

Маш и урд: перспективы возделывания и селекции в Российской Федерации

М.А. Вишнякова¹✉, М.О. Бурляева¹, М.Г. Самсонова²

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия
² Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого, Санкт-Петербург, Россия

Расширение разнообразия продукции растениеводства в Российской Федерации может быть отчасти достигнуто интродукцией и привлечением в производство малораспространенных и недооцененных сельскохозяйственных культур. Маш (*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek) и урд (*V. mungo* (L.) Hepper) – зернобобовые культуры, возделываемые на ограниченных площадях в РФ. Между тем маш занимает около 8.5 % мировых производственных площадей под зернобобовыми культурами (без сои). Его культивируют преимущественно в странах Юго-Восточной Азии, однако в настоящее время возделывание культуры расширяется на весь субтропический пояс земного шара. В Российской Федерации эти культуры можно с успехом выращивать на поливе в ряде регионов юга Европейской части страны и Дальнего Востока, где температуры во время их вегетации около 28–30 °С и всегда выше 15 °С. Цель этой статьи – обобщение мирового опыта возделывания и селекционного улучшения маша и урда как культур, перспективных для выращивания в определенных почвенно-климатических зонах Российской Федерации. Освещаются мировое производство, направления использования этих высокобелковых культур, история и особенности селекции, в том числе в СССР. Для расширения культивирования обеих культур в РФ необходимы их популяризация и развитие селекции. Основные требования к современным сортам включают устойчивость к биотическим и абиотическим стрессорам, которая может быть интрогрессирована из диких родичей. Большое значение обеих культур в странах Азии привело к бурному развитию там молекулярных исследований. Геном урда секвенирован, геном маша секвенирован частично. Маркированы и картированы некоторые гены и QTL признаков адаптивности у ряда диких видов рода *Vigna*. Обсуждается роль диких родичей в селекции маша и урда. В мировых генбанках накоплены значительные генетические ресурсы обеих культур. Все это создает предпосылки для развития маркер-опосредованной и геномной селекции.

Ключевые слова: маш; урд; зернобобовые культуры; признаки; возделывание; селекция; генетические ресурсы; геномные ресурсы.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Вишнякова М.А., Бурляева М.О., Самсонова М.Г. Маш и урд: перспективы возделывания и селекции в Российской Федерации. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(8):957-966. DOI 10.18699/VJ18.438

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Vishnyakova M.A., Burlyaeva M.O., Samsonova M.G. Green gram and black gram: prospects of cultivation and breeding in Russian Federation. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(8):957-966. DOI 10.18699/VJ18.438 (in Russian)

УДК 635.654.1:631.52

Поступила в редакцию 26.08.2018

После доработки 27.10.2018

Принята к публикации 28.10.2018

© АВТОРЫ, 2018

✉ e-mail: m.vishnyakova@vir.nw.ru

Green gram and black gram: prospects of cultivation and breeding in Russian Federation

M.A. Vishnyakova¹✉, M.O. Burlyaeva¹,
M.G. Samsonova²

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

² Peter the Great St. Petersburg Polytechnic University, St. Petersburg, Russia

Diversification of crop production in the Russian Federation could be partly achieved by the introduction and production of minor and underutilized crops. Green gram or mung bean (*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek) and black gram or urd (*V. mungo* (L.) Hepper) are grain legume crops cultivated in limited areas in the Russian Federation. Meanwhile, green gram occupies about 8.5 % of the world production area under pulses (without soybean). It is cultivated mainly in countries of Southeast Asia, but production is expanding to the entire subtropical belt of the globe. In our country these crops can be successfully grown on irrigation in a number of regions in the southern area of the European part and the Russian Far East, where the temperatures during their vegetation are about 28–30 °C and always above 15 °C. The purpose of this paper is to summarize the world's experience in breeding improvement of mung bean and urd as crops with promise for cultivation in certain soil and climatic zones of the Russian Federation. The world production, use of these high-protein crops, history and peculiarities of breeding, including in the USSR, are covered. To expand the production of both crops in the Russian Federation, their popularization and development of breeding are required. Basic requirements for modern varieties include resistance to biotic and abiotic stressors which can be introgressed from wild relatives. The great importance of both crops in the Asian countries led to the rapid development of molecular researches there. The genome of black gram has been fully sequenced, the genome of green gram has been partly sequenced. Some genes and QTL of adaptability traits have been marked and mapped in a number of wild species of the genus *Vigna*. The role of wild relatives in the breeding of crops concerned is discussed. In the world genebanks, significant genetic resources of mung bean and urd have been accumulated. All this creates prerequisites for the development of marker-assisted and genomic breeding.

Key words: green gram; black gram; pulses; biological features; production; breeding; genetic resources; genomic resources.

Маш (*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek) и урд (*V. mungo* (L.) Hepper) – зернобобовые культуры, практически не известные большинству жителей Российской Федерации, однако пользующиеся большой популярностью у возделывающих их огородников целого ряда регионов нашей страны. В зарубежной научной литературе их относят к категории «малых» (minor) зернобобовых, в силу их невысокой социальной и экономической значимости, определяемой их местом в мировом производстве, недостаточным использованием, малой селекционной проработкой. Термин «малые» культуры отражает также их сравнительно узкое региональное значение, не достигшее пока мирового масштаба в пределах подходящих для них почвенно-климатических условий (Chivenge et al., 2015). По мнению специалистов, эти культуры заслуживают пристального внимания в силу их высокой питательной и кормовой ценности и как новые источники ингредиентов для промышленности, фармакологии и т. п. Эти культуры наряду с другими, называемыми также «недоиспользуемыми» (“underutilized”), находятся под неустанным вниманием ФАО (FAO) – Организации по продовольствию и сельскому хозяйству – с целью их пропаганды и масштабного продвижения в сельскохозяйственное производство (Padulosi et al., 2002).

Маш и урд – высокобелковые растения, семена которых употребляются преимущественно для продовольственных целей. В определенной степени их применяют и как кормовые культуры: в качестве высокобелковых добавок, сена, силоса и соломы (Mogotsi, 2006). Как все бобовые, за счет симбиоза с полезной почвенной микробиотой они играют значительную средообразующую функцию. Маш накапливает 58–109 кг/га атмосферного азота (Ali, Gupta, 2012), что позволяет использовать обе культуры так же, как сидеральные и покровные. Кроме того, они имеют значительную агрономическую ценность для маргинальных областей растениеводства, поскольку приспособлены к экстремальным условиям земледелия, в частности к засушливым и полужасушливым районам (Stagnari et al., 2017).

Маш и урд относятся к теплолюбивым культурам. Основные районы их производства ограничены 40° северной и южной широт со среднесуточными температурами во время вегетации не менее 20 °С (Lawn, Ahn, 1985). Однако исторические и современные данные свидетельствуют об успешной интродукции этих культур в почвенно-климатические условия, присущие ряду регионов Российской Федерации: юга Европейской части страны и Дальнего Востока (Павлова, 1952; Носирова, 2012; Курьянович, 2017; Бурляева и др., 2018). Обе культуры популярны у огородников и владельцев мелких хозяйств. Многолетнее изучение генофонда маша и урда, имеющегося в коллекции ВИР, в Астраханской области свидетельствует о хорошем потенциале продуктивности скороспелых и среднеспелых сортов в Нижнем Поволжье. Средний многолетний показатель семенной продуктивности при возделывании на поливе достигает 41–60 г/растение у образцов, созревающих за 69–80 дней, и более 80 г/растение – при вегетационном периоде 81–90 дней (Бурляева и др., 2014), в пересчете на урожайность это 2.0–3.0 и 4.0 т/га соответственно. В Российской Федерации не за-

нимаются селекцией маша и урда. Однако еще в начале 1930-х гг. первые сорта маша были созданы в СССР на основе коллекции ВИР на Среднеазиатской опытной станции института.

Цель настоящей статьи – обобщение мирового опыта производства и селекционного улучшения маша и урда как культур, перспективных для возделывания в определенных почвенно-климатических зонах Российской Федерации.

Ботаническая характеристика. *Vigna* Savi (Fabaceae) – большой род из трибы Phaseolinae сем. Fabaceae с пантропическим ареалом. Сведения о числе видов, входящих в род *Vigna*, противоречивы: одни систематики считают, что их 82 (Marechal et al., 1978), другие относят к роду более 100 диких и 10 окультуренных видов (Takahashi et al., 2016), в международной базе данных бобовых (ILDIS World Database of Legumes, 2009) – 118 видов.

