

СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ДИКОГО И КУЛЬТУРНОГО ГОРОХА

Бобков С.В., Бычков И.А.

Реферат. Исследования проводили с целью изучения содержания хлорофиллов и каротиноидов в фотосинтетических органах представителей дикого гороха для использования в селекции сортов с высокой эффективностью фотосинтеза и оптимальным распределением ассимилятов. Работу выполняли в 2016–2017 гг. в Орловской области. Густота посева – 1,2 млн растений/га, площадь делянки – 1 м², повторность – трехкратная. В эксперименте изучали образцы дикого гороха к-5322 (*asiaticum*), к-3370 (*elatius*), к-4014 (*elatius*) коллекции ВИР, а также сорта Темп и Стабил. Дикие образцы к-3370 и к-5322 характеризовались более высоким содержанием хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов, по сравнению с листовым сортом Темп, на 24,5 %, 28,2 %, 41,5 % и 13,3 %, 2,7 %, 18,7 % соответственно. В отличие от культурного гороха у образцов к-5322 и к-3370 высокое содержание хлорофиллов *a* и *b* поддерживалось в онтогенезе в течение более продолжительного периода. У образца дикого гороха к-3370 содержание хлорофилла *a* и *b* при переходе от бутонизации к началу налива семян оставалось на одном уровне (11,71 мг/г и 11,1 мг/г соответственно); у образца к-5322 изменялось в границах статистической погрешности (11,31 мг/г и 9,72 мг/г соответственно), а у сорта Темп значительно уменьшалось (на 34,1 %). Дикий образец к-3370, как и культурные сорта гороха, характеризовался низким отношением хлорофиллов *a/b* (2,92), а образец к-5322 отличался наибольшей величиной этого показателя (3,26). У образцов к-5322 и к-3370 отмечали изменение отношения хлорофиллов *a/b* в онтогенезе, что не характерно для сорта Темп. Образцы дикого гороха к-3370 и к-5322 можно рассматривать в качестве источников ценных аллелей высокого содержания хлорофиллов и каротиноидов.

Ключевые слова: горох (*Pisum sativum* L.), образцы дикого гороха, фотосинтез, хлорофилл, каротиноиды, онтогенез, бутонизация, налив семян.

Введение. Введение гороха в культуру в результате популяционного «эффекта бутылочного горлышка» привело к значительному сокращению генетического разнообразия, по отношению к дикому предку, что нашло выражение в высокой степени родства между современными сортами [1]. После первичного отбора остались только гаплотипы с «культурными» генами, что привело к появлению в геноме культурного гороха регионов с экстремально низким разнообразием. Современные селекционные программы способствуют дальнейшему уменьшению генетического разнообразия [2]. Для его увеличения необходимы исследования, направленные на поиск и идентификацию ценных аллелей в популяциях дикого гороха. Эти аллели в дальнейшем можно использовать в селекционных программах создания сортов гороха с новыми ценными агрономическими признаками.

Физиолого-биохимические исследования позволяют выявлять различия между дикими и культурными формами по содержанию хлорофиллов и каротиноидов в такие наиболее важные для формирования семенной продуктивности этапы онтогенеза, как бутонизация, начало и завершение налива. В перспективе эти данные могут послужить основой для идентификации «диких» вариантов аллелей, ответственных за более эффективный фотосинтез и распределение ассимилятов в растении [3].

В научной литературе представлены противоречивые данные о связи интенсивности фотосинтеза с содержанием хлорофилла, однако нельзя не учитывать, что его недостаток может ограничивать продуктивность растений [4, 5]. На основе анализа ряда источников показана положительная связь между содержанием хлорофилла на в расчете на единицу площади и накоплением сухой биомассы в ценологических сообществах [6]. Уменьшение содержания этого пигмента у хлорофилльных мутантов гороха на

20...40 % приводит к снижению квантовой эффективности фотосинтеза на 29...30 % и, соответственно, уменьшению прироста биомассы [6]. Выявлена положительная сильная корреляция ($r=0,73$) между урожайностью гороха и содержанием хлорофилла в бобах [4]. Селекционные линии гороха расщепленнолисточкового морфотипа с высоким потенциалом продуктивности характеризуются повышенным содержанием хлорофиллов [7]. На содержание хлорофилла и каротиноидов оказывают влияние стрессовые воздействия окружающей среды. Например, в условиях жесткой и длительной засухи (3 месяца) у растений розмарина количество хлорофилла уменьшалось на 25 %, а содержание каротиноидов на единицу хлорофилла увеличилось на 80 % [8].

