

Фенотипическое разнообразие местных сортов нута (*Cicer arietinum* L.) из центров происхождения культуры, сохраняемых в коллекции ВИР

М.А. Вишнякова¹✉, М.О. Бурляева¹, С.В. Булынтцев², И.В. Сеферова¹, Е.С. Плеханова³, С.В. Нуждин⁴

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

² Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Филиал ВИР «Кубанская опытная станция», Краснодарский край, Россия

³ Санкт-Петербургский Политехнический Университет Петра Великого, Санкт-Петербург, Россия

⁴ Отдел молекулярной и количественной биологии, Колледж естественных наук имени Дорнсайф, Университет Южной Калифорнии, Лос-Анджелес, Калифорния, США

Нут (*Cicer arietinum* L.) – вторая зернобобовая культура в мире по посевным площадям и третья – по производству. Однако, современные сорта нута восприимчивы к болезням, страдают от засухи. Одним из путей улучшения культуры может быть интрогрессия генов адаптивности из старых местных сортов, особенно из мест генетического разнообразия вида – центров его происхождения: первичного – Турции и вторичного – Эфиопии. В коллекции ВИР 3 380 образцов нута, более половины которых представляют местные сорта. В данной статье кратко приведены результаты анализа изменчивости 11 биологических, морфологических и хозяйственно-ценных признаков у 1 082 местных сортов нута, происходящих из 60 стран. Более детально (по 15 признакам) были изучены образцы из мест происхождения культуры: 75 местных сортов из Турции и 24 из Эфиопии, собранных там 90 лет назад. Признаки были проанализированы посредством факторного анализа. Выявлена географическая приуроченность некоторых признаков у изученных образцов. Образцы из Эфиопии были достаточно однородны: почти все за исключением одного относились к типу *desi*, имели мелкие, темные и угловатые семена, низкое прикрепление первого боба и низкую семенную продуктивность, отличались скороспелостью. Они относятся к Абиссинской эколого-географической группе разновидностей – уникальной и эндемичной для Эфиопии. Турецкие образцы характеризуются большим разнообразием по всем изученным признакам, обнаруживая все их градации, описанные в дескрипторах нута. В этом регионе собраны образцы, характерные для западного Средиземноморья, а также для территорий, граничащих с Турцией на востоке. Образцы из первичного и вторичного центров происхождения различались по диапазону изменчивости изученных признаков. Меньшая степень варьирования и примитивность большинства признаков, а также меньшая семенная продуктивность у эфиопских местных сортов по сравнению с турецкими свидетельствует о большей селекционной продвинутой последних. Полезные признаки для селекции имеются в образцах из обоих центров происхождения и разнообразия нута.

Ключевые слова: нут (*Cicer arietinum* L.); центры происхождения; фенотипы; генетические ресурсы растений; изменчивость; факторный анализ; признаки для селекции.

Phenotypic diversity of chickpea (*Cicer arietinum* L.) landraces accumulated in the Vavilov collection from the centers of the crop origin

M.A. Vishnyakova¹✉, M.O. Burlyayeva¹,
S.V. Bulyntsev², E.V. Seferova¹, E.S. Plekhanova³,
S.V. Nuzhdin⁴

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

² VIR's Kuban Branch, Krasnodar region, Russia

³ Peter the Great St. Petersburg Polytechnic University Saint-Petersburg, Russia

⁴ Molecular and Computation Biology, Dornsife College, University of Southern California, Los Angeles, CA 90089

Chickpea (*Cicer arietinum* L.) is the second grain legume for the area of cultivation in the world, and the third for the production. However, modern cultivars of chickpea are typically susceptible to a variety of diseases, and have modest drought tolerance. The improvement of the crop for adaptability could be carried out via introgression of valuable traits genes from old landraces collected in the centers of chickpea origin and diversity: the primary – Turkey and secondary – Ethiopia. The N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (thereafter VIR) preserves 3380 chickpea accessions, with landraces representing over a half of them. Here, the results of analysis of variability of 11 biological, morphological and economic-valuable traits in 1082 chickpea landraces descended from 60 countries are briefly driven. More in detail the sample of 75 landraces from Turkey and 24 landraces from Ethiopia (centres of chickpea origin) which had been sampled there 90 years ago have been studied. We analyzed the phenotypic variability with a treatment of 15 traits. The traits were studied using component analyses. Geographic regularities of certain traits in the studied accessions have been revealed. Ethiopian landraces are relatively homogeneous, belonging mostly to *desi*-type, and having fewer small, dark, and angular seeds, a short maturation period. They belong to the Abyssinian eco-geographical group, absolutely unique

