

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

Изменчивость содержания алкалоидов в семенах люпина узколистного у образцов коллекции ВИР в условиях Северо-Запада Российской Федерации

М.А. Вишнякова , А.В. Саликова, Т.В. Шеленга, Г.П. Егорова, Л.Ю. Новикова

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия
 m.vishnyakova.vir@gmail.com


Аннотация. Изучали содержание алкалоидов в семенах люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) у 59 образцов из коллекции ВИР в условиях Ленинградской области. В выборку были включены образцы разного статуса (дикие формы, староместные сорта, сорта научной селекции) и различных лет поступления в коллекцию. Алкалоиды определяли методом газожидкостной хроматографии, сопряженной с масс-спектрометрией. Определены концентрации основных алкалоидов в семенах: люпанина, 13-гидроксилюпанина, спартеина, ангустифолина, изолюпанина и их суммарное содержание. Выявленная изменчивость суммарного содержания алкалоидов в семенах изучаемой выборки составляла 0.0015–2.017 %. В большинстве случаев значение признака соответствует статусу образца: сорта современной селекции, за исключением сидеральных, входят в группу с показателями 0.0015–0.052 %, в то время как старые, местные сорта и дикие формы имеют значения 0.057–2.17 %. Характерно, что ко второй группе относятся преимущественно образцы, поступавшие в коллекцию до 1950-х гг., т.е. до периода активной селекции низкоалкалоидных сортов. Отмечена сильная межгодовая изменчивость признака у образцов, выращиваемых в одних и тех же почвенно-климатических условиях в течение двух лет. В 2019 г. в среднем по выборке содержание алкалоидов было в 1.9 раза выше, чем в 2020 г. Анализ погодных условий вегетации позволяет предположить, что снижение содержания алкалоидов произошло за счет значительного увеличения суммы осадков в 2020 г. При поиске связей содержания алкалоидов с типом боба (не вскрывающийся без обмолота – культурный, спонтанно вскрывающийся – дикий и промежуточный) наблюдается тенденция к более высокому (примерно в 2 раза в оба года исследования) суммарному содержанию алкалоидов у образцов с диким типом боба и приближенным к нему промежуточным по сравнению с не вскрывающимся без обмолота бобом. Связь среднего суммарного содержания алкалоидов с окраской семени, сведенной к трем категориям (темная – дикая, светлая – культурная и промежуточная), была достоверно выше у группы с темными семенами: в 5.2 раза в 2019 г. и в 3.7 раза в 2020 г. Не обнаружено достоверных различий процентного содержания отдельных алкалоидов в общей сумме алкалоидов как между годами исследования, так и между группами с различным типом боба и с разной окраской семени.

Ключевые слова: люпин узколистный; алкалоиды; признаки доместикации; спонтанно вскрывающийся боб; не вскрывающийся боб; окраска семени.

Для цитирования: 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

Alkaloid content variability in the seeds of narrow-leaved lupine accessions from the VIR collection under the conditions of the Russian Northwest

M.A. Vishnyakova , A.V. Salikova, T.V. Shelenga, G.P. Egorova, L.Yu. Novikova

Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia
 m.vishnyakova.vir@gmail.com

Abstract. Alkaloid content was assessed in the seeds of 59 narrow-leaved lupine (*Lupinus angustifolius* L.) accessions from the VIR collection in the environments of Leningrad Province. The selected set included accessions of different statuses (wild forms, landraces, and advanced cultivars) and different years of introduction to the collection. Alkaloids were analyzed using gas-liquid chromatography coupled with mass spectrometry. Concentrations of main alkaloids: lupanine, 13-hydroxylupanine, sparteine, angustifoline and isolupanine, and their total content were measured. The total alkaloid content variability identified in the seeds of the studied set of accessions was 0.0015 to 2.017 %. In most cases, the value of the character corresponded to the accession's status: modern improved cultivars, with the exception of green manure ones, entered the group with the range of 0.0015–0.052 %, while landraces and wild forms showed values from 0.057 to 2.17 %. It is meaningful that the second group mainly included accessions that came to the collec-

tion before the 1950s, i. e., before the times when low-alkaloid cultivars were intensively developed. Strong variability of the character across the years was observed in the accessions grown under the same soil and climate conditions in both years. In 2019, the average content of alkaloids in the sampled set was 1.9 times higher than in 2020. An analysis of weather conditions suggested that the decrease in alkaloid content occurred due to a significant increase in total rainfall in 2020. Searching for links between the content of alkaloids and the type of pod (spontaneously non-dehiscent, or cultivated, spontaneously dehiscent, or wild, and intermediate) showed a tendency towards higher (approximately twofold in both years of research) total alkaloid content in the accessions with the wild pod type and the nearest intermediate one compared to those with the pod non-dehiscent without threshing. The correlation between the average total alkaloid content and seed color, reduced to three categories (dark, or wild, light, or cultivated, and intermediate), was significantly stronger in the group with dark seeds (5.2 times in 2019, and 3.7 times in 2020). There were no significant differences in the percentage of individual alkaloids within the total amount either between the years of research or among the groups with different pod types or the groups with different seed coat colors.

Key words: narrow-leaved lupine; alkaloids; domestication traits; spontaneously dehiscent pods; nondehiscent pods; seed color.

For citation: Vishnyakova M.A., Salikova A.V., Shelenga T.V., Egorova G.P., Novikova L.Yu. 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 Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(2):119-128. DOI 10.18699/VJGB-23-17

Введение

Люпин узколистный (*Lupinus angustifolius* L., Fabaceae) – вид, окультуривание которого в качестве кормового и пищевого растения насчитывает менее 100 лет. В течение веков его использовали в качестве сидеральной культуры. Скармливание животным семян этого высокобелкового растения было возможно только после вымачивания их в воде, при неоднократной смене ее для извлечения антипитательных веществ – комплекса хинолизидиновых алкалоидов. Именно этот признак лимитировал применение растения в кормопроизводстве, поскольку алкалоиды придают горечь кормам, а в большой концентрации токсичны для животных и человека.

Селекция кормовых сортов началась с открытия низкоалкалоидных мутантов (Sengbusch, 1931, 1942), у которых впоследствии были определены аллели, детерминирующие этот признак: *lucundus*, *esculentus* и *depressus* (Hackbarth, Troll, 1959). Это открытие, послужившее генетической основой для селекции низкоалкалоидных форм, считают началом domestikации вида (Gladstones, 1970). К настоящему времени создано множество кормовых сортов, стало возможным использование семян люпина узколистного и в пищевой промышленности (Vishnyakova et al., 2020).