Цель исследований – изучение содержания хлорофиллов и каротиноидов в фотосинтетических органах представителей дикого гороха для использования в селекции сортов с высокой эффективностью фотосинтеза и оптимальным распределением ассимилятов.

Условия, материалы и методы исследований. Работу проводили в 2016–2017 гг. В эксперименте использовали образцы диких подвидов гороха *Pisum sativum* L. мировой коллекции ВИР – к-5322 (*asiaticum*), к-3370 (*elatius*), к-4014 (*elatius*). В качестве культурного гороха высевали австрийский безлисточковый (листочки сложного листа в результате мутации в локусе *af* заменены усиками) сорт Стабил и листовый сорт отечественной селекции Темп.

Исследования проводили на опытном поле ФНЦ зернобобовых и крупяных культур, густота посева – 1,2 млн растений/га, площадь делянки 1 м², повторность – трехкратная. Почва – темно-серая лесная, содержание гумуса (по Тюрину) составляет 4,89 %, подвижных форм фосфора и калия (по Кирсанову) – 170 и 135 мг/кг соответственно, рН_{KCl} – 5,3 ед. [5]. В

Таблица 1 – Содержание хлорофиллов и каротиноидов в фотосинтезирующих органах сортов и образцов дикого гороха в различные годы вегетации

Год	Содержание фотосинтетических пигментов, мг/г сухого вещества				Отношение хлорофилла <i>a/b</i>
	сумма хлорофиллов	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	каротиноиды	
2016	7,81 ^{a*}	5,84 ^a	1,96 ^a	1,33 ^a	3,00 ^a
2017	7,70 ^a	5,85 ^a	1,85 ^a	1,42 ^a	3,13 ^b

* (здесь и в остальных таблицах) множественные сравнения средних проводили с использованием критерия HSD Тьюки ($\alpha=0,05$), наличие одинаковых индексов свидетельствует об отсутствии статистически значимых различий

2016 г. погодные условия в период взятия проб (июнь, июль) характеризовались сильными перепадами температур при достаточно благоприятной обеспеченности осадками (ГТК=1,7). В 2017 г. во время взятия проб растения гороха развивались при достаточном увлажнении (ГТК=1,98).

Содержание хлорофиллов *a* и *b* определяли в листьях (усах) и прилистниках растений гороха, взятых с 1 и 2 продуктивных узлов в фазы бутонизации, начала и завершения налива. Начало и завершение налива определяли по содержанию воды в формирующихся семенах ниже уровня 80 % и 55 % соответственно [9]. Пробы для анализа брали в 3-х повторениях.

Пигменты экстрагировали ацетоном в течение 12 ч при температуре -20 °С с использованием рекомендаций A. Bell с соавторами [10]. Оптическую плотность (*A*) измеряли на спектрофотометре ПЭ-5300В (ПромЭкоЛаб, Россия). Содержание хлорофиллов *a* и *b* рассчитывали по формулам R. J. Porra [11], каротиноидов – по формулам H. K. Lichtenthaler и A. R. Wellburn [12].