and endemic to Ethiopia. Turkish landraces are characterized by much higher diversity for the majority of phenotypes, covering almost the entire range of traits specified in chickpea descriptors. In this region, together with landraces typical for Turkey, there are those from the western Mediterranean and from the areas bordering with Turkey to the east. Landraces from primary and secondary centers of origin differed on the range of variability of the traits studied. The smaller degree of variation and primitiveness of the most traits and lower seed productivity in Ethiopian landraces in comparison with Turkish ones indicates a greater breeding advancement of the latter. Useful traits for breeding are present in the landraces from both centers of origin and diversity.

Key words: chickpea (*Cicer arietinum* L.); centers of origin; phenotypes; plant genetic resources; variability; component analyses; traits for breeding.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Вишнякова М.А., Бурляева М.О., Булынтцев С.В., Сеферова И.В., Плеханова Е.С., Нуждин С.В. Фенотипическое разнообразие местных сортов нута (*Cicer arietinum* L.) из центров происхождения культуры, сохраняемых в коллекции ВИР. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016; DOI 10.18699/VJ16.18-0

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Vishnyakova M.A., Burlyaeva M.O., Bulyntsev S.V., Seferova E.V., Plekhanova E.S., Nuzhdin S.V. Phenotypic diversity of chickpea (*Cicer arietinum* L.) landraces accumulated in the Vavilov collection from the centers of the crop origin. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016; DOI 10.18699/VJ16.18-0

Нут (*Cicer arietinum* L.) – зернобобовая культура, имеющая большое экономическое значение. Среди зернобобовых культур (не считая сои) она занимает второе место в мире по посевным площадям и третье – по производству (CGIAR. Chickpea). Наряду с другими зернобобовыми культурами нут – источник растительного белка примерно для 30% населения в мире, особенно в странах Юго-Западной Азии и Северной Африки (Afshin et al., 2014).

В Российской Федерации в настоящее время нут стал значимой экспортной культурой, что выражается в росте посевных площадей и расширении ареала возделывания. Питательная ценность нута, семена которого содержат от 14,0 до 31,7% белка и множество необходимых микро-нутриентов (Вишнякова, 2016), делает его перспективной культурой и на внутреннем рынке. В настоящее время в РФ районирован всего 21 сорт нута. Учитывая возрастающий спрос на культуру, необходимо создание новых высоко адаптивных сортов, селекционное улучшение которых должно быть направлено, в частности, на засухоустойчивость, устойчивость к болезням, особенно аскохитозу. Скороспелость является признаком актуальным для многих регионов производства нута.

Известно, что современная селекция значительно сузила историческое разнообразие культивируемого нута (Abbo et al., 2003). Для расширения генетической основы современных сортов необходимо привлечение в селекцию разнообразного исходного материала. В коллекции ВИР, которая служит постоянным источником материала для селекции не только в России, но за рубежом, 3380 образцов нута. Более половины коллекции представляют местные сорта. Это богатый генофонд для поиска высоко адаптивных генотипов. Известно, что местные сорта обычно обладают большей фенотипической и генотипической изменчивостью, чем коммерческие сорта, а также толерантны к биотическим и абиотическим стрессорам

(Veteläinen et al., 2009). Интрогрессия генетического материала из местных сортов в современные коммерческие сорта с помощью маркер-опосредованной селекции может быть радикальным путем их улучшения. Поэтому изучение фенотипической изменчивости местных сортов по ряду селекционно значимых признаков и поиск генов-кандидатов, определяющих эту изменчивость, актуально для понимания динамики селекции в исторической перспективе и расшифровки ее механизмов.