По систематическому положению виды *Vigna* наиболее близки к родам *Phaseolus* L. (Фасоль) и *Dolichos* L. (Гиацинтовые бобы) (Дитмер и др., 1937).

Vigna radiata и *V. mungo* – близкородственные виды, ранее относимые к роду *Phaseolus*. Систематика этих видов не обошлась без некоторой путаницы. Сначала *V. radiata* фигурировал как *Phaseolus mungo* L., в последующем был узаконен как *P. aureus* (Roxb.) Piper. и только в середине XX века – как *Vigna radiata* (L.) R. Wilczek). Одним из следствий этой путаницы является второе название маша в русском языке – мунг и английское название культуры – mung bean. При наличии самостоятельного вида *V. mungo* (L.) Hepper, называемого в русском языке урд, а в английском ugd bean, это выглядит неким алогизмом.

Оба вида – травянистые однолетние растения. Морфологические различия между ними касаются прежде всего бобов: числа семян в них, их длины и положения на цветоносе. У *V. radiata* бобы длинные, 6–18 см, с 7–15 семенами, у *V. mungo* – короткие, не длиннее 6 см, волосистые, расположены вертикально, имеют 4–10 семян. Семена у *V. radiata* зеленоватые, желтые, желто-коричневые, черные, рубчик белый. Масса 1000 семян – 12–100 г. У *V. mungo* семена черные, серо-черные или пестрые, хорошо отличимые по белому сильно выдающемуся на поверхности семени рубчику. Масса 1000 семян – 15–100 г.

Высота растений маша составляет 15–120 см, урда – 30–100 см. У обоих видов стержневые корни, очередные, тройчатые листья; форма растений сильно варьирует: от прямостоячей до стелющейся. Растения урда сильно опушены сравнительно короткими прижатыми волосками. Венчик у обоих видов со спирально изогнутой лодочкой с роговидным придатком. У маша цветки желтые, желто-зеленые, иногда с розоватым оттенком, у урда – ярко-желтые и желтые (Иванов, 1949; Павлова, 1952; Watt, Marechal, 1977; Бурляева и др., 2016).

Оба вида имеют одинаковое число хромосом ($2n = 2x = 22$), сходные кариотипы и дают частично фертильное потомство при скрещиваниях, когда *V. radiata* используется как материнское растение (Sen, Ghosh, 1963; Dana, 1966; De, Krishnan, 1966; Verma, Singh, 1986). В реципрокных скрещиваниях получают нежизнеспособное потомство и пониженную фертильность пыльцы. Цитологические

исследования выявили различия видов по хромосомным транслокациям, делециям и дупликациям (De, Krishnan, 1966; Ravi et al., 1987). Самостоятельный видовой статус для обоих видов доказан также с помощью белковых (Jaaska V., Jaaska V., 1989) и молекулярных (Dikshit et al., 2007) маркеров.

Происхождение. Маш и урд – представители группы наиболее древних сельскохозяйственных культур. Родина *V. radiata* и *V. mungo* – Персия (Иран), где они были окультурены (Tomooka et al., 2003; Fuller, 2007). При этом не исключают возможности доместикации маша еще в двух регионах: Северо-Западной Индии, где его обугленные остатки относят к Бронзовому веку (4500 лет назад) и Южной Индии (4000 лет назад), где происходило укрупнение семян (Fuller, 2007). Археологические находки свидетельствуют о том, что этот процесс растянулся по времени не менее чем на тысячелетие после начала использования маша как культурного растения (Fuller, Harvey, 2006). Долгое время предком обоих видов считали дикий вид *V. sublobatus* Roxb. (Verdcourt, 1970), по другим версиям – подвид *V. radiata* subspecies *sublobata*. Однако более поздние исследования показали, что *V. radiata* и *V. mungo* имеют независимое происхождение – от двух четко различающихся диких видов *V. radiata* var. *sublobata* и *V. mungo* var. *silvestris* соответственно (Chandel et al., 1984).

Полагают, что дикий родич маша до сих пор произрастает в Индии и Бирме, а также в Северной и Восточной Австралии (Aykroyd, Doughty, 1964; Purseglove, 1977; Lawn, Cottrell, 1988). Многочисленные исследования установили, что он служит источником множества адаптивных качеств: устойчивости к фасолевой зерновке (Srinives et al., 2007), вирусу желтой мозаики (Singh, Ahuja, 1977), толерантности к засухе (Ignacimuthu, Babu, 1984), засоленным и щелочным почвам (Lawn, Cottrell, 1988), и имеет еще целый ряд ценных свойств для улучшения культурного вида.

С Индийского субконтинента маш распространился в Китай, Юго-Восточную Азию, а затем и в Африку, в отличие от урда, который из Индии не пошел дальше Мьянмы (Castillo, Fuller, 2010). В Средней Азии начало возделывания маша относят к нашей эре, но также к достаточно далеким временам – IX в. (Гафуров, 1989). Настоящее время можно назвать новым этапом распространения маша и урда по миру. Они становятся востребованными во многих странах Европы, Америки и в Австралии.

Производство. Маш занимает около 8.5 % мировых производственных площадей под зернобобовыми культурами (без сои) – 6 млн га. Годовой валовый сбор достигает 3 млн т зерна (5 % мирового производства зернобобовых, без сои). Главный мировой производитель и потребитель маша – Индия. На ее долю приходится 65 и 54 % мировых посевных площадей и валового сбора соответственно (Ali, Gupta, 2012). В силу скороспелости маш высевают здесь как промежуточную культуру между двумя основными, к примеру, между пшеницей, томатами, горчицей, сахарным тростником. Статистические данные производства обеих культур в разных странах мира нам не доступны. В базе данных ФАО (faostat <http://www.fao.org/faostat/en/>) они отсутствуют. Однако известно, что в промышленных масштабах маш производят в Китае, Индонезии, Таиланде,

Мьянме, на Филиппинских островах, в Австралии и во всем субтропическом поясе земного шара. Его возделывают в засушливых условиях Южной Европы и в некоторых американских штатах.

В СССР маш выращивали в южноазиатских республиках, где он считается стародавней культурой. Его использовали там преимущественно в качестве «вторичной» (пожнивной) культуры после озимых зерновых – пшеницы и ячменя, получая урожай семян 10–20 ц/га. Среднеспелые сорта требовали суммы активных температур выше 10 °С 2250 °С. Получали также значительные урожаи зеленой массы, однако при небольших заморозках (–1 °С) она погибала. Достоинство пожнивных посевов заключалось в том, что они служили существенным резервом в условиях малоземелья, а использование их в качестве сидератов позволяло увеличивать последующий урожай хлопчатника на 50 % (Павлова, 1952; Павлова, Глушенкова, 1962). В настоящее время маш по-прежнему возделывают в среднеазиатских странах СНГ. Узбекистан является крупным экспортером маша, поставляет на мировой рынок до 67 тыс. т в год (<https://nuz.uz/ekonomika-i-finansy/28118>). В небольших масштабах маш и урд культивируют в Закавказье.

В 1950-е гг. экспериментальные посева маша проводились в системе опытных станций ВИР на юге Молдавии, Украины и Северного Кавказа, где культура получила положительную оценку (Павлова, 1952). Сегодня маш входит в разряд нишевых культур, производство которых на пике популярности на Украине (<http://propozitsiya.com/nyshevye-kultury-kotorye-mogut-byt-podstrahovkoj-dlya-selhozproizvodytelya>).

Урд, в отличие от маша, – менее распространенная культура. Ведущим производителем также является Индия, где получают ежегодно до 1.5 млн тонн урда, идущего полностью на внутреннее потребление (Sharma et al., 2011). Главными экспортерами урда выступают Мьянма и Таиланд (CRN India, 2011). Его используют в смешанных посевах с другими бобовыми (арахис, гуар), техническими (хлопчатник, сахарный тростник) и зерновыми культурами (сорго, просо и жемчужное просо). Это способствует повышению их урожайности на 42–53 % (Jansen, 2006; Krishna, 2010).

В Российской Федерации оба вида способны произрастать в почвенно-климатических условиях, присущих целому ряду регионов юга Европейской части страны и Дальнего Востока. Основные площади возделывания маша сконцентрированы на Северном Кавказе, в Прикаспийской низменности и на юге Приморского края, преимущественно в фермерских и личных хозяйствах. Известны положительные результаты возделывания маша в Среднем Поволжье (Курьянович, 2017).