Статистическую обработку данных проводили методом многофакторного дисперсионного анализа. Статистическая модель построена с использованием данных по содержанию хлорофиллов (хлорофилл *a* и *b*, их сумма, отношение хлорофиллов *a/b*) и каротиноидов в различных фотосинтезирующих органах (усы, листочки, прилистники), на разных этапах онтогенеза (бутонизация, начало и завершение налива) для 2 сортов культурного гороха и 3 диких образцов. Вследствие того, что дикие формы гороха относятся к листочковому морфотипу, при изучении содержания фотосинтетических пигментов в статистическую модель не включали безлисточковый сорт Стабил. Множественные сравнения средних проводили с использованием критерия HSD Тьюки ($\alpha=0,05$). Оценку связей между признаками осуществляли методом параметрического корреляционного анализа Пирсона.

Анализ и обсуждение результатов исследований. Сравнение средних по содержанию фотосинтетических пигментов для полного набора сортов и диких образцов, разных этапов онтогенеза (бутонизация, начало и завершение налива семян) и различных органов (листочки, усы, прилистники) показало отсутствие статистически значимых различий между годами вегетации по сумме и содержанию хлорофиллов *a* и *b*, а также содержанию каротиноидов (табл. 1). При этом у отдельных сортов и образцов различия по величинам этих показателей име-

лись. Так, у сорта Темп наибольшую сумму хлорофиллов (7,79 мг/г) и содержание хлорофиллов *a* и *b* (5,78 мг/г, 2,01 мг/г соответственно) наблюдали в 2016 г., у образца к-4014 – в 2017 г. (7,76 мг/г, 5,9 мг/г, 1,86 мг/г соответственно). У генотипа к-4014 отмечали значительные различия между 2016 г. и 2017 г. (1,19 мг/г и 1,42 мг/г соответственно) по содержанию каротиноидов.

Согласно результатам корреляционного анализа содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов тесно связано между собой. Статистически значимые ($p \leq 0,05$) коэффициенты корреляции между содержанием хлорофиллов *a* и *b*, хлорофилла *a* и каротиноидов, хлорофилла *b* и каротиноидов находились на уровне $r = 0,972, 0,918$ и $0,877$ соответственно. Такие тесные связи указывают на консервативное строение светособирающих комплексов и реакционных центров ФС1 и ФС2. Следовательно, значительные различия между сортами и образцами дикого гороха по содержанию фотосинтетических пигментов можно рассматривать в контексте генетической варибельности.

Среднее за два года содержание хлорофиллов *a* и *b*, а также каротиноидов в фотосинтезирующих органах (листочки, усы, прилистники) образцов диких сородичей гороха к-3370 и к-5322 было выше, чем у сортов Стабил и Темп (табл. 2). Например, образец к-3370 превосходил листочковый сорт Темп по содержанию суммы хлорофиллов на 25,4 %, хлорофилла *a* – на 24,5 %, хлорофилла *b* – на 28,2 %, каротиноидов – на 41,5 %; образец к-5322 – на 10,7 %, 13,3 %, 2,7 % и 18,7 % соответственно.

В период от бутонизации до завершения налива семян гороха наибольшую сумму хлорофиллов *a* и *b* отмечали у образца к-3370 (9,42 мг/г), несколько меньшую – у к-5322 (8,31 мг/г). Содержание хлорофиллов в листочках сложного листа и прилистниках сорта Темп было на 19,8 % выше, чем у сорта Стабил, для которого измерения проводили в усах и прилистнике. По уменьшению содержания хлорофилла *a* (как и суммы хлорофиллов) образцы можно расположить в следующий ряд: к-3370 (7,01 мг/г), к-5322 (6,38 мг/г), сорт Стабил (4,72 мг/г), образец к-4014 (5,46 мг/г) и сорт Темп (5,63 мг/г). Содержание хлорофилла *b* и каротиноидов снижалось в той же последовательности в интервалах 2,41...1,55 мг/г и 1,74...1,13 мг/г соответственно.

Содержание фотосинтетических пигментов в фотосинтетических органах растений гороха различных морфотипов заметно различалось. У растений сорта Стабил содержание хлорофилла *a*

Таблица 2 – Содержание хлорофиллов и каротиноидов в фотосинтезирующих органах культурных сортов и образцов дикого гороха (среднее за 2016–2017 гг.)