Центром происхождения культуры считают юго-восточную Турцию и примыкающие к ней территории Сирии и Ирана (Harlan, 1992). Полагают, что здесь его впервые стали культивировать и употреблять в пищу 7500–6800 лет до нашей эры в Чайоню (van Zeist, Bottema, 1972) и 5450 лет до н.э. в Хациларе (van der Maesen, 1984). Н.И. Вавилов (1926) считал первичным центром происхождения нута юго-западную Азию и Средиземноморье, а вторичным центром Эфиопию. При этом полагают, что в районе Плодородного полумесяца, в частности в современной Анатолии и восточном Средиземноморье, нут возник во времена Неолита, в то время как в Эфиопии впервые появился в Железном веке (Redden, Berger, 2007).

Согласно Н.И. Вавилову, существует четыре центра разнообразия нута: в Средиземноморье, в Центральной Азии, на Ближнем Востоке и в Индии (Vavilov, 1951). Более современные концепции, которые берут за основу два типа семян, присущие нуту (*desi* и *kabuli*), предлагают различать 5 центров разнообразия культуры: а) бассейн Средиземноморья – для белосемянных форм *kabuli* типа; б) Центральную Азию; в) Западную Азию как вторичный центр для промежуточных форм между *desi* и *kabuli*; г) Индийский субконтинент для окрашенных семян *desi* типа и д) Эфиопию как вторичный центр для *desi* типа (van der Maesen, 1984).

В коллекции ВИР сохраняется уникальный материал – старые местные сорта нута почти вековой давности из центров происхождения. В наше время такие сорта в большинстве своем исчезли из мест своего произрастания в результате замены их современными коммерческими сортами, из-за природных катаклизмов, урбанистических, техногенных и других факторов, стремительно изменяющих современный мир. Старые местные сорта из центров происхождения культуры собраны в экспедициях и привезены российскими учеными.

Цель данной статьи – анализ фенотипического разнообразия местных сортов из центров происхождения нута, проведенный по комплексу признаков растений.

Материал и методы

Материалом для анализа послужила выборка нута из коллекции ВИР, включившая 1082 местных сортов, проанализированных по 11 признакам в течение 1996–2004 г. в Астраханской области (Россия). Эта выборка репрезентативно отражает мировое разнообразие возделывания нута, т.к. включает образцы из 60 стран – производителей этой культуры. В пределах этой выборки были и местные сорта из центров происхождения нута: 63 из Турции и 52 из Эфиопии (Абиссинии).

Более детально 75 образцов из Турции и 24 образца из Эфиопии из коллекции ВИР были изучены по 15 признакам в полевых условиях в 2002–2005 гг. в Сирии (ICARDA) – в районе, расположенном в сравнительной близости к очагам происхождения культуры (табл. 1). Одним из главных признаков дифференциации генофонда нута является тип семян: *desi* и *kabuli*. Семена *desi* типа мелкие, угловатые, имеют окрашенную семенную оболочку от кремового до черного цвета. Семена *kabuli* типа – крупные, округлые, светло окрашенные. Иногда различают и третий тип семян – гороховидный, характеризующийся средними и мелкими семенами и кремовой окраской семенной кожуры (Pundir et al., 1988). Поскольку этот тип отражен не во всех дескрипторах нута, мы ограничились двумя основными: *desi* и *kabuli*.

Турецкие образцы представляют собой экспедиционные сборы П.М. Жуковского 1927 г. Эфиопские образцы собраны Н.И. Вавиловым в 1927 г., а также последующими экспедициями ВИР в 1962 и 1970 гг.

Самая южная точка сбора находилась в Эфиопии в районе Аддис-Абебы (09° 00' N и 38° 45' E), самая северная – на севере Турции в районе г. Кастамону (41° 54' N, 33° 00' E). Восточные пределы сборов: г. Харар Эфиопского нагорья, на высоте 1800 м над у.м. (09° 18' N и 42° 07' E), западные у г. Маниса, расположенного недалеко от побережья Эгейского моря (38° 45' N, 28° 00') в Турции.

Полевую оценку осуществляли в соответствии с Международным дескриптором нута (Descriptors for chickpea..., 1993), по методикам, принятым в ВИРе (Вишнякова и др., 2010) и в Международном институте исследования сельскохозяйственных культур полуаридных тропиков – ICRISAT (Pundir et al., 1988).

Посев в Сирии осуществляли в феврале, уборку в августе. В Астраханской области посев в зависимости от погоды приходился на период 20 апреля – 10 мая, уборка осуществлялась в июле – августе.

