвязи между основными показателями качества семян ЛУ (содержанием алкалоидов, белка, масла, уровнем влажности) и влиянием на них погодных условий. Установлены лимиты изменчивости этих признаков. Отмечено отсутствие значимых корреляций между содержанием белка и масла, белка и алкалоидов. Достоверная отрицательная связь между содержанием масла и алкалоидов выявлена только в 2019 и 2020 гг. Очевидно, что поиск закономерностей для этих связей требует многолетних экспериментов с учетом погодных условий. Доказано влияние погоды на концентрацию алкалоидов в семенах, а именно на значительное ее повышение в засушливых условиях. Температурный режим в нашем эксперименте на этот показатель не влиял. Повышенная температура воздуха способствовала накоплению масла, а увеличение осадков – накоплению белка. В исследуемой выборке выявлены образцы, сочетающие необходимые показате-

ли основных (белка и масла) и вторичных (алкалоидов) метаболитов, определяющих качество семян ЛУ, для использования в качестве исходного материала для получения новых районированных сортов пищевого, кормового, сидерального и фармацевтического назначения.

Список литературы / References

- Агеева П.А., Почутина Н.А. Результаты испытания сортов узколистного люпина. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2018; 27(3):77-81. doi 10.24411/2309-348X-2018-11037 [Ageeva P.A., Pochutina N.A. Results of the narrowleafed lupin variety testing. *Zernobobovye i Krupnye Kul'tury = Legumes and Groat Crops*. 2018;27(3):77-81. doi 10.24411/2309-348X-2018-11037 (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)]
- Вишнякова М.А., Сеферова И.В., Буравцева Т.В., Бурляева М.О., Семенова Е.В., Филипенко Г.И., Александрова Т.Г., Егорова Г.П., Яньков И.И., Булынецов С.В., Герасимова Т.В., Другова Е.В. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых ВИР: пополнение, сохранение и изучение. Методические указания. СПб.: ВИР, 2018. doi 10.30901/978-5-905954-79-5 [Vishnyakova M.A., Seferova I.V., Buravtseva T.V., Burlyayeva M.O., Semenova E.V., Filipenko G.I., Aleksandrova T.G., Egorova G.P., Yankov I.I., Bulynstev S.V., Gerasimova T.V., Drugova E.V. VIR Global Collection of Grain Legume Crop Genetic Resources: Replenishment, Conservation and Studying. Methodological Guidelines. St. Petersburg: VIR, 2018. doi 10.30901/978-5-905954-79-5 (in Russian)]
- Вишнякова М.А., Крылова Е.А. Перспективы получения низкоалкалоидных и адаптивных форм люпина узколистного на основе геномных и транскриптомных ресурсов вида. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(2):5-14. doi 10.30901/2658-6266-2022-2-01 [Vishnyakova M.A., Krylova E.A. Prospects for obtaining low-alkaloid and adaptive forms of narrow-leaved lupine based on the genome and transcriptome resources of the species. *Biotechnologiya i Seleksiya Rastenij = Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(2):5-14. doi 10.30901/2658-6266-2022-2-01 (in Russian)]
- Вишнякова М.А., Саликова А.В., Шеленга Т.В., Егорова Г.П., Новикова Л.Ю. Изменчивость содержания алкалоидов в семенах люпина узколистного у образцов коллекции ВИР в условиях Северо-Запада Российской Федерации. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;27(2):119-128. doi 10.18699/VJGB-23-17 [Vishnyakova M.A., Salikova A.V., Shelenga T.V., Egorova G.P., Novikova L.Y. Alkaloid content variability in the seeds of narrow-leaved lupine accessions from the VIR collection under the conditions of the Russian Northwest. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed*. 2023;27(2):119. doi 10.18699/VJGB-23-17]
- ГОСТ Р 54632-2011. Люпин кормовой. Технические условия. 2013. Электронный ресурс: <https://docs.cntd.ru/document/1200093158?ysclid=14s80m228h216628534> (дата обращения 07.05.2024) [State Standard R 54632-2011. Fodder Lupine. Specification. 2013. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/1200093158?ysclid=14s80m228h216628534> (Accessed May 7, 2024) (in Russian)]