Сорт, образец	Содержание фотосинтетических пигментов, мг/г сухого вещества				Отношение хлорофилла <i>a/b</i>
	сумма хлорофиллов	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	каротиноиды	
Стабил	6,27 ^a	4,72 ^a	1,55 ^a	1,13 ^a	3,02 ^{ab}
Темп	7,51 ^b	5,63 ^{bc}	1,88 ^b	1,23 ^a	3,05 ^{ab}
к-4014	7,21 ^{ab}	5,46 ^{ab}	1,75 ^{ab}	1,31 ^{ab}	3,12 ^{bc}
к-5322	8,31 ^b	6,38 ^{cd}	1,93 ^b	1,46 ^b	3,26 ^c
к-3370	9,42 ^c	7,01 ^d	2,41 ^c	1,74 ^c	2,92 ^a

в усах составляло 44,3 % от величины этого показателя в прилистниках, хлорофилла *b* – 47,1 %, каротиноидов – 52,4 % (табл. 3). У сорта Темп содержание перечисленных пигментов в прилистниках было выше, чем в листочках, соответственно на 5,7 %, 8,9 %, 8,9 %.

Все образцы дикого гороха, как и сорт Темп, характеризовались наибольшим содержанием фотосинтетических пигментов в период бутонизации растений (табл. 4). У сорта Темп сумма хлорофиллов заметно снижалась при переходе от бутонизации (10,6 мг/г) к началу налива семян (6,99 мг/г), а также от начала налива к его завершению (4,72 мг/г). Похожим образом изменялась величина этого показателя у образца к-4014. У образца к-3370 содержание хлорофиллов *a* и *b* при переходе от бутонизации (11,71 мг/г) к началу налива семян (11,1 мг/г) оставалось на одном уровне, а у образца к-5322 изменялось в границах статистической погрешности (11,31 мг/г и 9,72 мг/г соответственно). Статистически значимые различия величины этого показателя у двух последних из перечисленных образцов наблюдали только между началом и завершением налива семян.

Концентрация каротиноидов как у сорта Темп, так и у образцов дикого гороха достигала наибольшего уровня в период бутонизации, а затем при переходе к началу и завершению налива семян снижалась (см. табл. 4). У образцов дикого гороха статистически значимые различия по величине этого показателя наблюдали между всеми тремя исследованными этапами онтогенеза, тогда как у культурного сорта между началом (1,0 мг/г) и завершением периода налива семян (0,91 мг/г) различия по содержанию каротиноидов были недостоверны.

Соотношение хлорофиллов *a/b* у сортов культурного гороха Стабил и Темп, а также дикого образца к-3370 статистически значимо не различалось (см. табл. 2). У образца дикого гороха к-5322 величина этого показателя (3,26)

была достоверно выше, чем у всех остальных изучаемых генотипов, а у образца к-4014 (3,12), по сравнению с к-3370 (2,92).

Условия года оказывали значительное влияние на соотношение хлорофиллов *a/b* (см. табл. 1). Для полного набора сортов и образцов средняя величина этого показателя в 2017 г. была выше (3,13), чем в 2016 г. (3,0), при этом у сорта Темп соотношение хлорофилла *a/b* составляло соответственно 3,16 и 2,97, а у образца к-5322 – 3,36 и 3,12.

В листочках и прилистниках гороха сорта Темп, образцов к-5322 и к-3370 значительных различий по соотношению хлорофилла *a/b* не выявлено. В прилистниках образца к-4014 отмечена более высокая величина этого показателя, чем в листочках (3,23 и 3,02 соответственно).

У сорта Темп и образца к-4014 соотношение хлорофиллов *a/b* на разных этапах онтогенеза находилось на одном уровне (см. табл. 4). У образцов к-5322 и к-3370 наибольшим оно было в период бутонизации растений (3,57 и 3,06 соответственно). При этом у образца к-5322 соотношение хлорофиллов *a/b* последовательно уменьшалось от бутонизации (3,57) к началу (3,23) и завершению налива (3,05), а у к-3370 оно снижалось при переходе от бутонизации (3,06) к наливу семян (2,79), а затем увеличивалось к завершению налива (2,91).