Отмечаемый до открытия этих мутантов полиморфизм диких форм люпина узколистного по содержанию алкалоидов в семенах составлял 0.4–3.0 % сухого веса (с. в.) семян и 0.3–0.5 % с. в. зеленой массы (Święcicki W., Święcicki W.K., 1995; Brummund, Święcicki, 2011). После получения многочисленных сортов на основе преимущественно одной мутации *iuc* этот полиморфизм существенно увеличился. В современном исследовании польских ученых, изучивших 329 коллекционных образцов, зафиксирована изменчивость признака от 0.0005 до 2.8752 % (Kamel et al., 2016). В настоящее время пороговым значением содержания алкалоидов в семенах сортов, предназначенных для пищевого и кормового назначения, в ряде стран Европы и в Австралии считается не более 0.02 % их с. в. (Frick et al., 2017). Для сортов кормового люпина в РФ допустимый уровень содержания алкалоидов – от 0.1 до 0.3 % с. в. семян (ГОСТ РФ 54632-2011, 2013) и 0.04 % – для продовольственного люпина (по существующим тех-

ническим условиям, разработанным во ВНИИ люпина (ТУ-9716-004-0068502-2008).

В повседневной практике содержание алкалоидов в семенах на уровне 0.05 % считают пограничным значением для различения высокоалкалоидных (горьких) и низкоалкалоидных (сладких) форм (Lee et al., 2007).

Содержание алкалоидов очень подвержено влиянию таких факторов среды, как засуха, температура воздуха, географическая локация, уровень инсоляции, агротехника, наличие патогенов (Christiansen et al., 1997; Cowling, Tarr, 2004; Агеева и др., 2020). Причем в семенах одного и того же генотипа в разных условиях выращивания концентрации алкалоидов может изменяться не менее чем в два раза, достигая десятикратного увеличения, превышая при этом требуемый уровень допустимого содержания алкалоидов и превращая сорта, традиционно относимые к сладким, в горькие (Cowling, Tarr, 2004; Reinhard et al., 2006; Романчук, Анохина, 2018).

Наряду с радикальным уменьшением содержания алкалоидов в семенах селекционное улучшение культуры включает в себя устранение спонтанной раскрываемости (растрескиваемости) бобов, определяемой аллелями *le* (*lentus*) и *ta* (*tardus*), интрогрессию в генотипы сортов генов раннего цветения и отсутствие потребности в яровизации (*Jul*, *Ku*), проницаемости семенной оболочки *moll* (*mollis*), белой окраски цветков и семян *leuc* (*leucospermus*) (Taylor et al., 2020).

В коллекции люпина узколистного ВИР – 887 образцов из 26 стран мира, из них сортов научной селекции – 261, селекционного материала – 370, местных сортов – 142, диких форм – 55, образцов с неопределенным статусом – 50 (Vishnyakova et al., 2021). Разнообразие селекционного статуса и наличие диких родичей определяют довольно пеструю картину наличия/отсутствия признаков domestikации у образцов коллекции. Многие образцы имеют в разной степени спонтанно вскрывающиеся бобы; в наличии все варианты известной для вида окраски семян. Это разнообразие позволяет проследить, существуют ли связи признаков domestikации у образцов коллекции. Поэтому целью нашей работы стало выявление степени изменчивости концентрации алкалоидов в семенах люпина узколистного в зависимости от условий выращивания в

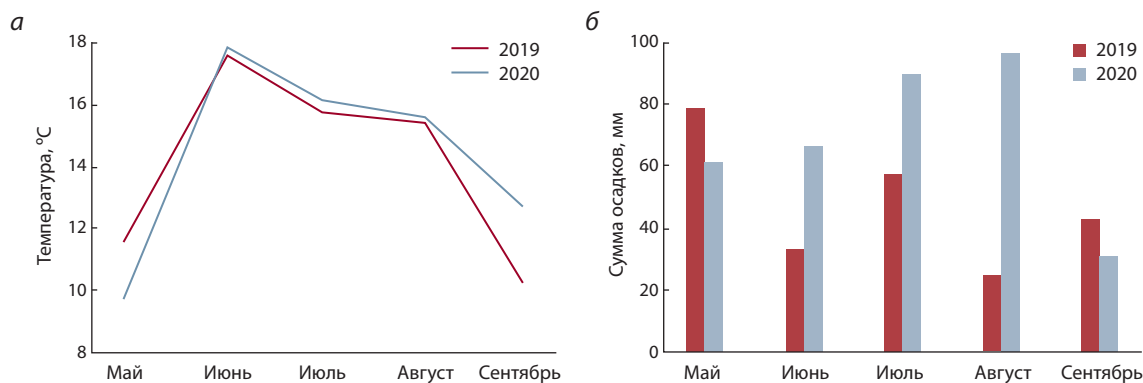


Рис. 1. Погодные условия эксперимента: а – средняя месячная температура воздуха; б – месячная сумма осадков.

течение двух лет, а также изучение связи этого признака с окраской семян и степенью спонтанной раскрываемости бобов у образцов из коллекции ВИР.

Материалы и методы

Материал. Исследованы 59 образцов люпина узколистного из коллекции ВИР (Приложение)¹, выращиваемых на экспериментальных полях ВИР (г. Пушкин, Санкт-Петербург) в течение двух полевых сезонов (2019–2020 гг.). В выборку вошли образцы разных лет поступления в коллекцию, различного селекционного статуса: сорта научной селекции, местные сорта, селекционные линии, дикие формы, происходящие из 20 стран мира.

Погодные условия эксперимента. Суммы активных температур составили: 1966 °С – в 2019 г., 2052 °С – в 2020 г. Осадки за период с температурами выше 10 °С: 175 мм в 2019 г., 293 мм в 2020 г. Средние значения за последние 30 лет (1992–2021 гг.) 2209 °С и 306 мм соответственно. Таким образом, годы были прохладнее и засушливее относительно среднесезонных значений. 2019 г. характеризовался суммой осадков за период активной вегетации на 118 мм, или в 1.7 раза меньше, чем 2020 г., при сравнимой теплообеспеченности. Особенно значительные различия по суммам осадков были в период созревания бобов – в июле 58 против (vs) 91 мм и августе 25 vs 97 мм (рис. 1).

Определение концентрации алкалоидов в семенах. Каждый образец, взятый в исследование, был представлен 8 растениями. Из смеси семян брали среднюю пробу массой 30 г. Семена измельчали в мельнице Lab Mill 1 QC-114 (Венгрия) до состояния муки (50–100 мкм). Качественный и количественный состав алкалоидов в семенах люпина узколистного определяли по ранее опубликованному протоколу (Kushnareva et al., 2020).