Биологические особенности маша и урда. Многие виды из рода *Vigna* толерантны к неблагоприятным условиям среды, включая сильно засоленные, кислые, щелочные, подтопленные почвы, обладают засухоустойчивостью, устойчивостью к вредителям и болезням. Более того, некоторые из устойчивых и восприимчивых видов репродуктивно совместимы, что облегчает задачу поиска соответствующих генов адаптивности (Chankaew et al., 2014; Tomooka et al., 2014; Yoshida et al., 2016).

Маш и урд отличаются скороспелостью в условиях тропиков и субтропиков, где оптимальные температуры около 28–30 °С и всегда выше 15 °С. Это культуры короткого дня, но известно наличие нейтральных по реакции на фотопериод сортов (Акрапанат, 1996). Маш может произрастать от низинных мест до высот 2000 м над уровнем моря, как правило, в достаточно засушливых условиях, предпочитает плодородную суглинистую, хорошо дренированную почву с рН = 5.5–8.2 (Krishna, 2010). Урд лучше растет на более легких почвах с рН 4.7–7.5 (Jansen, 2006; Valigar, Fageria, 2007). По отношению к осадкам у обеих культур существует определенная внутривидовая дифференциация. Скороспелые сорта могут произрастать в полуаридных условиях при наличии 600–900 мм осадков в год; среднеспелые и позднеспелые сорта требуют большего годового количества осадков: 900–1 500 мм (Tomooka et al., 2003).

При выращивании маша в Закавказье и среднеазиатских республиках в первой половине XX века был отмечен замедленный рост надземной части растений в первую половину лета до формирования мощной корневой системы. Данное обстоятельство препятствует созреванию позднеспелых сортов в этих районах (Иванов, 1929).

На орошаемых сероземах Гиссарской долины Центрального Таджикистана оптимальный срок посева пшеничного маша – третья декада июня. Инокулирование семян ризоторфином, норма высева 450 тыс. семян/га и соблюдение других технологических приемов обеспечивают урожайность зерна 2.0–2.1 т/га (Носирова, 2012).

Оба вида – самоопылители. Опыление происходит в закрытом бутоне, как у целого ряда видов фасоли. Ценная особенность обеих культур – длительное сохранение жизнеспособности семян: более 25 лет (Павлова, 1966).

Химический состав семян. В семенах маша от 19.5 до 28.5 % белка (в среднем 24–26 %), 51 % углеводов, 3.78–4.34 % масла, 3 % витаминов, в частности группы В, фолиевая кислота, 4 % минералов: кальций, магний, фосфор, натрий, калий, селен, медь, большое количество железа. Показано, что железо и фолиевая кислота в семенах маша превышают содержание этих соединений у многих зернобобовых культур (Keatinge et al., 2011; Tresina et al., 2014). Как у всех бобовых культур, в белке ограниченное содержание аминокислот метионина и цистина (Afzal et al., 2008), но при этом больше лизина, чем у других возделываемых представителей из семейства Fabaceae. В масле определены линолевая, пальмитиновая, олеиновая, линоленовая, стеариновая и арахидоновая жирные кислоты. Семена маша – богатый источник токоферолов (Anwar et al., 2007), количество олигосахаридов незначительно (Adsule et al., 1986).

Основные биохимические параметры семян урда очень схожи: белка 24.37–26.22 %, углеводов 61.24–64.43 %, масла 2.94–4.24 %, в большом количестве натрий, калий и фосфор. Содержание незаменимых аминокислот высокое по сравнению со стандартами ФАО/ВОЗ (Protein quality evaluation..., 1991). В масле высокая концентрация линолевой и линоленовой кислот. Антипитательные вещества (фенолы, танины, фитиновая кислота, цианиды, лектин, ингибиторы трипсина) в семенах обеих культур присутствуют в незначительных количествах и инактивируются

при тепловой обработке в процессе приготовления пищи (Tresina et al., 2010, 2014).

Использование. Главное применение культур, как сказано выше, продовольственное. Оно имеет специфические особенности в разных странах и разных регионах мира. В Индии употребляют в пищу в основном лущеные и дробленые семена. В Индии и Китае используют также муку из сушеных бобов. Большую популярность имеют зеленые бобы (в технической спелости) в качестве овоща, который отваривают, маринуют. В Китае и США особую популярность имеют проростки семян маша, очень часто принимаемые за проростки семян сои (Guleria, Kumar, 2017). В азиатских странах популярно использование муки маша в кондитерской промышленности для приготовления конфет, печенья, десертов. Из маша готовят главное блюдо аюрведической кулинарии – кичари, состоящее из смеси лущеного маша с рисом и специями. Это сбалансированная пища, считающаяся в Индии совершенной. Она легко переваривается, придает человеку силу и жизнестойкость. Кичари рекомендуют для монодиеты и употребляют при прохождении аюрведических очистительных программ (Oghbaei, Prakash, 2017). Из крахмала маша готовят лапшу, которая в России известна как «стеклянная» лапша, иногда называемая также рисовой.

Таким образом, продовольственное использование маша очень разнообразно и, по-видимому, его возможности еще не исчерпаны.

В Индии и Пакистане с древности эти культуры наделяли свойствами противоядий и употребляли в медицинских и косметических целях (Sharma, Mishra, 2009). Известны их антигипертензивные и антидиабетические свойства. У маша, как и у целого ряда других зернобобовых, показана антиканцерогенная активность (Kumar, Singhal, 2009). Урд снижает уровень холестерина в крови (Indira, Kurup, 2003).

Генетические ресурсы. Для расширения генетической основы сельскохозяйственных культур в селекционный процесс должно привлекаться максимальное разнообразие, имеющееся в их генофондах. Источником такого разнообразия служат коллекции генетических ресурсов растений. Коллекциями маша располагают около 35 научных учреждений мира, в общей сложности содержащих более 25 тыс. образцов. Коллекций урда значительно меньше (Bisht, Singh, 2013). Наиболее крупные коллекции маша и урда на сегодняшний день сохраняются во Всемирном центре овощеводства (Тайвань); Институте гермоплазмы растений Китайской академии сельскохозяйственных наук (Пекин); в Национальном бюро генетических ресурсов растений Индийского совета сельскохозяйственных исследований (Нью-Дели); Университете Филиппин (Манила), Японском Центре генетических ресурсов Национального института агробиологии (Цукуба), Группе по сохранению генетических ресурсов растений Университета Джорджии, США (Ebert, 2013). Самая старая коллекция, которой более ста лет, сохраняется в ВИР (Санкт-Петербург, Россия). Она насчитывает 1634 образцов маша из 74 стран мира и 219 урда из 14 стран. Среди них – уникальные местные образцы из мест происхождения культур, а также Афганистана и Средней Азии, собранные Н.И. Вавиловым. Число образцов, поступивших из того или иного региона