Образцы сеяли рендомизированным образом в двукратной повторности. Ширина междурядий 60–70 см, расстояние между семенами 10 см. Анализировали по 6 растений каждой повторности.

Статистический анализ. Расчеты были сделаны с помощью статистического пакета программ Statistica 7.0 для Windows.

Изменчивость структуры взаимосвязей признаков оценивали с помощью факторного анализа. Факторные нагрузки рассчитывались по методу главных компонент и были выражены в коэффициентах корреляций с фактором. Кроме того, были рассчитаны собственные значения для каждого фактора, доля факторов в общей дисперсии и совокупная (кумулятивная) доля извлекаемых факторов. Выбор числа оптимальных факторов осуществляется с помощью Критерия каменистой осыпи (StatSoft Inc, 2013).

Результаты

По результатам оценки в Астраханской обл. 1082 образцов осуществили анализ образцов по географическому происхождению. Для удобства исследования характера изменчивости признаков страны происхождения разделили на 12 групп по принципу географической близости (рис. 1, а). Образцы из Турции и Эфиопии выделили в самостоятельные группы (рис. 1, б). Факторный анализ всех образцов, изученных по 11 признакам (признак принадлежности образцов к группе *desi* и *kabuli* статистически не обрабатывался) в Астраханской области, выявил 3 фактора, описывающих 51% общей изменчивости признаков (табл. 2).

Фактор (F1 – 25.0% дисперсии) выявил положительную взаимосвязь между показателями продуктивности растения, размером семян (массой 1000 шт.) и высотой прикрепления первого боба. В отрицательной связи с этими признаками оказался признак окраски семян. Таким образом, среди изученных образцов растения со светлыми, крупными семенами и высоким расположением бобов над землей отличаются наибольшей продуктивностью.

Фактор (F2 – 15.0% дисперсии) можно назвать фактором характеристики семян. В этом факторе оказались отрицательно зависимыми признаки формы и окраски семенной кожуры. Темноокрашенные семена преимущественно имеют угловатую форму (голова барана), а светлоокрашенные – округлую (голова совы). Следует отметить, что в данном факторе с не очень высокой, но значимой факторной нагрузкой находится признак поражаемости растений аскохитозом.

Фактор (F3 – 11.0% дисперсии) включал в себя признаки: тип куста, период «всходы-созревание», продуктивность растения. Наблюдалась отрицательная взаимосвязь между продолжительностью вегетационного периода и признаками продуктивности растения, а также типом куста.

Интересно отметить, что продуктивность растения связана с двумя факторами: с F1, включающим массу 1000 семян, и с F3, взаимосвязанным с продолжительностью вегетационного периода, что свидетельствует о том, что наиболее продуктивными являются крупносемянные и позднеспелые образцы.

Таблица 1. Изученные признаки

Обозначение признаков		Признаки
Изученных у 1082 образцов в Астраханской обл.	Изученных у 99 образцов в Сирии	
ab		Поражаемость аскохитозом, балл
	byld	Сухая масса растений с семенами и корнями, г
	caw	Ширина проекции растения, см
dflr	dflr	Период всходы – цветение, дни
dmat	dmat	Период всходы – созревание, дни
	fdu	Продолжительность цветения, дни
	fgc	Окраска цветка, балл
grh	grh	Тип куста (стелющийся, раскидистый, прямостоячий), балл
	hi	Уборочный индекс, %
hlp	hlp	Высота прикрепления нижнего (первого) боба, см
	ppp	Число бобов на растении, шт
	ptht	Высота растения (длина главного побега), см
sc		Окраска семян, балл
ssh		Форма семян, балл
sw		Масса 1 000 семян, г
	spp	Число семян с растения, шт.
	styl	Сухая масса растения без семян, г
styp	styp	Тип семян, балл
syld	syld	Масса семян с растения, г
yst		Урожайность семян с делянки, % к стандарту

Поскольку два первых фактора характеризуют большую часть изменчивости признаков, мы рассматривали расположение образцов только в их пространстве (рис. 1, а).