К навеске муки в 500 мг добавляли 8 мл этилацетата и 2 мл 15 % раствора NaOH, инкубировали при +6 °С в течение 18 ч. Полученный экстракт, содержащий алкалоиды в форме оснований, отделяли от осадка путем фильтрации через бумажный фильтр. В качестве внутреннего стандарта использовали раствор кофеина в этилацетате (1 мг/мл). Состав алкалоидов анализировали методом газожидкостной хроматографии, сопряженной с масс-

спектрометрией на хроматографе Agilent6850 A (Agilent Technologies, Santa-Clara, CA, США). Смесь разделяли на капиллярной колонке AgilentHP-5MS (5 % фенил, 95 % метилполисилоксан; 30.0 м, 250.00 мкм, 0.25 мкм). Программа нагрева: от +170 °С до +320 °С, скорость нагрева 4 °С/мин. Температура детектора масс-спектрометра составляла +250 °С, температура инжектора +300 °С, объем вводимой пробы 1.2 мкл. Скорость газоносителя – гелия – 1.5 мл/мин. Запись хроматограммы начинали через 4 мин, необходимые для выхода растворителя, и продолжали 38 мин. Анализ выполняли в трех аналитических повторностях.

Идентификацию веществ осуществляли в программе AMDIS (Automated Mass Spectral Deconvolution and Identification System, США, Version 2.69, <http://www.amdis.net>). Для анализа использовали библиотеку NIST 2010 (National Institute of Standards and Technology, США, <http://www.nist.gov>).

Содержание алкалоидов рассчитывали по внутреннему стандарту (кофеин, концентрация: 1 мкг/мкл) в программе UniChrom 5.0.19. Результаты содержания алкалоидов (абсолютные значения) в семенах люпина узколистного приведены в мг/100 г с.в. Процентное содержание (%) алкалоидов (относительные значения) оценивали, учитывая долю отдельного соединения в общем содержании алкалоидов. Общее содержание алкалоидов – это сумма количественных показателей всех алкалоидов, обнаруженных в образце (мг/100 г с.в.) Средние значения вычисляли, учитывая значения аналитических повторов для каждого образца (см. Приложение).

Фиксировали наличие/отсутствие спонтанной раскрываемости бобов. Этот признак желательно выявлять вскоре после уборки, пока бобы не дошли до воздушно-сухого состояния, поскольку это увеличивает вероятность раскрывания даже тех бобов, у которых при уборке створки были сомкнуты. Однако в наших условиях оценку осуществляли на сухих бобах. С одной стороны, это позволяет надежно установить не вскрывающийся без обмолота тип, с другой стороны, затрудняет определение времени вскрывания – на момент уборки или после полного высыхания. Поэтому признак ранжировали по характеру створок. Дикий тип (спонтанно вскрывающийся боб) имеет закрученные створки (тип 1); культурный тип – не вскрывающиеся без обмолота бобы – створки плоские, сомкнуты полностью

¹ Приложение см. по адресу: <https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2023-27/appx3.pdf>

или слегка раскрыты (тип 3): остальные бобы – раскрытые створки, но плоские или с некоторой тенденцией к закручиванию, – относили к промежуточному типу (тип 2). Следует признать некоторую условность этого типа и близость его к спонтанно вскрывающимся бобам.

Окраску семенной кожуры также разделили на три категории: темная (1), промежуточная (2) и светлая (3).

Статистическая обработка. Для визуализации данных использованы программы MS Excel и пакет Statistica 13.3 (TIBCO Software Inc., США). Статистический анализ произведен в пакете Statistica 13.3.

Достоверность различий содержания алкалоидов в 2019 и 2020 гг. исследовали с помощью *t*-критерия Стьюдента для зависимых (сопряженных) выборок (Доспехов, 1973; Халафян, 2010). Рассчитывали разность характеристики образца в двух вариантах опыта (в нашем случае между годами исследования) и по *t*-критерию оценивали достоверность отличия от нуля средней по образцам разности. Критерий более точен, чем сравнение разницы средних независимых выборок, так как не зависит от характера распределения показателя внутри выборки.

Среднее содержание алкалоидов в трех группах образцов с различным типом боба и в группах с различной окраской семян сравнили дисперсионным анализом. Рассчитаны коэффициенты корреляции между содержанием алкалоидов отдельно в 2019 и 2020 гг. Сила корреляционной связи оценена по Б.А. Доспехову (1973): при коэффициенте корреляции больше 0.7 по модулю – сильная, от 0.3 до 0.7 – средняя, меньше 0.3 – слабая. В исследовании принят уровень значимости 5 %.

Результаты

Ранее проведенная коллективом авторов отработка способов экстракции алкалоидов из листьев, осуществленная на сидеральном сорте Олигарх (к-3814) репродукции 2018 г. (г. Пушкин), выявила качественный состав его алкалоидного комплекса. В нем идентифицировано пять алкалоидов: люпанин (Л), 13-гидроксилупанин (Г), ангустифолин (А), спартеин (С), изолюпанин (И) и следы их производных или неидентифицируемых алкалоидов, которых у люпина узколистного насчитывают до 120 (Frick et al., 2017). В настоящем исследовании установленный качественный состав его основных (детектируемых) алкалоидов в семенах соответствует определенному нами ранее составу для вегетативных органов. В семенах их содержание варьирует следующим образом: Л (70.0–85.4 %), Г (6.4–17.2 %), А (0.7–2.0 %), С (4.0–12.6 %), И (0.5–1.4 %). Изменчивость суммарного содержания составила 0.0015–2.017 % (табл. 1, см. Приложение).

Среднее значение содержания алкалоидов в образцах 2019 г. равнялось 501.7 мг/100 г с. в., что достоверно (на 90.5 %) выше значений, полученных для семян 2020 г. репродукции 263.6 мг/100 г с. в. (уровень значимости различий по *t*-критерию Стьюдента для зависимых выборок $p = 0.009$). В 2020 г. отмечено снижение средних значений концентрации алкалоидов: Л (389.7 в 2019 г. vs 203.4 в 2020 г.; $p = 0.008$), Г (59.0 vs 31.3; $p = 0.014$), С (41.9 vs 23.0; $p = 0.017$), А (6.8 vs 3.6; $p = 0.014$), И (4.4 vs 2.4; $p = 0.023$) (см. табл. 1 и Приложение).

Однако для восьми образцов (к-3172, 3457, 3947, 3607, 3526, 1546, 2856, 3062) сумма алкалоидов увеличилась в 2020 г. по сравнению с 2019 г.

У шести образцов возросло содержание Л, у 13 – Г, у 12 – С, у 9 – А, у десяти – И. Следует отметить, что в соответствии с Международным классификатором СЭВ рода *Lupinus* L. (Степанова и др., 1985) 5 образцов из этой группы по содержанию алкалоидов относятся к категории «очень низкое» (содержание алкалоидов в семенах менее 25 мг/100 г с. в.) 2 – «среднее» (от 100 до 300 мг/100 г с. в.) и только один сорт, Олигарх (к-3814), – «очень высокое» (более 300 мг/100 г).