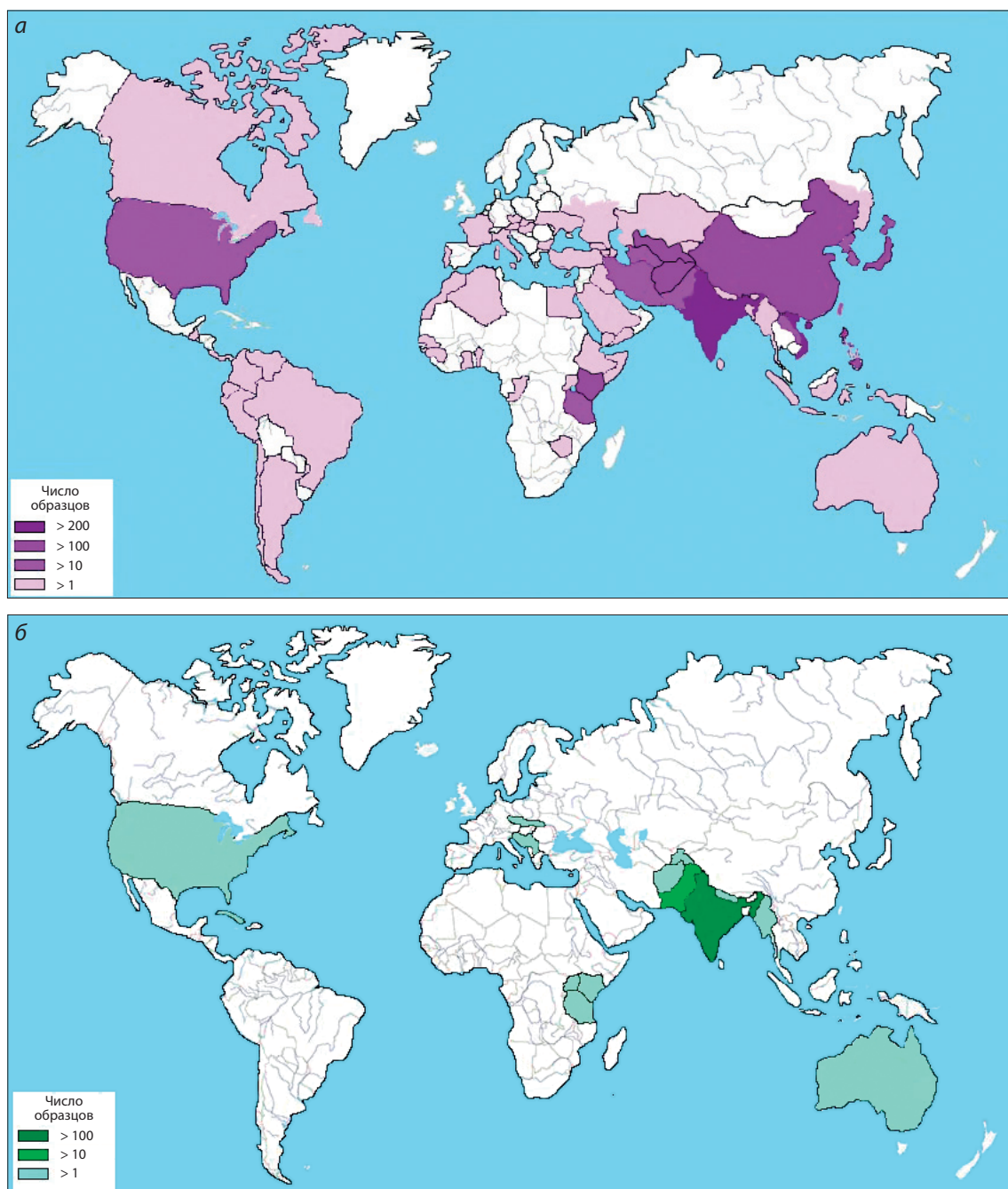


Рис. 1. Представленность образцов маша (а) и урда (б) разного географического происхождения в коллекции ВИР.

мира, как правило, отображает генетическое разнообразие культуры и степень ее производства/популярности в этом регионе (рис. 1). Наиболее изучена фенотипически и генотипически коллекция маша Всемирного центра овощеводства – самая большая в мире (6 742 образцов). Для более оперативной работы с коллекцией в Центре были созданы коколлекции (core-collections) – репрезентативные выборки, сохраняющие максимальное генетическое разнообразие. Большая коколлекция – создана на основе оценки восьми фенотипических признаков, содержит 1 481 образец, малая, или мини-коколлекция – выборка из первой после использования 20 SNP-маркеров – насчитывает 296 образцов (Schafleitner et al., 2015).

Коллекцию ВИР изучали по наиболее важным в селекции вигны признакам: фенология, продуктивность растения, масса 1 000 семян, устойчивость к вирусной мозаике. Наиболее ценные образцы, собранные Н.И. Вавиловым и Е.Н. Синской, были исследованы по 23 морфологическим и хозяйственно ценным признакам, включая устойчивость к абиотическим и биотическим неблагоприятным факторам: высоким температурам воздуха, засухе, избыточной влажности воздуха и пониженной сумме активных температур, засоленности почв, вирусным заболеваниями (Вишнякова и др., 2012; Бурляева и др., 2018). Все эти ресурсы могут быть исходным материалом для селекции.

Необходимо отметить, что обе культуры, особенно маш, в последние годы стали объектом пристального изучения больших коллективов ученых в странах-производителях культур. В 2017 г. создана Международная сеть улучшения маша (International Mungbean Improvement Network, IMIN), объединившая усилия ученых Индии, Мьянмы, Бангладеша, Австралии и финансируемая правительством Австралии. В задачи этой организации входит объединение генетических ресурсов маша и его диких родичей из разных стран с целью поиска исходного материала для создания новых улучшенных сортов (Establishing the International Mungbean Improvement Network, 2016).

Селекция маша и урда. До середины XX века во всем мире культивирование обеих культур было основано на местных сортах-популяциях. Их селекционное улучшение даже в ведущих странах-производителях началось сравнительно недавно. Однако отмечается, что продуктивность современных сортов мало растет со временем, что объясняют отсутствием генетического разнообразия, низким уборочным индексом, отсутствием соответствующих идеотипов сортов для разных систем земледелия, неодновременным созреванием и восприимчивостью к болезням и вредителям (Souframanien, Gopalakrishna, 2006). К ключевым биотическим стрессорам относят вирус желтой мозаики маша (MYMV), вирус листовой морщинистости урда (UCLV), фузариозное увядание (*Fusarium oxysporum*) и мучнистую росу (*Erysiphe polygoni* DC) (Vishalakshi et al., 2017).

Самоопыление в бутоне затрудняет тактику гибридизации, поэтому преимущественными методами селекции маша стали физический и химический мутагенез (Javed et al., 2014) и межвидовые скрещивания (Pandiyan et al., 2010). Оба вида более или менее успешно скрещиваются с другими культивируемыми видами рода *Vigna*. К примеру, гибриды получены между *V. radiata* с *V. trilobata* (L.) Verdc. и *V. umbellata* (Thumb.) Ohwi et Ohashi (Dana, 1966). Позднее впечатляющие результаты были получены в скрещиваниях *V. radiata* с 13 дикими видами рода *Vigna*. Некоторые из них привели к получению интересных в селекционном плане линий. Например, гибриды *V. radiata* × *V. umbellata* в течение девяти сезонов сохраняли устойчивость к вирусным заболеваниям (Pandiyan et al., 2010).

В СССР селекцию маша начали в 1930-е годы в системе ВИР – на Среднеазиатской опытной станции. Автор первых сортов, А.М. Павлова, создала их методами индивидуального отбора и внутривидовой гибридизации. Первым районированным во многих областях Узбекистана и Туркменистана, в Каракалпакской АССР был скороспелый сорт Победа 104, полученный на основе западнокитайских образцов. Семена этого сорта содержали 28–31 % белка, в пожнивном посеве он созревал за 60 дней (Павлова, Глушенкова, 1962). В странах Средней Азии этот сорт до сих пор не выходит из производства. В Российской Федерации селекцией маша и урда не занимались. Однако в последние годы интенсифицировались селекция и культивирование одного из видов рода *Vigna* – коровьего гороха (*V. unguiculata* (L.) Walp). В настоящее время районировано уже 19 сортов, рекомендованных для личных подсобных хозяйств, при этом 18 сортов – овощного направления использования и один – зернового.

Маш и урд на пороге геномной селекции. Учеными азиатских стран неоднократно предпринимались попытки развития различных геномных ресурсов для интенсификации маркерной селекции этих культур. Для анализа генетического разнообразия использовали маркеры: RFLP, RAPD, AFLP, SSR и ISSR. Эти работы проводились преимущественно на представителях *V. radiata* и обобщены в ряде обзоров (Kim et al., 2015; Souframanien, Reddy, 2015; Nath et al., 2017; Mathivathana et al., 2018). На основе использования SSR-повторов в качестве маркеров в популяциях рекомбинантных инбредных линий, полученных от скрещивания двух сортов, устойчивых к засухе на разных стадиях онтогенеза, построена генетическая карта *V. radiata*. Она включает 313 маркеров, имеет суммарную длину 1010.18 сМ и 11 групп сцепления, что соответствует гаплоидному числу хромосом, покрывая весь геном маша с плотностью один маркер на 3.23 сМ (Liu et al., 2017). Для *V. mungo* разработаны две версии карт групп сцепления для всех 11 хромосом. Первая – с маркированием 148 локусов (Chaitieng et al., 2006), вторая – с использованием 428 молекулярных маркеров, с суммарной длиной 865.1 сМ и со средней плотностью один маркер на 2 сМ (Gupta et al., 2008).

Создание генетических карт сцепления позволило начать работы по поиску и картированию генов и QTL, контролирующих агрономически важные признаки. При фенотипировании образцов маша в двух географических точках Китая (Шичзячжуан и Пекин) на поливе и на богаре было идентифицировано 58 локусов количественных признаков маша: устойчивость к вирусу желтой мозаики, устойчивость к мучнистой росе, церкоспоризу и зерновке, высота растения, максимальная поверхность листа, масса растения, время цветения, продуктивность; а также пять QTL, связанных с устойчивостью к засухе (Liu et al., 2017) (рис. 2).