Результаты свидетельствуют, что образцам индийской, восточно-африканской и эфиопской групп присущи мелкие размеры семян, их угловатая форма и темная окраска, а также низкая продуктивность растений. В факторном пространстве на рис. 1, а они расположились вверху справа. При этом образцы из Эфиопии близки к образцам из Индии и обнаруживают сравнительную однородность. По признакам семян это в основном образцы группы *desi*. В противоположной части графика сгруппировались образцы, характеризующиеся светлыми семенами округлой формы и высокой семенной продуктивностью растений – преимущественно *kabuli*. Это образцы из восточной Европы и Средиземноморья. Образцы из Турции, Средней Азии и Кавказа отличались большой вариабельностью по сочетанию исследуемых признаков и образовали в факторном пространстве довольно большое и разреженное облако, объединяющее оба типа семян. На рис. 1, б цветом

выделены только образцы из Турции и Эфиопии для более наглядного обозначения их места в общем генофонде местных сортов в коллекции ВИР.

Поскольку целевым объектом нашего изучения являлись старые местные сорта из мест происхождения нута: Турции (первичный центр) и Эфиопии (вторичный центр), мы осуществили более детальный анализ таких образцов из коллекции ВИР по большему числу селекционно-значимых признаков в условиях Сирии. Там, как отмечено выше, было изучено 75 турецких и 24 эфиопских образцов по 15 признакам (см. табл. 1).

При анализе средних значений и степени варьирования признаков (CV) эфиопские образцы показали более узкие границы изменчивости большинства изученных признаков по сравнению с турецкими. Самыми варьирующими признаками в обеих группах были число семян (CV = 70.4%) и число бобов с растения (CV = 63%) у эфиопских образцов и 62.6% и 62.2% у турецких. Однако такие признаки как окраска и тип семян, продолжительность межфазных периодов “всходы – цветение” и “всхо-

Таблица 2. Факторная структура изменчивости признаков 1 082 местных сортов нута различного географического происхождения

Признаки	Факторные нагрузки главных компонент, $p < 0.05$		
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Окраска семян	0.52	0.69	-0.02
Форма семян (угловатые/округлые)	-0.46	-0.72	-0.21
Тип куста	-0.24	-0.05	-0.43
Высота прикрепления первого боба	-0.63	0.21	-0.39
Масса 1 000 семян	-0.55	-0.36	0.23
Период всходы – цветение	-0.29	-0.13	-0.29
Период всходы – созревание	-0.49	0.27	-0.48
Масса семян с растения	-0.67	0.37	0.50
Урожайность семян с делянки, % к стандарту	-0.75	0.32	0.43
Поражаемость аскохитозом	0.42	-0.43	0.25
Eigenval (собственное значение)	2.75	1.67	1.24
% total variance (процент общей дисперсии, %)	25.0	15.0	11.0
% cumulative proportion of variance (кумулятивный процент дисперсии, %)	25.0	40.0	51.0

ды – созревание”, высота растения были у эфиопских образцов менее вариабельны. Образцы из Эфиопии были более скороспелыми, низкорослыми, с более низким прикреплением нижнего боба по сравнению с турецкими, имели больше бобов и семян с растения при более низкой семенной продуктивности, что свидетельствует о более крупных семенах у турецких образцов (табл. 3).

По форме семян эфиопские образцы на 96 % относились к *desi* типу, в то время как у турецких большая часть – 57 % образцов отнесено к *kabuli*.

Эфиопские образцы имели рыжие, коричневые и черные семена и только один образец из изученных был белосемянным, в то время как у турецких образцов белосемянными были около половины, по 15 % имели семенную кожуру розового и коричневого цвета, остальные представляли весь ранжир остальных окрасок семени, описанных в дескрипторах нута, кроме черной.

Факторный анализ изменчивости 15 признаков турецких и эфиопских образцов при изучении в Сирии выявил 5 факторов описывающих 78.9 % общей дисперсии признаков (табл. 4).

Фактор (F1 – 30.0 % дисперсии) выявил положительную взаимосвязь между показателями сухой массы растения с семенами и без них с высотой растения и высотой прикрепления нижнего боба, окраской цветка и типом семян и отрицательную с уборочным индексом. Этот фактор можно интерпретировать, как фактор вегетативного развития растения или способности к росту и развитию, накоплению массы.