Характерно, что у образцов с очень низким и средним содержанием алкалоидов различия за два года были незначительны, к примеру, у образца к-2856 – 279.1 и 280.9 мг/100 г с. в. (0.7 %), у к-3607 – 21.2 и 23.2 мг/100 г с. в. (1.1 %), у к-3172 – 5.3 и 6.8 мг/100 г с. в. (1.3 %) соответственно (рис. 2).

Таблица 1. Содержание алкалоидов в среднем по выборке из 59 образцов люпина узколистного за два года исследований (г. Пушкин, 2019–2020 гг.)

Концентрация алкалоидов в семени		2019 г.			2020 г.		
		Среднее	Min	Max	Среднее	Min	Max
Сумма алкалоидов	мг/100 г с. в.	501.7 ± 80.7	4.0	2017.4	263.6 ± 38.6	1.7	898.8
Люпанин	мг/100 г с. в.	389.7 ± 62.5	3.1	1573.0	203.4 ± 29.8	1.4	729.0
	%	78.1 ± 0.4	73.1	85.4	77.8 ± 0.5	70.0	84.3
13-гидроксилупанин	мг/100 г с. в.	59.0 ± 10.1	0.3	273.2	31.3 ± 4.8	0.1	115.5
	%	11.5 ± 0.4	6.4	17.2	11.7 ± 0.4	6.7	17.2
Спартеин	мг/100 г с. в.	41.9 ± 6.9	0.2	173.4	23.0 ± 3.6	0.1	85.2
	%	8.2 ± 0.3	4.4	12.0	8.3 ± 0.2	4.0	12.6
Ангустифолин	мг/100 г с. в.	6.8 ± 1.2	0.1	35.4	3.6 ± 0.6	0.0	15.0
	%	1.3 ± 0.1	0.7	2.0	1.3 ± 0.1	0.7	1.9
Изолюпанин	мг/100 г с. в.	4.4 ± 0.8	0.0	23.8	2.4 ± 0.4	0.0	9.3
	%	0.9 ± 0.0	0.5	1.4	0.9 ± 0.0	0.5	1.3

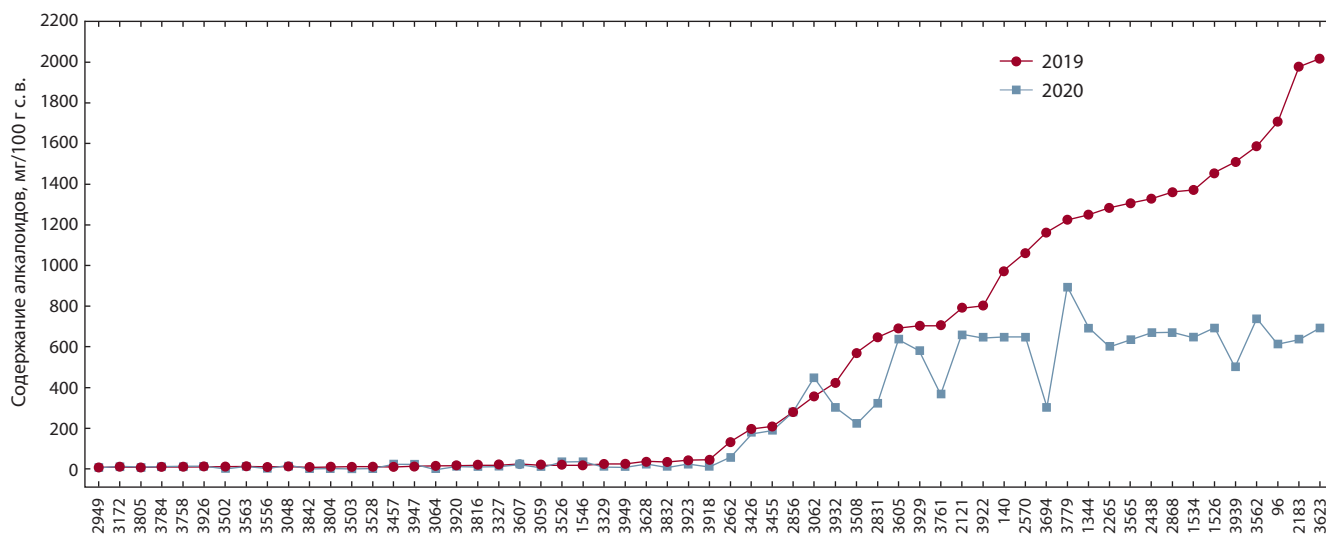


Рис. 2. Содержание алкалоидов в семенах 59 образцов люпина узколистного за два года исследований.

Невысокая изменчивость признака для низкоалкалоидных форм люпина, отмеченная выше, была характерна для всех низкоалкалоидных образцов выборки, независимо от повышения или понижения концентрации алкалоидов в годы исследования (см. рис. 2). При этом показатели алкалоидов оставались в пределах установленного ранжира: ни один из сладких образцов с содержанием алкалоидов ниже 50 мг/100 г не превысил этот показатель и не перешел в категорию горьких. К примеру, сумма алкалоидов у сорта Ян (к-3832) в 2020 г. составила 7 мг/100 г, а в 2019 г. – в 4.7 раза больше (34 мг/100 г).

У сорта Геркулес (к-3923) в 2020 г. – 20 мг/100 г; 2019 г. – в 2 раза больше – 47 мг/100 г, но оба года он оставался в категории сладких.

В среднем по выборке доля отдельных алкалоидов варьировала по годам незначительно. Относительное содержание Л составило 78.1 и 77.8, Г – 11.5 и 11.7, С – 8.2 и 8.3 % в 2019 и 2020 гг. соответственно. Доля А (1.3 %) и И (0.9 %) за период исследования в составе алкалоидов не изменялась. Таким образом, можно констатировать, что относительное содержание отдельных алкалоидов является достаточно постоянным показателем.

Между абсолютным содержанием (мг/100 г с.в.) отдельных алкалоидов наблюдалась высокая корреляционная связь, в 2019 г. она составила 0.89–0.96, в 2020 г. – 0.88–0.95. Корреляция между показателями отдельных соединений и суммой алкалоидов была 0.94–0.999. Самая сильная связь отмечена между общим содержанием алкалоидов и значениями Л – 0.999 в 2019 г. и 0.998 в 2020 г.

Парные корреляции между процентным (относительным) содержанием исследованных алкалоидов в основном незначимы, систематических сдвигов в структуре алкалоидного состава по годам не наблюдалось. Критерий *t* Стьюдента для зависимых выборок показал уровень значимости различий в процентном содержании отдельных алкалоидов, $p = 0.063$ – 0.082 . Варьирование состава алкалоидов у отдельных сортов произошло за счет изменения представленности двух основных алкалоидов, Л и Г, увеличение доли одного приводило к снижению

доли другого. При этом люпинин остается доминирующим в составе алкалоидов люпина узколистного.