В результате сравнительного картирования геномов маша и ряда других зернобобовых культур, включая азуки (*V. angularis* (Wild.) Ohwi et Ohashi), фасоль, коровий горох (*V. unguiculata*), сою и долихос, выявлены различные уровни макросинтезии, в зависимости от вида. Наиболее высокий уровень макросинтезии обнаружен между геномами маша и фасоли. При сравнении карт хромосом маша и азуки установлена высокая степень колинеарности геномов.

Были предприняты попытки разработки ВАС-библиотек маша с целью клонирования отдельных генов и QTL.

Последовательности EST и геномные базы перечисленных бобовых культур могут быть использованы для разработки эффективных маркеров, таких как SSR, для генотипирования. Эти ресурсы перспективны для выявления генов, картирования и маркер-опосредованной селекции данных близкородственных видов (Souframanien, Dhanasekar, 2014).

Размер генома *V. radiata* – 579, а *V. mungo* – 574 Мб (Arumuganathan, Earle, 1991). Секвенирование генома *V. radiata* было завершено в 2014 г. (Kang et al., 2014). Секвенированы также хлоропластный и митохондриальный геномы маша. Для лучшего понимания процессов доместикации, полиплоидизации и видообразования в роде *Vigna* было выполнено полногеномное секвенирование

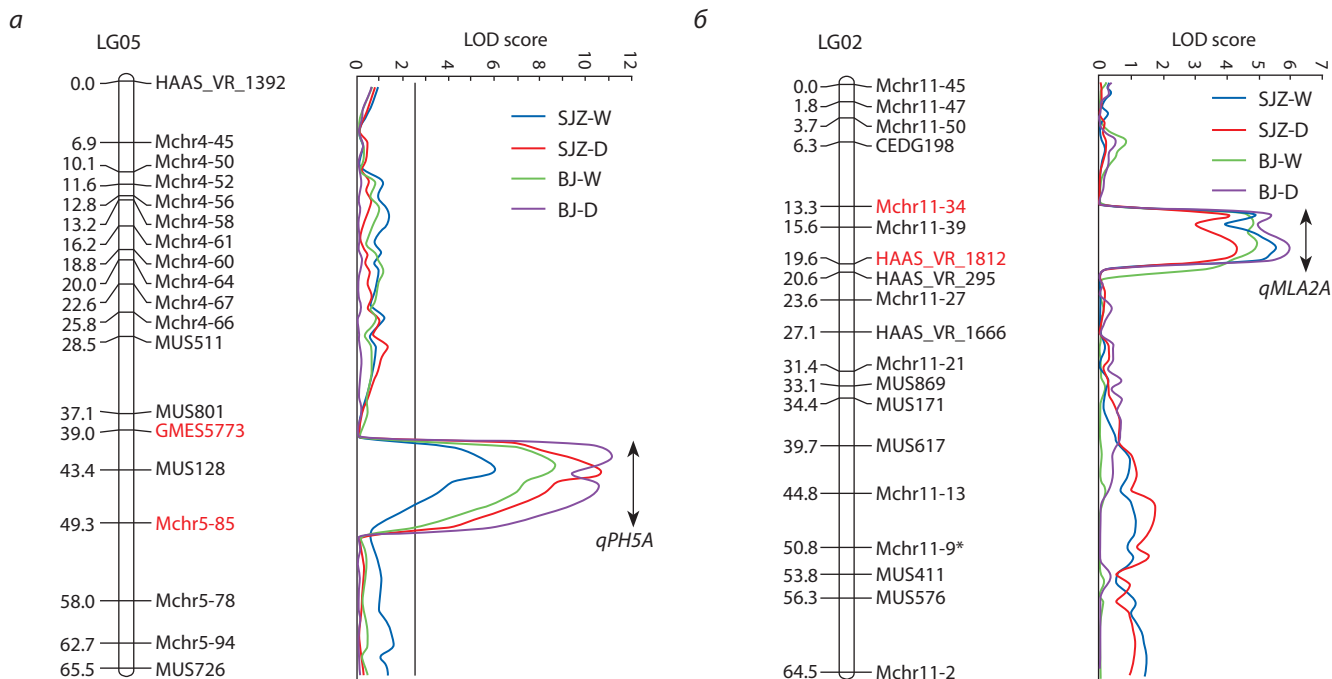


Рис. 2. Два стабильных QTL маша, контролирующих высоту растения (PH) и максимальную площадь листа (MLA) в четырех вариантах опыта. Группы сцепления LG05 (а) и LG02 (б), содержащие стабильный QTL, ассоциированный с высотой растения (PH) (qPH5A) и с максимальной площадью листа (qMLA2A) соответственно в рекомбинантных инбредных линиях (РИЛ). Оценки LOD для QTL в популяциях РИЛ, выращенных в четырех различных условиях, показаны линиями разного цвета. Условия: SJZ-W – на поливе в районе Шицзячжуан; SJZ-D – на богаре в Шицзячжуан; BJ-W – на поливе в Пекине; BJ-D – на богаре в Пекине. Красным цветом обозначены пограничные маркеры для QTL. Непрерывная линия показывает порог LOD (2.5), по (Liu et al., 2017).

предка и дикого родича маша (*V. radiata* var. *sublobata* Hayata) и его тетраплоидного родича (*V. reflexo-pilosa*) и получены транскриптомные последовательности 22 образцов 18 видов вигны (Kang et al., 2014). Геном *V. mungo* еще не опубликован, но недавно был секвенирован геном еще одного диплоидного азиатского вида, *V. angularis* (Kang et al., 2015). Он имеет сходный с геномами маша и урда размер – 612 Мб. Аннотированная информация об этих геномах и геномах других зернобобовых содержится в базе данных Legume Information Resource (<https://legumeinfo.org/>). Из-за короткого жизненного цикла и небольшого размера генома виды *Vigna* служат подходящими модельными объектами для изучения геномной организации и улучшения агрономических признаков у бобовых. Проведенное полногеномное секвенирование маша ускорило исследования по геномике других видов *Vigna* и, скорее всего, ускорит программы их селекции.

Для незрелых семян *V. mungo* собран транскриптом, представленный 48291 контингами с медианной длиной 200–299 п. н. Показано, что 33.766 контингов обнаруживают существенное сходство (73.91 %) с последовательностями известных белков (Souframanien, Reddy, 2015), причем наибольшее сходство наблюдалось с последовательностями фасоли обыкновенной – *Phaseolus vulgaris* L. (50 %) и сои – *Glycine max* (L.) Мегг (11 %), т. е. с таксономически близкими зернобобовыми культурами (рис. 3).

Дикие родичи культурных растений всегда привлекали внимание в качестве потенциальных генетических ресурсов для улучшения сельскохозяйственных культур. В настоящее время этот интерес многократно усилился

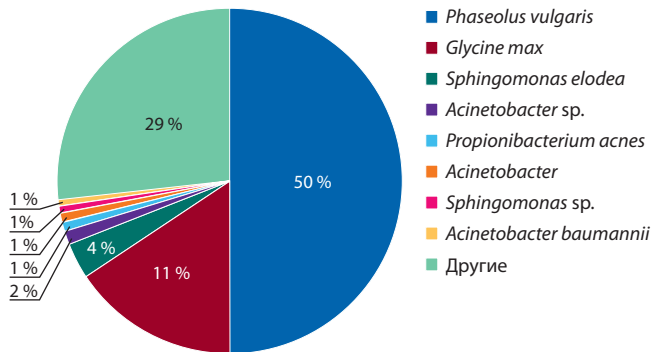


Рис. 3. Секторная диаграмма степени сходства (программа BLASTx, значение порога E-статистики 10^{-5}) последовательностей контингов транскриптов урда с другими белками из не содержащей дубли базы данных Национального центра биотехнологической информации (NCBI), по (Souframanien, Reddy, 2015).

(McCouch et al., 2013; Dempewolf et al., 2017). Фактически были предложены новые концепции селекции, такие как неоместикация и обратная селекция, пытающиеся использовать желательные признаки диких видов для интрогрессии в культивируемые (Tomooka et al., 2014; Palmgren et al., 2015). Как сказано выше, дикие виды рода *Vigna* – хорошие источники качеств адаптивности. Изучаются молекулярные механизмы устойчивости диких видов вигны к засухе, засоленным почвам (Iseki et al., 2016, 2018) и другим неблагоприятным факторам, что делает род *Vigna* потенциально ценной новой модельной системой для изучения адаптации растений к стрессовой

среде. Создание селекционных программ на основе новых прорывных технологий позволит получить сорта маша и урда с требуемыми качествами для возделывания в Российской Федерации.