Фактор (F2 – 22.0 % дисперсии) можно назвать фактором потенциальной семенной продуктивности. В этом факторе согласованно изменялись признаки: число бобов на растении, сухая масса растения с семенами, масса и число семян с растения, продолжительность периода «всходы – цветение».

Фактор (F3 – 10.4 % дисперсии) включал в себя признаки: окраска цветка, период «всходы-созревание», тип се-

мян. Его можно условно назвать фактором, выявляющим дифференциацию образцов по типу семян – *desi*, *kabuli*.

Фактор (F4 – 8.8 % дисперсии) объединил с отрицательной взаимосвязью продолжительность периода «цветение» с периодом «всходы-цветение» и высотой прикрепления нижнего боба.

В факторе (F5 – 7.5 % дисперсии) были отрицательно связаны тип куста (стоячий-компактный) и высота (длина) растения. То есть компактные кусты имеют меньшую длину главного побега, чем раскидистые или стелющиеся.

На рис. 2 показано расположение образцов в пространстве первых двух факторов. Видно, что образцы из Турции находятся во всех зонах графика, т.е. характеризуются различными сочетаниями признаков. Образцы из Эфиопии располагаются в левой верхней и средней зоне (кроме одного образца), то есть относятся к темноссемянным, темноцветковым, с низким прикреплением первого боба на растении, с развалистой или стелющейся формой куста.

Таким образом, эфиопские образцы отличаются значительно меньшим разнообразием, мелкими семенами с темной окраской и угловатой формой. Растения низкорослые, с низким прикреплением первого боба и низкой семенной продуктивностью. Турецкие образцы отличаются большим разнообразием по всем изученным нами морфологическим и хозяйственным признакам и обнаруживают все градации признаков, описанных в дескрипторах нута. Среди них встречаются самые продуктивные из изученных по сухой массе растения и по массе семян с растения (семенной продуктивности).

Обсуждение

Существуют различные определения местных сортов, разнообразие которых A. Zeven (1998) вслед за E. Maun (1937) предложил делить на два типа: автохтонные – зародившиеся в данной стране (коренные) и аллохтонные – принесенные из другой местности и адаптировавшиеся к данной. Поскольку анализируемые нами старые мест-

ные сорта собраны в местах происхождения и доместикиции нута, мы относим их к типу автохтонных. Таким сортам приписывают высокую толерантность к биотическим и абиотическим стрессорам, что выражается в их стабильности. Они способны обеспечивать средний уровень урожайности при невысоком уровне агротехники (Mansholt, 1909, цит. по Zeven, 1998). Придание качеств адаптивности современным сортам нута актуально для многих районов его производства. Как многие современные сельскохозяйственные культуры коммерческие сорта нута имеет довольно узкую генетическую основу (Upadhyaya et al., 2008; Abbo et al., 2003). В то же время специалисты отмечают, что гермиплазма нута, хранящаяся в мировых генбанках, используется для улучшения культуры очень ограниченно (Upadhyaya et al., 2002).

В изученной нами выборке местных сортов из первичного и вторичного центров происхождения можно с достаточной степенью определенности отметить тенденцию географической приуроченности некоторых признаков, что находится в полном соответствии с теорией Н.И. Вавилова (2009) о географической закономерности в распределении генов растений. В частности, им выявлено, что в восточным (прииндийским) областям присущи микроформы зернобобовых, в том числе нута, а в Средиземноморье распространены макроформы. Это касается и признаков семян, и вегетативных органов растений. Образцам из Эфиопии, изученным нами, присущи преимущественно мелкие семена *desi* типа, с темной окраской семенной оболочки. Цветки также темно-окрашенные. При этом сравнительно узкие границы изменчивости признаков, отмеченные нами у этих образцов, вступают в противоречие с утверждением о широком разнообразии цветков, бобов, окраски семян и вегетативных органов, варьировании поверхности и формы семян у *desi* (Mogeno, Subero, 1978), подтвержденном неоднократно. В частности, изучение фенотипического разнообразия 1956 образцов из соге-коллекции нута ICRISAT по морфологическим признакам выявило меньшее значение