Тип раскрывания боба и окраску семенной кожуры определили для 45 образцов выборки. По характеру вскрывания боба 12 образцов отнесены к типу 1 (дикий с закрученными створками), 16 – к типу 2 (промежуточный), 17 – к типу 3 (не вскрывающийся без обмолота) (рис. 3 и Приложение). Между группами сортов с различным типом боба не наблюдалось достоверных различий ни по абсолютному, ни по относительному содержанию алкалоидов (табл. 2, рис. 4). При этом в оба года изучения наибольшее содержание алкалоидов установлено для типа 1 (693.7 мг/100 г с.в. в 2019 г. и 345.3 мг/100 г с.в. – в 2020 г.), наименьшее – для типа 3 (320.3 мг/100 г с.в. – в 2019 г. и 200.1 мг/100 г с.в. в 2020 г.), для типа 2 – промежуточное (612.1 мг/100 г с.в. – в 2019 г. и 300.7 мг/100 г с.в. – в 2020 г.).

Следовательно, у образцов с диким вариантом боба отмечались более высокие значения суммы алкалоидов. По сравнению с образцами, имеющими не вскрывающийся без обмолота тип боба, показатели первых были выше в 2.3 (2019 г.) и 1.8 раза (2020 г.). Однако, учитывая высокую вариабельность абсолютного и относительного содержания отдельных алкалоидов и их суммы, достоверных различий между группами не наблюдалось (см. табл. 2 и рис. 4). Вклад отдельных алкалоидов в общее содержание не зависел от типа боба.

По окраске семенной оболочки 15 образцов характеризовались как темносемяннные, 19 – промежуточного типа (между темным и светлым), 11 – светлосемяннные.

Различия между вышеуказанными группами по изученным показателям оценивались как достоверные при 10 % уровне значимости. В 2019 г. все три группы достоверно различались между собой по значениям: Л ($p = 0.063$), Г ($p = 0.066$), С ($p = 0.070$), И ($p = 0.075$) и сумме алкалоидов ($p = 0.062$) (табл. 3, рис. 5), в 2020 г. – Л ($p = 0.083$), Г ($p = 0.055$), С ($p = 0.060$) и сумме алкалоидов ($p = 0.074$). Для значений концентраций А и И уровень значимости различий составил 0.108 и 0.130 соответственно. Самое вы-



Рис. 3. Типы бобов люпина узколистного по способности к спонтанному раскрыванию.

Тип боба: 1 – дикий; 2 – промежуточный; 3 – культурный (не вскрывающийся без обмолота).

Таблица 2. Суммарное содержание алкалоидов у групп образцов люпина с разным типом боба

Тип боба	Число образцов	2019 г.			2020 г.		
		Среднее	Min	Max	Среднее	Min	Max
Дикий	12	693.7 ± 180.9	5.7	1508.7	345.3 ± 90.6	2.9	692.9
Промежуточный	16	612.1 ± 183.2	5.3	2017.4	300.7 ± 78.6	4.3	736.3
Культурный	17	320.3 ± 136.3	6.0	1976.8	200.1 ± 74.1	4.4	898.8
Всего	45	523.6 ± 96.9	5.3	2017.4	274.6 ± 46.2	2.9	898.8

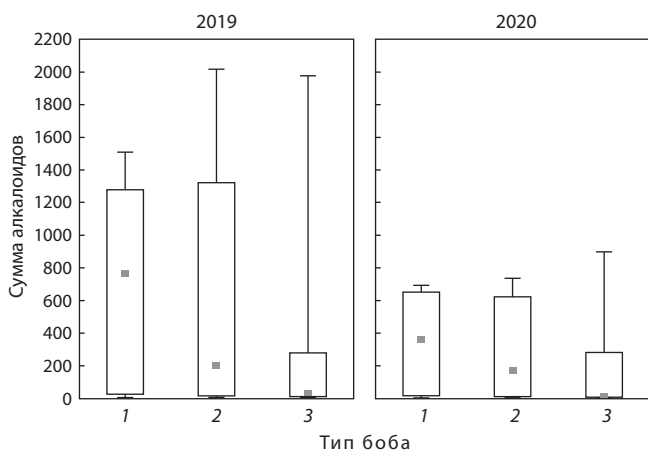


Рис. 4. Суммарное содержание алкалоидов у групп люпина с разным типом боба в 2019 и 2020 гг.

Тип боба: 1 – дикий; 2 – промежуточный; 3 – культурный.

сокое значение общего содержания алкалоидов установлено для группы с темными семенами (660.4 мг/100 г с. в. в 2019 г. и 334.4 мг/100 г с. в. – в 2020 г.), а самое низкое – со светлыми семенами (125.9 мг/100 г с. в. – в 2019 г. и 90.6 мг/100 г с. в. – в 2020 г.). (см. табл. 3, рис. 5).

Между 1-й и 3-й контрастными группами образцов наблюдались достоверные различия на 5 % уровне: в 2019 г. – по всем показателям (Л, Г, С, А, И, сумма алкалоидов), в 2020 г. – по Л, Г, С и сумме алкалоидов. Группа с темными семенами превосходила группу со светлыми семенами по среднему значению суммы алкалоидов в 5.2 раза в 2019 г. ($p = 0.023$) и в 3.7 раза в 2020 г. ($p = 0.030$).

По процентному вкладу отдельных соединений в общее содержание алкалоидов различия между тремя группами с разной окраской семян не являются значимыми ($p > 0.462$). Между контрастными группами с темными и светлыми семенами за период изучения по этому показателю достоверных различий также не выявлено ($p > 0.237$). Таким образом, образцы с разной окраской семян достоверно отличаются друг от друга по общему содержанию алкалоидов, тогда как их качественный состав можно считать постоянным.

Обсуждение

Определение содержания алкалоидов в семенах люпина узколистного из коллекции ВИР выявило большую изменчивость признака. В выборке из 59 образцов отмечено наличие образцов с минимальным значением признака, 0.0015 % (к-2949) у белорусского сорта Данко и с максимальным, 2.017 % (к-3623) – у австралийской

Таблица 3. Суммарное содержание алкалоидов у групп образцов люпина с разной окраской семян

Цвет семени	Число образцов	2019 г.			2020 г.		
		Среднее	Min	Max	Среднее	Min	Max
Темный	15	660.4±176.1	8.8	1976.8	334.4±78.2	5.2	658.2
Промежуточный	19	646.0±161.5	6.0	2017.4	333.9±77.2	4.3	898.8
Светлый	11	125.9±88.3	5.3	975.2	90.6±61.0	2.9	648.4
Всего	45	523.6±96.9	5.3	2017.4	274.6±46.2	2.9	898.8

селекционной линии. По содержанию алкалоидов образцы разделены на две группы: низкоалкалоидные (концентрация алкалоидов в семенах ниже 0.05 %) и высокоалкалоидные (концентрация алкалоидов в семенах на уровне и выше 0.051 %). В первую группу вошло 28 образцов. Это селекционные линии и сорта, включенные в коллекцию после 1950 г., преимущественно из России, Белоруссии и Австралии. Вторая группа представлена материалом, поступившим в ВИР до 1950 г., – местными сортами, селекционными сортами и линиями из Германии, Великобритании, Польши, Латвии. Кроме того, в нее входят дикорастущие образцы из Греции и Испании.