В настоящее время растениеводство Российской Федерации стоит перед необходимостью расширения отечественного сортимента сельскохозяйственных культур и диверсификации продукции. Решение этих задач зависит от множества составляющих, из которых можно выделить расширение ареалов возделывания культур, а также интродукцию и привлечение в сельскохозяйственное производство новых и нетрадиционных видов растений. Маш и урд, ограниченно возделываемые в нашей стране, являются культурами, которые могут способствовать решению этих проблем, позволят расширить ресурсно-сырьевую базу и внести вклад в повышение качества жизни человека. Это определяются многофункциональностью зернобобовых культур, в том числе маша и урда. Перечень регионов, по агроклиматическим условиям соответствующих возделыванию маша и урда в Российской Федерации, сравнительно широк, а спектр использования культур разнообразен.

Обе культуры стали в последние годы объектами интенсивных геномных исследований. Небольшие объемы геномов *V. radiata* и *V. mungo* наряду с геномами других культурных и диких видов рода *Vigna* позиционируют их как перспективные модельные объекты. Наличие большого генофонда диких родичей с изученными молекулярными механизмами адаптивности к целому набору стрессоров открывает перспективы для обратной селекции и неоместикации маша и урда посредством молекулярных технологий. Необходимы соответствующие внимание, интерес и инвестиции в эти перспективные культуры, способные стать инновационными и в России.

Благодарности

Статья написана при финансовой поддержке российско-тайваньского гранта РНФ 18-46-08001 с использованием данных, полученных на уникальной научной установке «Коллекция генетических ресурсов растений ВИР».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы / References

- Бурляева М.О., Гуркина М.В., Тихонова Н.И. Маш, урд. Исходный материал для селекции при орошении в условиях Прикаспийской низменности. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 818. СПб., 2014.
[Burlyakova M.O., Gurkina M.V., Tikhonova N.I. Mung bean and mungo bean: The initial material for breeding under irrigation in the Caspian Lowland. Catalog of the World VIR Collection. St. Petersburg, 2014; Issue 818. (in Russian)]
- Бурляева М.О., Гуркина М.В., Чебукин П.А. Виды рода *Vigna* Savi в коллекции ВИР: эколого-географическое разнообразие и перспективы использования. Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире». Махачкала, 2018;2:371-373.
[Burlyakova M.O., Gurkina M.V., Chebukin P.A. Species of the genus *Vigna* Savi in the VIR collection: ecogeographical diversity and prospects for use. Proc. of the XIV Congress of the Russian Bo-

- tanical Society and the conference "Botany in the Modern World". Makhachkala, 2018; 2:371-373. (in Russian)]
- Бурляева М.О., Гуркина М.В., Чебукин П.А., Киселева Н.А. Международный классификатор видов рода *Vigna* Savi. СПб., 2016.
[Burlyakova M.O., Gurkina M.V., Chebukin P.A., Kiseleva N.A. International descriptor of species of the genus *Vigna* Savi. St. Petersburg, 2016. (in Russian)]
- Вишнякова М.А., Буравцева Т.В., Булынецов С.В., Бурляева М.О., Семенова Е.В., Сеферова И.В., Александрова Т.Г., Яньков И.И., Егорова Г.П. Стратегия и тактика мобилизации генетических ресурсов зернобобовых в коллекцию ВИР на рубеже XX–XXI веков. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. СПб., 2012;169:41-52.
[Vishnyakova M.A., Buravtseva T.V., Bulyntsev S.V., Burlyakova M.O., Semenova E.V., Seferova I.V., Aleksandrova T.G., Yan'kov I.I., Egorova G.P. The strategy and tactics of mobilizing the genetic resources of grain legumes to the VIR collection at the turn of the XX–XXI centuries. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektcii = Proceedings Applied Botany, Genetics, and Breeding. St. Petersburg, 2012;169:41-52. (in Russian)]
- Гафуров Б.Г. Таджики (древнейшая, древняя и средневековая история). Душанбе, 1989;Т. 1.
[Gafurov B.G. Tajiks: the most ancient, ancient and medieval history. Dushanbe, 1989; V. 1. (in Russian)]
- Дитмер Э.Э., Иванов Н.Р., Попова Г.М. *Phaseolus* L.– Фасоль. Культурная флора СССР. Зерновые бобовые. М.; Л., 1937;IV:457-621.
[Ditmer E.E., Ivanov N.R., Popova G.M. *Phaseolus* L. Common Beans. Cultural Flora of the USSR. Grain Legumes. Moscow; Leningrad, 1937;IV:457-621. (in Russian)]
- Иванов Н.Р. Новые зерновые бобовые культуры для южных районов СССР. Достижения и перспективы в области прикладной ботаники, генетики и селекции. Л., 1929;267-278.
[Ivanov N.R. New grain legumes for southern regions of the USSR. Achievements and Prospects in Applied Botany, Genetics, and Breeding. Leningrad, 1929:267-278. (in Russian)]
- Иванов Н.Р. Фасоль. М.; Л., 1949.
[Ivanov N.R. Common Beans. Moscow; Leningrad, 1949. (in Russian)]
- Курьянович А.А. Изменение параметров водного режима маша (*Vigna radiata* L. (R) Wilczek) как показателя адаптационных возможностей маша к условиям Среднего Поволжья. Матер. III Междунар. конф. «Роль физиологии и биохимии в интродукции и селекции овощных, плодово-ягодных и лекарственных растений», Москва, 15–17 февраля, 2017;289-292.
[Kuryanovich A.A. Change of the water regime parameters of green gram (*Vigna radiata* L. (R) Wilczek) as an indicator of its adaptability to the conditions of the Middle Volga region. Proc. III Int. conf. "The Role of Physiology and Biochemistry in the Introduction and Breeding of Vegetables, Berries, and Medicinal Plants", Moscow, February 15–17, 2017;289-292. (in Russian)]
- Носирова М.Д. Влияние приемов возделывания на фотосинтетические, симбиотические параметры и продуктивность маша (*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek). Изв. Калинингр. гос. техн. ун-та. 2012;27:200-205.
[Nosirova M.D. The influence of cultivation techniques on photosynthetic, symbiotic parameters and productivity of green gram (*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek). Izvestiya Kaliningradskogo Gosudarstvennogo Tekhnicheskogo Universiteta = Proceedings of the Kaliningrad State Technical University. 2012;27:200-205. (in Russian)]
- Павлова А.М. Сорта маша для новых районов орошаемого земледелия. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1952;29:67-70.
[Pavlova A.M. Green gram varieties for new areas of irrigated agriculture. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektcii = Proceedings Applied Botany, Genetics, and Breeding. 1952;29:67-70. (in Russian)]
- Павлова А.М. Итоги изучения исходного материала зерновых бобовых культур на Среднеазиатской опытной станции ВИР. Селекция, агротехника зерновых в Средней Азии: Материалы научно-производственной конференции по увеличению производства зерна в Средней Азии. Ташкент, 1966;118-124.