- ГОСТ Р 52325-2005. Семена сельскохозяйственных растений. Сортовые и посевные качества. Общие технические условия. Электронный ресурс: <https://internet-law.ru/gosts/gost/4709/?ysclid=1wgcrx2jpt453276006> (дата обращения 21.05.2024) [State Standard R 52325-2005. Seeds of Agricultural Plants. Varietal and Sowing Characteristics. General Specifications. Available at: <https://internet-law.ru/gosts/gost/4709/?ysclid=1wgcrx2jpt453276006> (Accessed May 21, 2024) (in Russian)]
- Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. Сорты растений (официальное издание). М., 2023 [State Register of Selection Achievements Authorized for Use for Production Purposes. Vol. 1. Plant Varieties (official publication). Moscow, 2023 (in Russian)]
- Егорова Г.П., Соловьева А.Е., Проскуракова Г.И. Генетические ресурсы коллекции люпина ВИР для селекции. В: Сб. тезисов междунар. науч.-практ. конф. «Новые сорта люпина, технология их выращивания и переработки, адаптация в системы земледелия и животноводство», 3–4 июля 2017. Брянск, 2017;13-23 [Egorova G.P., Solovyova A.E., Proskuryakova G.I. Genetic resources of the VIR lupine collection for breeding. In: Abstracts of the Int. Sci.-Pract. Conf. “New Varieties of Lupine, Technology for their Cultivation and Processing, Adaptation to Farming Systems and Livestock Breeding”, 3–4 July, 2017. Bryansk, Russia, 2017; 13-23 (in Russian)]
- Егорова Г.П., Шеленга Т.В., Проскуракова Г.И. Биохимическая характеристика семян люпина (*Lupinus* L.) из коллекции ВИР. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2019;31(3):79-87. doi 10.24411/2309-348X-2019-11118 [Egorova G.P., Shelenga T.V., Proskuryakova G.I. Biochemical characterization of of lupin (*Lupinus* L.) seeds from the VIR collection. *Zernobobovye i Krupnye Kul'tury = Legumes and Groat Crops*. 2019;31(3):79-87. doi 10.24411/2309-348X-2019-11118 (in Russian)]
- Купцов Н.С., Такунов И.П. Люпин: генетика, селекция, гетерогенные посевы. Брянск, 2006 [Kuptsov N.S., Takunov I.P. Lupine: Genetics, Breeding, Heterogeneous Cultivation. Bryansk, 2006 (in Russian)]
- Попов В.С., Саликова А.В., Перчук И.Н., Конькова Н.Г., Егорова Г.П., Вишнякова М.А., Шеленга Т.В. Экспресс-оценка основных показателей хозяйственной ценности в образцах муки люпина узколистного с помощью ИК-спектроскопии. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(1):99-108. doi 10.30901/2227-8834-2024-1-99-108 [Popov V.S., Salikova A.V., Perchuk I.N., Konkova N.G., Egorova G.P., Vishnyakova M.A., Shelenga T.V. Rapid assessment of the main economic value indicators in lupine flour samples using infrared spectroscopy. *Trudy po Prikladnoi Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024; 185(1):99-108. doi 10.30901/2227-8834-2024-1-99-108 (in Russian)]
- Таран Т.В., Цвик Г.С. Влияние условий выращивания на химический состав люпина узколистного. В: Сб. тезисов междунар. науч.-практ. конф. «Новые сорта люпина, технология их выращивания и переработки, адаптация в системы земледелия и животноводство», 3–4 июля 2017. Брянск, 2017;35-40 [Taran T.V., Tsvik G.S. The influence of growing conditions on the chemical composition of narrow-leaved lupine. In: Abstracts of the Int. Sci.-Pract. Conf. “New Varieties of Lupine, Technology for their Cultivation and Processing, Adaptation to Farming Systems and Livestock Breeding”, 3–4 July, 2017. Bryansk, Russia, 2017;35-40 (in Russian)]
- ТУ-9716-004-00668502-2008. Люпин продовольственный. Электронный ресурс: <https://e-ecolog.ru/crc/57.01.01.000.%D0%A2.000230.05.08?ysclid=14sa0dtvbn325210024> (дата обращения 24.06.2022) [Specification No. 9716-004-00668502-2008. Food Lupin. Available at: <https://e-ecolog.ru/crc/57.01.01.000.%D0%A2.000230.05.08?ysclid=14sa0dtvbn325210024> (Accessed June 24, 2022) (in Russian)]