Следует отметить, что в группе высокоалкалоидных присутствуют несколько современных селекционных сортов, к примеру сорт Олигарх (к-3814, Ленинградский НИИСХ) сидерального назначения, австралийская селекционная линия (к-3623) также, по-видимому, созданная для использования в качестве сидерата. Сорта, предназначенные для сидерации, обладают мощной вегетативной массой и, как правило, незначительной семенной продуктивностью. Эти признаки характерны и для сорта Олигарх, отличающегося быстрым начальным ростом, скороспелостью и хорошей облиственностью, что обеспечивает высокие урожаи зеленой массы и готовность к запарке через 50–60 дней после посева (Лысенко, 2020). Как правило, такие сорта создают без учета содержания алкалоидов, и они могут быть не выровнены по этому признаку. Единичные низкоалкалоидные образцы в свою очередь встречаются и среди диких форм, к примеру, у образцов к-3607 (Испания) и к-3457 (Греция) содержание алкалоидов не превосходило 0.021 %, что относит их к сладким формам.

Наши данные вполне согласуются с результатами, полученными польскими учеными, также обнаружившими в коллекции люпина узколистного своего национального генбанка низкоалкалоидные формы в группе дикорастущих образцов, где размах признака составил 0.0163–2.8752 % с. в. и, напротив, высокоалкалоидные образцы среди сортов научной селекции, например, у сорта Каго 1.165–1.3011 %. Размах признака в этой группе составил 0.0022–2.1562 % с. в. (Kamel et al., 2016).

Межгодовое варьирование признака в нашем эксперименте выразилось в том, что в 2020 г. содержание алкалоидов в среднем по выборке было в 1.9 раза меньше, чем в 2019 г.

Высокая подверженность содержания алкалоидов факторам среды в семенах люпина пока не нашла объяснения. Механизмы их влияния даже называют непредсказуемы-

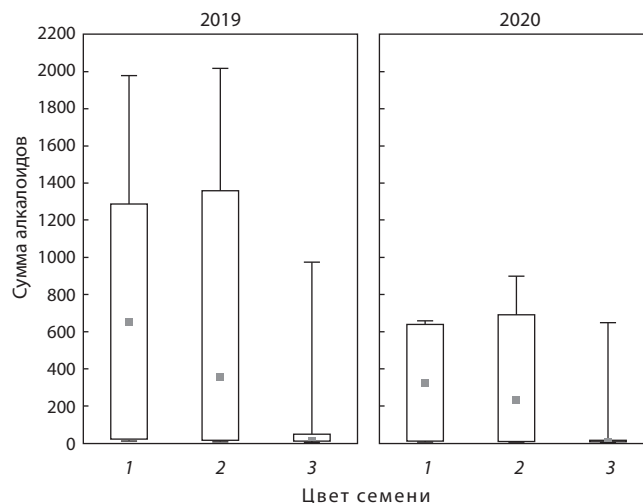


Рис. 5. Суммарное содержание алкалоидов у групп люпина с разной окраской семенной оболочки в 2019 и 2020 гг.

Группа семян: 1 – темные, 2 – с промежуточной окраской, 3 – светлые.

ми (Frick et al., 2017). Как отмечено выше, на варибельность содержания алкалоидов в одном и том же генотипе могут влиять самые разные факторы среды: температура, влажность, характеристика почвы, ее минеральный состав, географическая локация и т. д. Амплитуда изменчивости этого признака зависит и от генотипа: некоторые сорта по отношению к среде более варибельны, чем другие (Gremigni et al., 2001; Cowling, Tart, 2004; Jansen et al., 2009).

В нашем исследовании растения в течение двух лет выращивали в одной локации, на сравнительно однородном по почвенному составу поле и с использованием одинаковых агротехнических приемов. Поэтому основным фактором, который мог повлиять на содержание алкалоидов, мы считаем погодные условия. Наиболее значимые метеорологические различия за два года выразились в увеличении суммы осадков в 2020 г. по сравнению с 2019 г. (см. рис. 1). Особенно ощутимый недостаток осадков наблюдался в июле и августе 2019 г., когда выпало 58 и 25 мм соответственно. Это месяцы, когда происходят налив и созревание семян и накопление в них алкалоидов, поступающих из вегетативных органов (Вишнякова, Крылова, 2022). По-видимому, именно этот фактор привел к снижению суммарного содержания алкалоидов в среднем по изученной выборке из 59 образцов с 501.7 мг/100 г с. в. в 2019 г. до 263.6 мг/100 г с. в. в 2020 г.

Считается, что условия засухи увеличивают содержание алкалоидов в люпине, при этом важно, на каком этапе развития растений случается засуха (Christiansen et al., 1997). Возрастание уровня алкалоидов при засухе отмечено у ряда видов растений: представителей рода *Nicotiana*, у *Papaver somniferum* и *Catharanthus roseus* (Waller, Nowacki, 1978; Szabó et al., 2003; Jaleel et al., 2007; Amirjani, 2013). Полагают, что стресс увеличивает синтез вторичных метаболитов, таких как изопреноиды, фенолы и алкалоиды (Selmar, Kleinwächter, 2013). В связи с этим для интенсификации синтеза и увеличения выхода алкалоидов у лекарственных и пряных растений рекомендуют временное воздействие на них засухи (Kleinwächter et al., 2015; Kleinwächter, Selmar, 2015).

Высокая температура воздуха от начала цветения до созревания бобов также считается фактором увеличения концентрации алкалоидов у люпина узколистного (Jansen et al., 2009). В условиях нашего эксперимента в 2019 г., период, когда накопление алкалоидов в семенах считается максимальным (июль-август), был несколько холоднее, чем в 2020 г., но температуры вегетационного периода в оба года были сравнимы. Поэтому решающим фактором межгодового варьирования этого признака в нашем эксперименте мы считаем осадки.

Не обнаружено достоверных различий процентного содержания отдельных алкалоидов в общей сумме алкалоидов между годами исследования. Их вклад в среднем составил: люпинанин – 77.9 %, 13-гидроксилюпинанин – 11.6 %, спартеина – 8.3 %, ангустифолина – 1.3 %, изолюпинанин – 0.9 %.

Отмеченное среднее по выборке возрастание (почти в 2 раза) концентрации алкалоидов характерно только для сильно- и среднеалкалоидных образцов. У образцов с содержанием алкалоидов меньше 0.05 % этот показатель менялся сравнительно мало в оба года. Вполне возможно, что у данных образцов достигнут порог минимального накопления алкалоидов в семенах люпина узколистного. В любом случае можно считать, что эти очень низкоалкалоидные образцы стабильны в проявлении признака.