Разница в соотношении хлорофиллов *a/b* может свидетельствовать о различиях в строении фотосинтетического аппарата у дикого и культурного гороха, включая светособирающие комплексы (антенны) фотосистем I и II, построенные на различных белках (Lhcb1-6, Lhca1-6). Установлено, что в трёхмерном светособирающем комплексе фотосистемы II гороха присутствуют 24 молекулы хлорофилла *a* и 18 молекул хлорофилла *b* (соотношение хлорофиллов *a/b* равно 1,333) [13]. Во внешних светособирающих комплексах CP26 и CP29 фотосистемы II отношение хлорофиллов *a/b* составляет 2,5 и 3,4

Таблица 3 – Содержание хлорофиллов и каротиноидов в фотосинтетических органах сортов культурного гороха безлисточкового и листочкового морфотипов (среднее за 2016–2017 гг.)

Фотосинтетический орган	Содержание фотосинтетических пигментов, мг/г сухого вещества				Отношение хлорофилла <i>a/b</i>
	сумма хлорофиллов	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	каротиноиды	
Стабил					
Усы	3,85 ^a	2,87 ^a	0,98 ^a	0,77 ^a	2,92 ^a
Прилистники	8,55 ^b	6,47 ^b	2,08 ^b	1,47 ^b	3,11 ^b
Темп					
Листочки	7,27 ^a	5,47 ^a	1,80 ^a	1,19 ^a	3,02 ^a
Прилистники	7,74 ^a	5,78 ^a	1,96 ^a	1,26 ^a	3,09 ^a

Таблица 4 – Содержание хлорофиллов и каротиноидов в фотосинтезирующих органах (листочки, прилистники) сорта Темп и образцов дикого гороха (среднее за 2016–2017 гг.)

Этап онтогенеза	Содержание фотосинтетических пигментов, мг/г СВ				Отношение хлорофилла <i>a/b</i>
	сумма хлорофиллов	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	каротиноиды	
Темп					
Бутонизация	10,60 ^a	7,98 ^a	2,62 ^a	1,84 ^a	3,06 ^a
Начало налива	6,99 ^b	5,22 ^b	1,77 ^b	1,00 ^b	3,06 ^a
Завершение налива	4,72 ^c	7,99 ^c	1,16 ^c	0,91 ^b	3,09 ^a
к-4014					
Бутонизация	10,59 ^a	8,03 ^a	2,56 ^a	2,26 ^a	3,15 ^a
Начало налива	7,05 ^b	5,37 ^b	1,68 ^b	1,11 ^b	3,20 ^a
Завершение налива	4,84 ^c	3,63 ^c	1,21 ^c	0,81 ^c	3,00 ^a
к-5322					
Бутонизация	11,31 ^a	8,83 ^a	2,48 ^a	2,11 ^a	3,57 ^a
Начало налива	9,72 ^a	7,42 ^a	2,29 ^a	1,59 ^b	3,23 ^b
Завершение налива	4,66 ^b	3,51 ^b	1,15 ^b	0,84 ^c	3,05 ^b
к-3370					
Бутонизация	11,71 ^a	8,81 ^a	2,90 ^a	2,36 ^a	3,06 ^a
Начало налива	11,10 ^a	8,17 ^a	2,93 ^a	1,86 ^b	2,79 ^{ab}
Завершение налива	5,67 ^b	4,22 ^b	1,45 ^b	1,07 ^c	2,91 ^b

соответственно [14].

На содержание хлорофиллов могут оказывать влияние локусы *Lf, Sn, Dne, Hr*, регулирующие переход к цветению, влияющие на продолжительность репродуктивного развития и перераспределение ассимилятов на уровне целого растения [15].