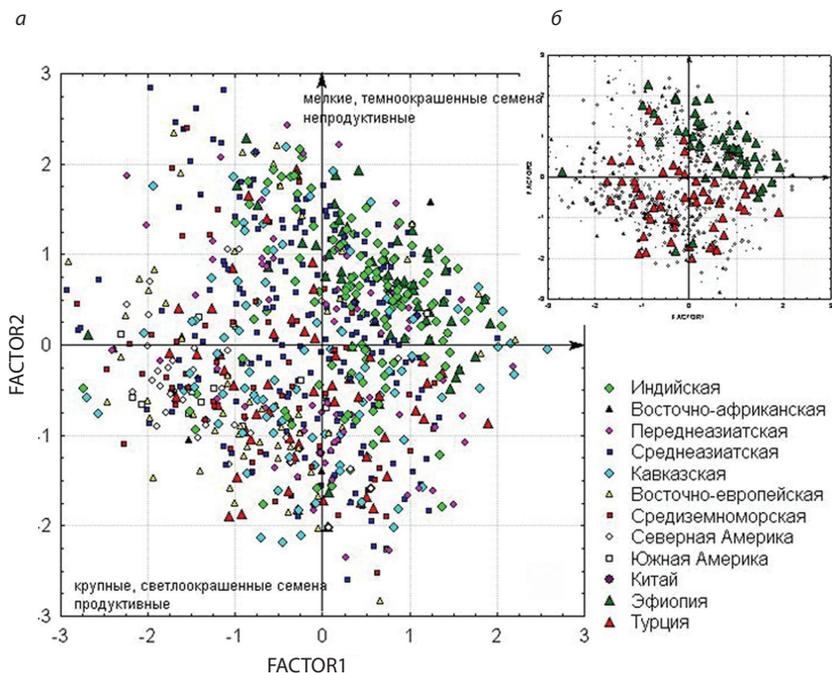


Рис. 1. Распределение образцов в пространстве первых двух факторов (факторные нагрузки рассчитаны для 10 признаков по результатам изучения 1 082 местных сортов нута из коллекции ВИР): а – все изученные группы; б – образцы из Турции и Эфиопии. Цветом обозначены группы, выделенные по происхождению образцов.

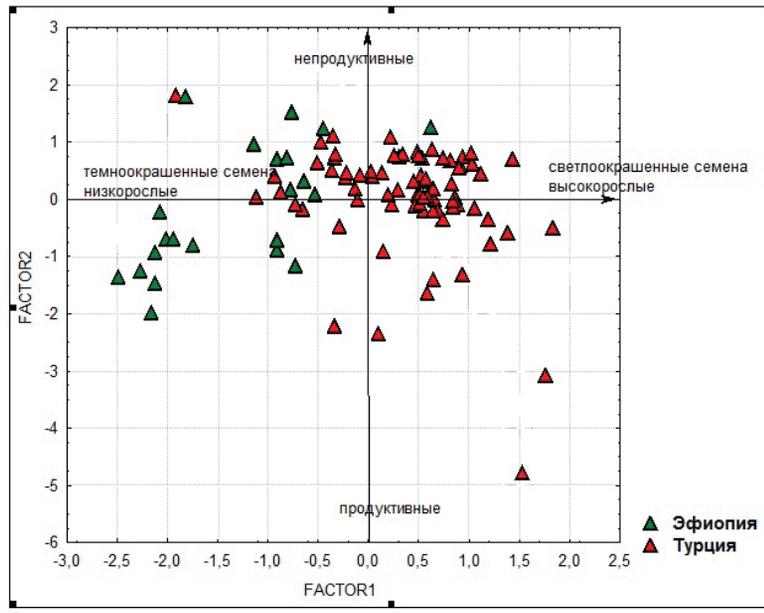


Рис. 2. Распределение образцов из Турции и Эфиопии, изученных в Сирии, в пространстве первых двух факторов.