Признак «спонтанная раскрываемость бобов» – один из ключевых, отличающих дикий вид от культурного у бобовых культур. При созревании и высыхании створки бобов диких форм спонтанно раскрываются по дорзальному (спинному) и вентральному (брюшному) швам, стремительно спирально закручиваются вдоль своей оси в противоположных друг другу направлениях, придавая раскрытым бобам характерный V-образный облик (Майсуриян, Атабекова, 1974). Дикие виды используют этот механизм для рассеивания семян, в то время как у культурных растений это очень нежелательный признак, определяющий потерю урожая.

В селекции современных сортов люпина узколистного наряду с безалкалоидностью стараются интрогрессировать в геном максимум других генов доместикации, в частности отсутствие спонтанной раскрываемости бобов. Как известно, этот признак находится под контролем двух рецессивных аллелей: *ta* (*tardus*), определяющего срастание створок бобов путем образования сплошного тяжа склеренхимных клеток по периметру боба (Hackbarth, Troll, 1959), и *le* (*lentus*), изменяющего ориентацию клеток

эндокарпия и уменьшающего толщину пергаментного слоя (Gladstones, 1970). Только сочетание обоих аллелей обеспечивает полное отсутствие спонтанного вскрывания бобов (Анохина и др., 2012). Вполне возможно, что образцы, которые мы отнесли к промежуточному типу боба по характеру вскрывания боба, имеют только один аллель из этих двух. В нашей работе отмечена вполне ясная тенденция к более высокому содержанию алкалоидов у образцов с диким типом боба и приближенным к дикому типу промежуточным, по сравнению с культурным, невскрывающимся типом боба. Эта разница в годы исследований была почти двукратной.

Аналогичную связь наблюдали между содержанием алкалоидов и окраской семян (семенной оболочкой). У люпина узколистного различают до 8 градаций окраски семенной оболочки: 1) пестрая, серая с неясной пятнистостью; 2) почти черная с мелкими белыми крапинками и пятнами; 3) серая с белыми пятнами; 4) белая с редкими коричневыми и серыми пятнами; 5) бежевая (ореховая) с коричневыми пятнами; 6) белая, матовая у рубца, без треугольного пятна или полосы; 7) – белая с редкими коричневыми пятнами и 8) чисто-белая, глянцевая (Kurlovich, 2002). Так же, как и характеристики бобов, мы свели эти градации к трем типам: темный – дикий тип (1) включил семена 1–2-й категорий, к промежуточному типу (2) отнесли 3- и 5-ю категории и к светлому – культурному типу (3) относили семена 4, 6, 7 и 8-й категорий.

Известно, что дикие формы люпина узколистного имеют голубую окраску цветков и темную – семян. В процессе селекции этой культуры производили отбор растений с locusом *leucospermus*, определяющим белую окраску цветков и светлую – семян (Nelson et al., 2006; Berger et al., 2012). Эта закономерность наблюдается в доместикации и других видов зернобобовых (Ku et al., 2020). В нашем исследовании группа образцов с темными семенами достоверно превосходила группу со светлыми семенами по среднему суммарному содержанию алкалоидов в 5.2 раза в 2019 г. и в 3.7 раза – в 2020 г. При этом различий в процентном содержании отдельных алкалоидов между группами образцов с различными типами боба так же, как с различной окраской семени, не наблюдали.

Таким образом, низкое содержание алкалоидов в семенах люпина узколистного, приобретенное частью генофонда в результате доместикации и селекции, связано с отсутствием спонтанной раскрываемости бобов и светлосемянностью. В этом мы видим доказательство сопряженной интрогрессии генов доместикации в современные сорта люпина узколистного.

Заключение

Получение низкоалкалоидных форм – снижение концентрации алкалоидов в семенах люпина узколистного до уровня ниже 0.05 % – стало приоритетным направлением совершенствования вида в процессе доместикации и селекции. В коллекции ВИР имеются сорта для кормового и продовольственного использования, у которых содержание алкалоидов составляет не более 0.0015 % с. в. Именно такое минимальное значение выявлено нами при изучении выборки из 59 коллекционных образцов. Подверженность этого признака влиянию внешней среды выразилась в

увеличении синтеза алкалоидов в 1.9 раза в среднем по выборке в 2019 г. по сравнению с 2020 г. При прочих равных условиях выращивания растений в июле и августе 2019 г. наблюдался ощутимый недостаток осадков. Этот фактор, по-видимому, стал определяющим для резкого повышения синтеза алкалоидов по сравнению с 2020 г.

Нами показана относительно низкая вариабельность концентрации алкалоидов в зависимости от условий среды у низкоалкалоидных форм. Очень низкоалкалоидные образцы оказались стабильными по этому показателю.

Выявленная тенденция к более высокому содержанию алкалоидов у образцов со спонтанно вскрывающимися по сравнению с не вскрывающимися без обмолота бобами, примерно в 2 раза в оба года исследования, и достоверно более высокое содержание алкалоидов в семенах с темной (дикой) окраской кожуры семян свидетельствуют о сопряженной интрогрессии этих признаков доместикиции в современные сорта.