- [Pavlova A.M. The results of the study of the initial material of grain legumes at the Central Asian VIR experimental station. Breeding, Agricultural Technology of Cereals in Central Asia: Proc. scientific conf. to increasing grain production in Central Asia. Tashkent, 1966; 118-124. (in Russian)]
- Павлова А.М., Глушенкова Н.И. Бобовые культуры в пожнивных посевах в Узбекистане. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1962;34:63-71.
- [Pavlova A.M., Glushenkova N.I. Legume plants in stubble crops in Uzbekistan. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selekcii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding. 1962;34: 63-71. (in Russian)]
- Adsule R.N., Kadam S.S., Salunkhe D.K. Chemistry and technology of green gram (*Vigna radiata* [L.] Wilczek). Crit. Rev. Food Sci. Nutr. 1986;25(1):73-105.
- Afzal M.A., Murshad A.N.M.M.M., Bakar M.A., Hamid A., Salahuddin A.B.M. Mungbean Cultivation in Bangladesh. Pulse Research Station, Bangladesh Agricultural Research Institute: Gazipur, Bangladesh, 2008.
- Akpanunam M. Mung bean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek). Eds. E. Nwokolo, J. Smartt. Food and Feed from Legumes and Oilseeds. New York: Chapman and Hall, 1996;209-215.
- Ali M., Gupta S. Carrying capacity of Indian agriculture: Pulse crops. Curr. Sci. 2012;102(6):874-881.
- Anwar F., Latif S., Przybylski R., Sultana B., Ashraf M. Chemical composition and antioxidant activity of seeds of different cultivars of mungbean. J. Food Sci. 2007;72(7):503-510.
- Arumuganathan K., Earle E.D. Nuclear DNA content of some important plant species. Plant Mol. Biol. Rep. 1991;9:208-218.
- Aykroyd W.R., Doughty J. Legumes in human nutrition. FAO Nutritional Studies No. 19. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1964.
- Baligar V.C., Fageria N.K. Agronomy and physiology of tropical cover crops. J. Plant Nutr. 2007;30(8):1287-1339.
- Bisht I.S., Singh M. Germplasm utilization. Genetic and Genomic Resources of Grain Legume Improvement. London: Elsevier Science, 2013;248-253. DOI 10.1016/B978-0-12-397935-3.00010-4.
- Castillo C., Fuller D. Still too fragmentary and dependent upon chance? Advances in the study of early Southeast Asian archaeobotany. Eds. B. Bellina, E.A. Bacus, O. Pryce, J. Weissman Christie. Fifty Years of Archaeology in Southeast Asia: Essays in Honour of Ian Glover. Bangkok; London: River Books, 2010; 91-111.
- Chaitieng B., Kaga A., Tomooka N., Isemura T., Kuroda Y., Vaughan D.A. Development of a black gram [*Vigna mungo* (L.) Hepper] linkage map and its comparison with an azuki bean [*Vigna angularis* (Willd.) Ohwi and Ohashi] linkage map. Theor. Appl. Genet. 2006; 113(7):1261-1269.
- Chandel K.P.S., Lester R.N.F., Starling R.J. The wild ancestors of urid and mung beans (*Vigna mungo* (L.) Hepper and *V. radiata* (L.) Wilczek). Bot. J. Linn. Soc. 1984;89:85-96. DOI 10.1111/j.1095-8339.1984.tb01002.x.
- Chankaew S., Isemura T., Naito K., Ogiso-Tanaka E., Tomooka N., Somta P., Kaga A., Vaughan D.A., Srinives P. QTL mapping for salt tolerance and domestication-related traits in *Vigna marina* subsp. *oblonga*, a halophytic species. Theor. Appl. Genet. 2014;127(3):691-702. DOI 10.3390/ijerph120605685.
- Chivenge P., Mabhaudhi T., Modi A.T., Mafongoya P. The potential role of neglected and underutilised crop species as future crops under water scarce conditions in Sub-Saharan Africa. Int. J. Environ. Res. Public Health. 2015;12:5685-5711. DOI 10.3390/ijerph120605685.
- CRN (Core Road Network) India, 2011. <http://www.crnindia.com/commodity/urad.html>.
- Dana S. The cross between *Phaseolus aureus* Roxb. and *P. mungo* L. Genetica. 1966;37:259-274.
- De D.N., Krishnan R. Cytological studies of the hybrid *Phaseolus aureus* × *P. mungo*. Genetica. 1966;37:588-600.
- Dempewolf H., Baute G., Anderson J., Kilian B., Smith C., Guarino L. Past and future use of wild relatives in crop breeding. Crop Sci. 2017;57:1070-1082. DOI 10.2135/cropsci2016.10.0885.
- Dikshit H.K., Jhang T., Singh N.K., Koundal K.R., Bansal K.C., Chandra N., Tickoo J.L., Sharma T.R. Genetic differentiation of *Vigna* species by RAPD, URP and SSR markers. Biol. Plant. 2007;51(3): 451-457.
- Ebert A. Ex situ conservation of plant genetic resources of major vegetables. Eds. M.N. Normah, H.F. Chin, B.M. Reed. Conservation of Tropical Plant Species. New York: Springer Science+Business Media, 2013;373-417.
- Establishing the International Mungbean Improvement Network, 2016. <https://avrdc.org/intl-mungbean-network> (date of the application 29.09.2018).
- Fuller D.Q. Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeo-botanical insights from the Old World. Ann. Bot. 2007;100(5):903-924.
- Fuller D.Q., Harvey E. The archaeobotany of Indian pulses: identification, processing and evidence for cultivation. Env. Archaeol. 2006; 11(2):219-246.
- Guleria P., Kumar V. Understanding the phenylpropanoid pathway for agronomical and nutritional improvement of mungbean. J. Hort. Sci. Biotech. 2017;92:335-348.
- Gupta S.K., Souframani J., Gopalakrishna T. Construction of a genetic linkage map of black gram, *Vigna mungo* (L.) Hepper, based on molecular markers and comparative studies. Genome. 2008;51:628-637. DOI 10.1139/G08-050.
- Ignacimuthu S., Babu C.R. Breeding potential of *Vigna sublobata* (Roxb.) in the improvement of mung bean. Curr. Sci. 1984;53:786-788.
- ILDIS World Database of Legumes. 2009. International Legume Database & Information Service. <http://www.ildis.org>.
- Indira M., Kurup P.A. Blackgram a hypopolipimic pulse. Nat. Prod. Radiance. 2003;2(5):240-242.
- Iseki K., Takahashi Y., Muto C., Naito K., Tomooka N. Diversity and evolution of salt tolerance in the genus *Vigna*. PLoS One. 2016; 1(10):e0164711.
- Iseki K., Takahashi Y., Muto C., Naito K., Tomooka N. Diversity of drought tolerance in the genus *Vigna*. Front. Plant Sci. 2018;9:729. DOI 10.3389/fpls.2018.00729.
- Jaaska V., Jaaska V. Isoenzyme differentiation between Asian beans *Vigna radiata* and *V. mungo*. Biochem. Physiol. Pflanzen. 1989;185: 41-53.
- Jansen P.C.M. *Vigna mungo* (L.) Hepper. Record from Protabase. PROTA (Plant Resources of Tropical Africa. Wageningen, 2006.
- Javed I., Ahmad H.M., Ahsan M., Ali Q., Ghani M.U., Iqbal M.S., Rashid M., Akram H.N. Induced genetic variability by gamma radiation and traits association study in mung bean (*Vigna radiata* L.). Life Sci. J. 2014;11(8s):530-539.
- Kang J.K., Kim S.K., Kim M.Y., Lestari P., Kim K.H., Ha B.K., Jun T.H., Hwang W.J., Lee T., Lee J., Shim S., Yoon M.Y., Jang Y.E., Han K.S., Taeprayoon P., Yoon N., Somta P., Tanya P., Kim K., Gwang J.G., Moon J.K., Lee Y.H., Park B.S., Bombarely A., Doyle J.J., Jackson S.A., Schafleitner R., Srinives P., Varshney R.K., Lee S-H. Genome sequence of mungbean and insights into evolution within *Vigna* species. Nat. Commun. 2014;5:5443.
- Kang Y.J., Satyawan D., Shim S., Lee T., Lee J., Hwang W.J., Kim S.K., Lestari P., Laosatit K., Kim K.H., Ha T.J., Chitkineni A., Kim V.Y., Ko J.-M., Gwang J.-G., Moon J.-K., Lee Y.-H., Park B.-S., Varshney R.K., Lee S-H. Draft genome sequence of adzuki bean, *Vigna angularis*. Sci. Rep. 2015;5:8069.
- Keatinge J.D.H., Easdown W.J., Yang R.Y., Chadha M.L., Shanmugasundaram S. Overcoming chronic malnutrition in a future warming world: the key importance of mungbean and vegetable soybean. Euphytica. 2011;180:129-141.
- Kim S.K., Nair R.M., Lee J., Lee S.-H. Genomic resources in mungbean for future breeding programs. Front. Plant Sci. 2015;6:626.
- Krishna K.R. Agroecosystems of South India: Nutrient Dynamics, Ecology and Productivity. Boca Raton, Fla.: Brown Walker Press, 2010.
- Kumar V.L., Singhal A. Germinating seeds of the mung bean, *Vigna radiata* (Fabaceae), as a model for the preliminary evaluation of cytotoxic effects of drugs. Biocell. 2009;33(1):19-24.