- Amirjani M. Effects of drought stress on the alkaloid contents and growth parameters of *Catharanthus roseus*. *J Agric Biol Sci*. 2013; 8(11):745-750
- Christiansen J.L., Jørnsgård B., Buskov S., Olsen C. E. Effect of drought stress on content and composition of seed alkaloids in narrow-leaved lupin, *Lupinus angustifolius* L. *Eur J Agron*. 1997;7:307-314. doi 10.1016/S1161-0301(97)00017-8
- Cowling W., Tarr A. Effect of genotype and environment on seed quality in sweet narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.). *Aust J Agric Res*. 2004;55(7):745-751. doi 10.1071/AR03223
- Czepiel K., Krajewski P., Wilczura P., Bielecka P., Świącicki W., Kroc M. Expression profiles of alkaloid-related genes across the organs of narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.) and in response to anthracnose infection. *Int J Mol Sci*. 2021;22:2676. doi 10.3390/ijms22052676
- De Cortes Sánchez M., Altares P., Pedrosa M.M., Burbano C., Cuadrado C., Goyoaga C., Muzquiz M., Jiménez-Martínez C., Dávila-Ortiz G. Alkaloid variation during germination in different lupin species. *Food Chem*. 2005;90(3):347-355. doi 10.1016/j.foodchem.2004.04.008
- Frick K., Kamphuis L., Siddique K., Singh K., Foley R. Quinolizidine alkaloid biosynthesis in lupins and prospects for grain quality improvement. *Front Plant Sci*. 2017;8:1-12. doi 10.3389/fpls.2017.00087
- Frick K., Foley R., Kamphuis L.G., Siddiqu K., Gar G., Singh K.B. Characterization of the genetic factors affecting quinolizidine alkaloid biosynthesis and its response to abiotic stress in narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.). *Plant Cell Environ*. 2018;41:2155-2168. doi 10.1111/pce.13172
- Jaleel C.A., Manivannan P., Kishorekumar A., Sankar B., Gopi R., Somasundaram R. Alterations in osmoregulation, antioxidant enzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit. *Colloids Surf B Biointerfaces*. 2007;59:150-157. doi 10.1016/j.colsurfb.2007.05.001
- Kleinwächter M., Selmar D. New insights explain that drought stress enhances the quality of spice and medicinal plants: potential applications. *Agron Sustain Dev*. 2015;35(1):121-131. doi 10.1007/s13593-014-0260-3
- Kushnareva A.V., Shelenga T.V., Perchuk I.N., Egorova G.P., Malyshch 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
- Lee M.J., Pate J.S., Harris D.J., Atkins C.A. Synthesis, transport and accumulation of quinolizidine alkaloids in *Lupinus albus* L. and *L. angustifolius* L. *J Exp Bot*. 2007;58:935-946. doi 10.1093/jxb/erl254
- Maknickienė Z., Asakavičiūtė R. Alkaloid content variations in lupin (*Lupinus* L.) genotypes and vegetation periods. *Biologija*. 2008;54:112-115. doi 10.2478/v10054-008-0023-7
- Sengbusch R. Bitterstoffarme lupinen. II. *Züchter*. 1931;4:93-109
- Siger A., Grygier A., Czubinski J. Comprehensive characteristic of lipid fraction as a distinguishing factor of three lupin seed species. *J Food Compos Anal*. 2017;115:104945. doi 10.1016/j.jfca.2022.104945
- Staples K.D., Hamama A.A., Knight-Mason R., Bhardwaj H.L. Alkaloids in white lupin and their effects on symbiotic N fixation. *J Agric Sci*. 2017;9(6):13. doi 10.5539/jas.v9n6p13
- Szabó B., Tyihák E., Szabó G., Botz L. Mycotoxin and drought stress-induced change of alkaloid content of *Papaver somniferum* plants. *Acta Bot Hung*. 2003;45:409-417. doi 10.1556/ABot.45.2003.3-4.15
- 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. *Vavilov J Genet Breed*. 2020;24(6):625-635. doi 10.18699/VJ20.656
- Waller G.R., Nowacki E.K. Alkaloid Biology and Metabolism in Plants. New York: Plenum Press, 1978. doi 10.1007/978-1-4684-0772-3
- Wang X.-F., Jing X.-M., Zheng G.-H. Effect of seed moisture content on seed storage longevity. *Acta Bot Sinica*. 2001;43:551-557
- Wink M. Plant breeding: Low or high alkaloid content. In: Proc. of the 6th Int. Lupin Conf. 25-30 Nov. 1990. Temuco-Pucón, Chile. Int. Lupin Association, 1991;326-334
- Wink M. Allelochemical properties or the raison d'être of alkaloids. *The Alkaloids: Chemistry and Pharmacology*. 1993;43:1-118. doi 10.1016/S0099-9598(08)60134-0
- Wink M., Meißner C., Witte L. Patterns of quinolizidine alkaloids in 56 species of the genus *Lupinus*. *Phytochemistry*. 1995;38:139-153. doi 10.1016/0031-9422(95)91890-d

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 27.05.2024. После доработки 03.09.2024. Принята к публикации 03.09.2024.