Список литературы / References

- Агеева П.А., Почутина Н.А., Матюхина М.В. Люпин узколистный – источник ценных питательных веществ для использования в кормопроизводстве. *Кормопроизводство*. 2020;10:29-33. [Ageeva P.A., Pochutina N.A., Matyukhina M.V. Blue lupine – source of valuable nutrients in forage production. *Kormoproizvodstvo = Fodder Production*. 2020;10:29-33. (in Russian)]
- 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: Breeding, Genetics, Evolution. Minsk, 2012. (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)]
- ГОСТ Р 54632-2011. Люпин кормовой. Технические условия. 2013. Электронный ресурс. <https://docs.cntd.ru/document/1200093158?ysclid=14s80m228h216628534> (Дата обращения: июнь 24, 2022). [State Standard R 54632-2011. Fodder Lupine. Specification. 2013. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/1200093158?ysclid=14s80m228h216628534> (Accessed June 24, 2022). (in Russian)]
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1973. [Dospikhov B.A. Methodology of Field Experiments. Moscow: Kolos Publ., 1973. (in Russian)]
- Лысенко О.Г. Ценность люпина узколистного. *С.-х. вестн.* 2020;1:30. [Lysenko O.G. The value of narrow-leaved lupine. *Sel'skokhozyajstvennyye Vesti = Agricultural News*. 2020;1:30. (in Russian)]
- Майсурян Н.А., Атабекова А.И. Люпин. М.: Колос, 1974. [Maysuryan N.A., Atabekova A.I. Lupin. Moscow: Kolos Publ., 1974. (in Russian)]
- Романчук И.Ю., Анохина В.С. Алкалоиды люпина: строение, биосинтез, генетика. *Молекуляр. и прикл. генетика*. 2018;25:108-123. [Romanchuk I.Yu., Anokhina V.S. Lupine alkaloids: structure, biosynthesis, genetics. *Molekulyarnaya i Prikladnaya Genetika = Molecular and Applied Genetics*. 2018;25:108-123. (in Russian)]
- Степанова С., Назарова Н., Корнейчук В., Леман Х., Миколайчик Я. Международный классификатор СЭВ рода *Lupinus* L. Л.: ВИР, 1985. [Stepanova S., Nazarova N., Korneichuk V., Lehmann C., Miko-laichik Y. The international COMECON list of descriptors for the genus *Lupinus* L. Leningrad: VIR Publ., 1985. (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: июнь 24, 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)]
- Халафян А.А. Статистика 6. Статистический анализ данных. М.: Бином, 2010. [Khalafyan A.A. Statistica 6. Statistical Data Analysis. Moscow: Binom Publ., 2010. (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.
- 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.* 2012; 124(4):637-652. DOI 10.1007/s00122-011-1736-z.
- Brummund M., Świącicki W. The recent history of lupin in agriculture. In: Naganowska B., Kachlicki P., Wolko B. (Eds.). *Lupin Crops – an Opportunity for Today, a Promise for the Future: Proc. of the 13th Intern. Lupin Conference*. Poznań, Poland. 6-10 June, 2011. Poznań: Institute of Plant Genetics Polish Academy of Sciences, 2011;15-23.
- 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(4):307-314. DOI 10.1016/S1161-0301(97)00017-8.
- Cowling W.A., 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.
- Gladstones J. Lupins as crop plants. *Field Crop Abstr.* 1970;23(2):123-148.
- Gremigni P., Wong M., Edwards L.K., Harris D.J., Hamblin J. Potassium nutrition effects on seed alkaloid concentrations, yield and mineral content of lupins (*Lupinus angustifolius*). *Plant Soil.* 2001; 234:131-142. DOI 10.1023/A:1010576702139.
- Hackbarth J., Troll H.J. Lupinen als Körnerleguminosen und Futterpflanzen. In: *Handbuch der Pflanzenzüchtung. Band IV. Züchtung der Futterpflanzen*. Berlin: Paul Parey, 1959;1-51.
- Frick K.M., Kamphuis L.G., Siddique K.H.M., Singh K.B., Foley R.C. Quinolizidine alkaloid biosynthesis in lupins and prospects for grain quality improvement. *Front. Plant Sci.* 2017;8:87. DOI 10.3389/fpls.2017.00087.
- Jaleel C.A., Manivannan P., Kishorekumar A., Sankar B., Gopi R., Somasundaram R. Alterations in osmoregulation, antioxidantenzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit. *Colloids Surf. B Biointerfaces.* 2007;59(2):150-157. DOI 10.1016/j.colsurfb.2007.05.001.
- Jansen G., Jürgens H.U., Ordon F. Effects of temperature on the alkaloid content of seeds of *Lupinus angustifolius* cultivars. *J. Agron. Crop Sci.* 2009;195(3):172-177. DOI 10.1111/j.1439-037X.2008.00356.x.
- 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.
- Kleinwächter M., Paulsen J., Bloem E., Schnug E., Selmar D. Moderate drought and signal transducer induced biosynthesis of relevant secondary metabolites in thyme (*Thymus vulgaris*), greater celandine (*Chelidonium majus*) and parsley (*Petroselinum crispum*). *Ind. Crops Prod.* 2015;64:158-166. DOI 10.1016/j.indcrop.2014.10.062.
- Kleinwächter M., Selmar D. New insights explain that drought stress enhances the quality of spice and medicinal plants: Potential applications. *Agron. Sustain. Dev.* 2015;35:121-131. DOI 10.1007/s13593-014-0260-3.

- Ku Y.-S., Contador C.A., Ng M.-S., Yu J., Chung G., Lam H.-M. The effects of domestication on secondary metabolite composition in legumes. *Front. Genet.* 2020;11:581357. DOI 10.3389/fgene.2020.581357.
- Kurlovich B. Lupins: Geography, Classification, Genetic Resources and Breeding. St. Petersburg: Intan, 2002.
- 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. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 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(5):935-946. DOI 10.1093/jxb/erl254.
- Nelson M.N., Phan H., Ellwood S., Moolhuijzen P., Hane J., Williams A., Clare E., Fosu-Nyarko J., Scobie M., Cakir M. The first gene-based map of *Lupinus angustifolius* L. – location of domestication genes and conserved synteny with *Medicago truncatula*. *Theor. Appl. Genet.* 2006;113(2):225-238. DOI 10.1007/s00122-006-0288-0.
- Reinhard H., Rupp H., Sager F., Streule M., Zoller O. Quinolizidine alkaloids and phomopsins in lupin seeds and lupin containing food. *J. Chromatogr. A.* 2006;1112(1-2):353-360. DOI 10.1016/j.chroma.2005.11.079.
- Selmar D., Kleinwächter M. Influencing the product quality by deliberately applying drought stress during the cultivation of medicinal plants. *Ind. Crop Prod.* 2013;42:558-566. DOI 10.1016/j.indcrop.
- Sengbusch R. Bitterstoffarme Lupinen II. *Züchter.* 1931;4:93-109.
- Sengbusch R. Susslupinen und Ollupinen. Die Entstehungsgeschichte einiger neuen Kulturpflanzen. *Landw. Jb.* 1942;91:719-880.
- Szabó B., Tyihák E., Szabó G., Botz L. Mycotoxin and drought stress induced change of alkaloid content of *Papaver somniferum* plantlets. *Acta Bot. Hung.* 2003;45(3):409-417. DOI 10.1556/ABot.45.2003.3-4.15.
- Świąćicki W., Świąćicki W.K. Domestication and breeding improvement of narrow-leaved lupin (*L. angustifolius* L.). *J. Appl. Genet.* 1995;36(2):155-167.
- 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.* Cham: Springer, 2020;19-30. DOI 10.1007/978-3-030-21270-4_2.
- 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 Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2020; 24(6):625-635. DOI 10.18699/VJ20.656.
- 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.
- Waller G.R., Nowacki E.K. *Alkaloid Biology and Metabolism in Plants.* New York: Plenum Press, 1978;129-133.

ORCID ID

M.A. Vishnyakova orcid.org/0000-0003-2808-7745
A.V. Salikova (Kushnareva) orcid.org/0000-0002-5709-7961
G.P. Egorova orcid.org/0000-0002-8645-3072
T.V. Shelenga orcid.org/0000-0003-3992-5353
L.Yu. Novikova orcid.org/0000-0003-4051-3671

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (проект № 20-016-00072-A).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 05.07.2022. После доработки 13.09.2022. Принята к публикации 16.09.2022.