- Lawn R.J., Ahn C.S. Mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek *Vigna mungo* (L.) Hepper). Eds. R.J. Summerfield, E.H. Roberts. Grain Legume Crops. London: William Collins Sons & Co. Ltd, 1985;584-623.
- Lawn R.J., Cottrell A. Wild mungbean and its relatives in Australia. *Bilogist*. 1988;35:267-273.
- Liu C., Wu J., Wang L., Fan B., Cao Z., Su Q., Zhang Z., Wang Y., Tian J., Wang S. Quantitative trait locus mapping under irrigated and drought treatments based on a novel genetic linkage map in mungbean (*Vigna radiata* L.). *Theor. Appl. Genet*. 2017. DOI 10.1007/s00122-017-2965-6.
- Marechal R., Mascherpa J.M., Stainier F. Etude taxonomique d'un groupe complexe d'espèces des genres *Phaseolus* et *Vigna* (Papilionaceae) sur la base de données morphologiques et polliniques, traitées par l'analyse informatique. *Boissiera*. 1978;28:1-273.
- Mathivathana M.K., Jagadeeshselvam N., Madhumitha B., Karthikeyan A., Pandiyan M., Karthikeyan G., Vanniarajan C., Raveendran M., Senthil N., Sudha M. Screening and identification of SSR markers for genetic diversity for Mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek]. *Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci*. 2018;7(04):789-793.
- McCouch S., Baute G.J., Bradeen J., Bramel P., Bretting P.K., Buckler E., Burke J.M., Charest D., Cloutier S., Cole G., Dempewolf H., Dingkuhn M., Feuillet C., Gepts P., Grattapaglia D., Guarino L., Jackson S., Knapp S., Langridge P., Lawton-Rauh A., Lijua Q., Lusty C., Michael T., Myles S., Naito K., Nelson R.L., Pontarollo R., Richards C.M., Rieseberg L., Ross-Ibarra J., Rounsley S., Hamilton R.S., Schurr U., Stein N., Tomooka N., van der Knaap E., van Tassel D., Toll J., Valls J., Varshney R.K., Ward J., Waugh R., Wenzl P., Zamir D. Agriculture: Feeding the future. *Nature*. 2013; 499:23-24. DOI 10.1038/499023a.
- Mogotsi K.K. *Vigna radiata* (L.) R. Wilczek. PROTA 1: Cereals and pulses/Céréales et légumes secs. PROTA, Wageningen, Netherlands, 2006.
- Nath A., Maloo S.R., Barman K.K., Meena B.L., Devi G., Yadav G.S., Tak S. Molecular characterization of green gram [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] for future breeding programme. *Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci*. 2017;6(6):1385-1398.
- Oghbaei M., Prakash J. Nutritional, lipid and bioaccessible nutrients and bioactive components. *J. Food Sci. Technol*. 2017;54(4): 871-879.
- Padulosi S., Hodgkin T., Williams J.T., Haq N. Underutilized crops: trends, challenges and opportunities in the 21st century. *Managing Plant Diversity*. Wallingford, U K, CAB International, 2002;323-338.
- Pandiyan M., Senthil N., Ramamoorthi N., Muthiah A.R., Tomooka N., Duncan V., Jayaraj T. Interspecific hybridization of *Vigna radiata* × 13 wild *Vigna* species for developing MYMV donar. *Electron. J. Plant Breed*. 2010;1:600-610.
- Protein quality evaluation: report of the Joint FAO/WHO Expert Consultation, Bethesda, Md., USA, 4-8 December 1989. Rome, Italy: Food and Agricultural Organization of the United Nations. 1991.
- Purseglove J.W. *Tropical Crops: Dicotyledons*. London, 1977.
- Ravi J., Singh J.P., Minocha J.L. Meiotic behaviour of interspecific hybrids *V. radiata* × *V. mungo*. *Proc. First Symp. Crop Improvement*. Coimbatore, India, 1987;58-59.
- Schafleitner R., Nair R., Rathore A., Wang Y., Lin C., Chu S.H., Lin P.Y., Chang J.C., Ebert A.W. The AVRDC – The world vegetable center mungbean (*Vigna radiata*) core and mini core collections. *BMC Genomics*. 2015;16(1):344. DOI 10.1186/s12864-015-1556-7.
- Sen N.K., Ghosh A.K. Interspecific hybridization between *Phaseolus aureus* Roxb. (green gram) and *Ph. mungo* L. (black gram). *Bull. Bot. Soc. Bengal*. 1963;14:1-4.
- Sharma O.P., Bambawale O.M., Gopali J.B., Bhagat S., Yelshetty S., Singh S.K., Anand R., Singh O.M. Field guide mung bean and urd bean. Government of India, Department of Agricultural and Cooperation, NCIPM, ICAR, New Delhi, India, 2011.
- Sharma P., Mishra N.K. Ethno-medicinal uses and agro-biodiversity of Barmana region in Bilaspur district of Himachal Pradesh, North-western Himalaya. *Ethnobotanical Leaflets*. 2009;13:709-721.
- Singh B.V., Ahuja M.R. *Phaseolus sublobata* Roxb: A source of resistance to yellow mosaic virus for cultivated mung. *Indian J. Genet*. 1977;37:130-132.
- Souframanien J., Dhanasekar P. Advances in greengram and blackgram genomics. *Legumes in the Omic Era*. New York, 2014;155-184. DOI 10.1007/978-1-4614-8370-0_8.
- Souframanien J., Gopalakrishna T. ISSR and SCAR markers linked to the mungbean yellow mosaic virus (MYMV) resistance gene in blackgram [*Vigna mungo* (L.) Hepper]. *Plant Breed*. 2006;125: 619-622.
- Souframanien J., Reddy K.S. *De novo* assembly, characterization of immature seed transcriptome and development of genic-SSR markers in black gram [*Vigna mungo* (L.) Hepper]. *PLoS One*. 2015;10(6): e0128748. DOI 10.1371/journal.pone.0128748.
- Srinives P., Somta P., Sompta Ch. Genetics and breeding of resistance to bruchids (*Callosobruchus* spp.) in *Vigna* crops: A review. *NU Int. J. Sci*. 2007;4(1):1-17.
- Stagnari F., Maggio A., Galieni A., Pisante M. Multiple benefits of legumes for agriculture sustainability: an overview. *Chem. Biol. Technol. Agric*. 2017;4(2):1-13.
- Takahashi Y., Somta P., Muto C., Iseki K., Naito K., Pandiyan M., Natesan S., Tomooka N. Novel genetic resources in the genus *Vigna* unveiled from gene bank accessions. *PLoS One*. 2016;11(1):e0147568.
- Tomooka N., Naito K., Kaga A., Sakai H., Isemura T., Ogiso-Tanaka E., Iseki K., Takahashi Y. Evolution, domestication and neo-domestication of the genus *Vigna*. *Plant Genet. Resour*. 2014;12:S168-S171. DOI 10.1017/S1479262114000483.
- Tomooka N., Vaughan D.A., Moss H., Mixed N. *The Asian Vigna: Genus Vigna Subgenus Ceratotropis Genetic Resources*. New York: Kluwer, 2003.
- Tresina P.S., Daffodil D.E., Lincy P., Mohan V.R. Assessment of biochemical composition and nutritional potential of three varieties of *Vigna radiata* (L.) Wilczek. *Biolife*. 2014;2(2):655-667.
- Tresina P.S., Kamatchi A., Kala B., Mohan V.R., Vadivel V. The biochemical composition and nutritional potential of three varieties of *Vigna mungo* (L.) Hepper. *Adv. Biores*. 2010;1(2):6-16.
- Verdcourt B. *Studies in the Leguminosae – Papilionoideae for the “Flora of Tropical East Africa”*: IV. *Kew Bull*. 1970;24.
- Verma R.P.S., Singh D.P. Problems and prospects of interspecific hybridization involving green gram and black gram. *Indian J. Agric. Sci*. 1986;56:535-537.
- Vishalakshi B., Umakanth B., Shanbhag A.P., Ghatak A., Sathyanarayanan N., Madhav M.S., Krishna G.G., Yadla H. RAPD assisted selection of black gram (*Vigna mungo* L. Hepper) towards the development of multiple disease resistant germplasm. *3 Biotech*. 2017; 7(1):1.
- Watt E.E., Marechal R. The differences between mung and urid beans. *Trop. Grain Bull*. 1977;7:31-33.
- Yoshida Y., Marubodee R., Ogiso-Tanaka E., Iseki K., Isemura T., Takahashi Y., Somta P., Muto C., Iseki K., Naito K., Pandiyan M., Natesan S., Tomooka N. Salt tolerance in wild relatives of adzuki bean, *Vigna angularis* (Willd.) Ohwi et Ohashi. *Genet. Resour. Crop Evol*. 2016;63:627. DOI 10.1007/s10722-015-0272-0.

ORCID ID

M.A. Vishnyakova orcid.org/0000-0003-2808-7745
M.O. Burlyaeva orcid.org/0000-0002-3708-2594
M.G. Samsonova orcid.org/0000-0001-8170-1260