Выводы. Образцы дикого гороха к-3370 и к-5322 характеризовались более высоким содержанием хлорофиллов и каротиноидов в фотосинтезирующих органах растений. У образца к-3370 концентрация хлорофилла *a* была выше, чем у листочкового сорта Темп на 24,5 %, хлорофилла *b* – на 28,2 %, каротиноидов – на 41,5 %, у образца к-5322 – на 13,3 %, 2,7 %, 18,7 % соответственно.

У дикого и культурного гороха наибольшее содержание фотосинтетических пигментов отмечено в период бутонизации растений. В отличие от культурных форм у образцов к-5322 и к-3370 содержание хлорофиллов *a* и *b* при переходе от бутонизации к началу налива семян существенно не изменялось, а статистически значимые различия наблюдали только между началом и завершением налива семян. У дикого гороха к-3370 сумма хлорофиллов *a* и *b* при переходе от бутонизации (11,71 мг/г) к началу налива семян (11,1 мг/г) оставалась на одном уровне, у образца к-5322 изменялась в границах статистической погрешности (11,31 мг/г и 9,72 мг/г соот-

ветственно), а у сорта Темп статистически значимо уменьшалась на 34,1 %.

Соотношение хлорофиллов *a/b* у образца к-3370 и сортов культурного гороха Стабил и Темп находилось на одном уровне (2,92, 3,02 и 3,05 соответственно). Наибольшей величиной этого показателя характеризовался горох к-5322 (3,26), у которого она была достоверно выше, чем у всех остальных изучаемых генотипов. У образцов дикого гороха к-5322 и к-3370 отмечено изменение соотношения хлорофиллов *a/b* в онтогенезе, что не характерно для сорта Темп. У первого из упомянутых образцов дикого гороха оно последовательно уменьшалось от бутонизации (3,57) к началу (3,23) и завершению налива (3,05), а у второго снижалось при переходе от бутонизации (3,06) к наливу семян (2,79), а затем увеличивалось к завершению налива (2,91).

Сведения об источнике финансирования. Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования в рамках Государственного задания ФГБНУ ФНЦ ЗБК по пункту 0636-2020-0008 «Мобилизация генетических ресурсов зернобобовых и крупяных культур для использования в селекционном процессе».

Авторы выражают искреннюю благодарность Е.В. Семёновой (ВИГРР им Н.И. Вавилова) за любезно предоставленные образцы дикого гороха из коллекции ВИР.

Литература

1. Potential and limits of exploitation of crop wild relatives for pea, lentil, and chickpea improvement / C. Coyne, S. Kumar, E. Wettberg, et al. // Legume Science. 2020. Vol. 2. No. 2. P. 1–25. doi: 10.1002/leg3.36.
2. Zamir D. Improving plant breeding with exotic genetic libraries // Nature Reviews Genetics. 2001. Vol. 2. P. 983–989.
3. Бобков С. В., Бычков И. А. Содержание фотосинтетических пигментов и активность ферментов окислительного стресса у диких образцов гороха // Земледелие. 2018. № 4. С. 29–33. doi: 10.24411/0044-3913-2018-10409.
4. Андрианова Ю. Е., Тарчевский И. А. Хлорофилл и продуктивность растений. М.: Наука, 2000. 135 с.
5. Влияние регуляторов роста и поздней некорневой подкормки удобрениями на урожайность и белковую продуктивность / Н. Е. Новикова, А. О. Косиков, С. В. Бобков и др. // Агрехимия. 2017. № 1. С. 32–40.
6. Ладыгин В. Г., Кособрюхов А. А., Вайшла О. Б. Пигменты и особенности газообмена в листьях хлорофилльных мутантов *Pisum sativum* // Физиология растений. 2004. Т. 51. № 5. С. 666–673.
7. Зеленев А. А., Зеленев А. Н., Новикова Н. Е. Физиологический и адаптивный потенциал рассечённолисточкового морфотипа гороха в чистых и смешанных посевах // Зернобобовые и крупяные культуры. 2015. № 4. С. 3–12.

8. Munne-Bosch S., Alegre L. Changes in carotenoids, tocopherols and diterpenes during drought and recovery, and the biological significance of chlorophyll loss in *Rosmarinus officinalis* plants // *Planta*. 2000. V. 210. P. 925–931.
9. Ney B., Duthion C., Fontaine E. Timing of reproductive abortions in relation to cell division, water content, and growth of pea seeds // *Crop Science*. 1993. Vol. 33. P. 267–270.
10. SGRL can regulate chlorophyll metabolism and contributes to normal plant growth and development in *Pisum sativum* L. / A. Bell, C. Moreau, C. Chinoy, et al. // *Plant Molecular Biology*. 2015. Vol. 89. No. 6. P. 539–558. doi 10.1007/s11103-015-0372-4.
11. Porra R. J., Thompson W. A., Kriedemann P. E. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls *a* and *b* extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy // *Biochim Biophys Acta*. 1989. Vol. 975. P. 384–394.
12. Lichtenthaler H., Wellburn A. Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // *Biochem Soc Trans*. 1983. Vol. 11. No. 5. P. 591–592. doi:10.1042/bst0110591.
13. Kühlbrandt W., Wang D. N., Fujiyoshi Y. Atomic model of plant light-harvesting complex by electron crystallography // *Nature*. 1994. Vol. 367. P. 614–621.
14. Determination of the stoichiometry and strength of binding of xanthophylls to the photosystem II light harvesting complexes / A. V. Ruban, P. J. Lee, M. Wentworth, et al. // *J. Biol. Chem*. 1999. Vol. 274. P. 10458–10465.
15. Murfet I. C. Flowering genes in pea and their use in breeding // *Pisum Newsletters*. 1990. Vol. 22. P. 78–86.

Сведения об авторах:

Бобков Сергей Васильевич – кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией физиологии и биохимии растений, e-mail: svbobkov@gmail.com
 Бычков Иван Александрович – младший научный сотрудник лаборатории физиологии и биохимии растений, e-mail: ivan.a.b@mail.ru
 Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур, Орловская область, Орловский район, пос. Стрелецкий, Россия

**CONTENT OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN ONTOGENESIS OF WILD AND CULTURAL PEA
 Bobkov S.V., Bychkov I.A.**

Abstract. The objective consisted in study of wild pea representatives on chlorophyll and carotenoid content for use in producing new varieties with high photosynthetic efficiency and optimal assimilate distribution. The research was conducted in 2016–2017 in Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops (Orel). Plants were grown on experimental field with density 1.2 million plants/ha on triplicated plots 1 m². Wild pea accessions k-5322 (*asiaticum*), k-3370 (*elatus*), k-4014 (*elatus*) from VIR collection and varieties Temp and Stabil were used. Wild accessions k-3370 and k-5322 had more chlorophyll *a*, chlorophyll *b* and carotenoids than leafy Temp variety on 24.5 %, 28.2 %, 41.5 % and 13.3 %, 2.7 %, 18.7 % respectively. Unlike the cultivated pea, accessions k-3370 and k-5322 retain high level of chlorophylls *a* and *b* in ontogenesis longer time. After transition from bud formation to the beginning of seed filling content of chlorophylls *a* and *b* in accession k-3370 was at the same level (11.71 mg/g и 11.1 mg/g respectively), in accession k-5322 it decreased insignificantly from 11.31 mg/g to 9.72 mg/g. Nevertheless, in variety Temp content of chlorophylls *a* and *b* significantly decreased on 34.1 % after transition from bud formation to the seed filling. Wild accession k-3370 like pea varieties had low chlorophyll *a/b* ratio (2.92), but accession k-5322 had the highest value (3.26) of the ratio. In wild accession k-3370 and k-5322 the chlorophyll *a/b* ratio was changed in ontogenesis that is notypical for Temp variety. Pea wild accessions can be considered as sources of valuable alleles determining the high level of chlorophylls and carotenoids.

Keywords: pea, wild accession, photosynthesis, chlorophyll, carotenoids, ontogenesis, bud formation, seed filling.

References

1. Coyne C, Kumar S, Wettberg E, Marques E, Berger J, Redden R, Ellis T, Brus J, Zablatzka L, Smykal P. [Potential and limits of exploitation of crop wild relatives for pea, lentil, and chickpea improvement]. *Legume science*. 2020; Vol. 2 (2): 1-25 p. DOI: 10.1002/leg3.36.
2. Zamir D. [Improving plant breeding with exotic genetic libraries]. *Nature reviews genetics*. 2001; Vol. 2: 983-989 p.
3. Bobkov SV, Bychkov IA. [Contents of photosynthetic pigments and activity of oxidative stress enzymes in wild pea]. *Zemledelie*. 2018; № 4: 29-33 p. DOI: 10.24411/0044-3913-2018-10409. Russian.
4. Andrianova JuE, Tarchevskij IA. [Chlorophyll and plant productivity]. Moscow: Nauka. 2000; 135 p. Russian.
5. Novikova NE, Kosikov AO, Bobkov SV, Zelenov AA. [The effects of late foliar fertilization and application of growth regulators on the yield and protein productivity of pea (*Pisum sativum* L.)]. *Agrohimija*. 2017; № 1. 32-40 p. Russian.
6. Ladygin VG, Kosobryuhov AA, Vajshlja OB. [Pigments and peculiarities of gas exchange in leaves of chlorophyll mutants of *Pisum sativum*]. *Fiziologija rastenij*. 2004; Vol. 51; № 5: 666-673 p. Russian.
7. Zelenov AA, Zelenov AN, Novikova NE. [Physiological and adaptive capacity of dissected pinnuled leaf morphotype of peas in the pure and mixed croppings]. *Zernobobovye i krupjanye kultury*. 2015; № 4: 3-12 p.
8. Munné-Bosch S, Alegre L. [Changes in carotenoids, tocopherols and diterpenes during drought and recovery, and the biological significance of chlorophyll loss in *Rosmarinus officinalis* plants]. *Planta*. 2000; Vol. 210: 925-931 p.
9. Ney B, Duthion C, Fontaine E. [Timing of reproductive abortions in relation to cell division, water content, and growth of pea seeds]. *Crop science*. 1993; Vol. 33: 267-270 p.
10. Bell A, Moreau C, Chinoy C, Spanner R, Dalmais M, Le Signor C, Bendahmane A, Klenell M, Domoney C. [SGRL can regulate chlorophyll metabolism and contributes to normal plant growth and development in *Pisum sativum* L.]. *Plant molecular Biology*. 2015; Vol. 89 (6): 539-558 p. DOI: 10.1007/s11103-015-0372-4
11. Porra RJ, Thompson WA., Kriedemann PE. [Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls *a* and *b* extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy]. *Biochim biophys acta*. 1989; Vol. 975: 384-394 p.
12. Lichtenthaler H, Wellburn A. [Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents]. *Biochem soc trans*. 1983; Vol.11 (5): 591-592 p. DOI:10.1042/bst0110591.
13. Kuhlbrandt W, Wang DN, Fujiyoshi Y. [Atomic model of plant light-harvesting complex by electron crystallography]. *Nature*. 1994; Vol. 367: 614-621 p.
14. Ruban AV, Lee PJ, Wentworth M, Young AJ, Horton P. [Determination of the stoichiometry and strength of binding of xanthophylls to the photosystem II light harvesting complexes]. *J. Biol. Chem*. 1999; Vol. 274: 10458-10465 p.
15. Murfet IC. [Flowering genes in pea and their use in breeding]. *Pisum newsletters*. 1990; Vol. 22: 78-86 p.

Authors

Bobkov Sergey Vasilevich – Ph.D. of agricultural sciences, senior scientist, head of plant physiology and biochemistry laboratory, e-mail: svbobkov@gmail.com
 Bychkov Ivan Aleksandrovich – junior scientist, plant physiology and biochemistry laboratory, e-mail: ivan.a.b@mail.ru
 Federal State Budgetary Scientific Institution “Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops”
 Orel Region, Russia