среднего индекса фенотипического разнообразия у *kabuli* типа (0.1490) по сравнению с *desi* (0.1656). Основной вклад в это различие, подсчитанное по методу М. Johns et al., (1997), вносили значительное ранжирование по окраске цветков, семян и самих растений у *desi* типа по сравнению с *kabuli*, наличие крапчатости кожуры семени и полное отсутствие ее у *kabuli* типа, а также более разнообразная текстура семенной оболочки (Upadhyaya et al.,

Таблица 3. Описательные статистики для образцов из Эфиопии и Турции, изученных в Сирии (15 признаков)

Признаки	Эфиопия				Турция			
	Среднее	min	max	CV, %	Среднее	min	max	CV, %
Период всходы – цветение, дни	108.1	100.0	119.0	5.9	106.4	96.5	140.0	9.1
Ширина проекции растения, см	54.9	39.0	72.0	13.7	63.5	43.5	91.0	13.6
Продолжительность цветения, дни	27.8	18	31	11.0	25.9	9	34	15.6
Высота прикрепления нижнего боба, см	21.0	13.0	30.0	23.1	28.8	20.0	41.0	13.1
Высота растения, см	46.8	40.0	53.0	10.3	54.2	38.0	70.0	12.7
Тип куста, балл	2.5	2.0	3.0	20.5	2.7	1.0	4.0	19.3
Окраска цветка, балл	4.1	4.0	6.0	11.3	5.3	1.0	6.5	20.1
Тип семян, балл	1.0	1.0	2.0	20.4	1.6	1.0	2.0	31.6
Период всходы – созревание, дни	157.1	149.0	166.0	2.6	164.1	129.0	183.0	5.3
Число бобов на растении, шт.	64.5	18.3	147.0	63.0	33.3	12.7	142.0	62.2
Сухая масса растений с семенами и корнями, г	38.2	18.1	51.1	21.9	5.4	1.9	11.6	29.0
Масса семян с растения, г	17.4	6.9	25.8	28.6	20.9	11.4	52.1	33.5
Сухая масса растения без семян, г	20.8	10.7	32.3	27.1	33.5	5.5	65.2	31.9
Уборочный индекс, %	45.5	24.3	59.6	19.4	40.9	26.0	72.1	16.6
Число семян с растения, шт.	81.4	18.0	196.0	70.4	34.1	13.0	145.0	62.6

CV – коэффициент вариации

2002). Интересно, что в нашем исследовании турецкие образцы *desi* типа представлены образцами с большим разнообразием признаков, чем эфиопские.

Объяснение этому противоречию мы видим в следующем. Как известно, географическое распространение *desi* типа более широкое по сравнению с *kabuli*: от восточного Средиземноморья до Центральной Азии и Индийского субконтинента. Распространение генофонда *kabuli* типа ограничено в основном западным Средиземноморьем, где растения *desi* типа практически отсутствуют (Moreno, Cubero, 1978). На большой территории распространения *desi* типа множество различных эколого-географических условий, экологических ниш и проживает значительное число народов. G.Harlan (1992) позиционировал индийский субконтинент как центр разнообразия нута, а van der Maesen (1984) как первичный центр разнообразия *desi* типа.

Эфиопия же, район древней культуры нута (Попова, 1937), длительное время была довольно изолированной страной, далекой от торговых путей и имеющей мало международных контактов. Здесь даже в начале XX века господствовал первобытный характер земледелия. Н.И. Вавилов (1965) отмечал это в числе основных особенностей сельского хозяйства страны. По-видимому, этим и объясняется значительное однообразие образцов нута в этом очаге. Такие признаки как мелко- и темно-семянность, низкое прикрепление нижнего боба, низкая семенная продуктивность, развалистая или стелющаяся форма куста свидетельствуют о низкой селекционной проработке этих форм. Качественные признаки угловатости

семян, темной окраски семян и цветков – признаки дикого типа, имеют доминантное наследование.

Вавилов писал: «В Абиссинии мы встречаемся с таким обилием доминантных форм, как больше нигде в мире». Здесь он нашел темносемянные формы гороха, чечевицы, чины, фиолетовозерную пшеницу, темносемянный кориандр, зерновые с черными остями. В отношении нута он писал: «Среди *Cicer arietinum* и *Vicia faba*, особенно среди первого, часто наблюдаются черносемянные расы, которые абсолютно не известны или крайне редки в Туркестане и на Кавказе» (Вавилов, 2009, С. 73). Он называл Эфиопию центром доминантных генов, откуда на север идет изоляция рецессивов. Известно, что светлая окраска цветков и семян – рецессивное проявление признака.

О малом разнообразии местных сортов нута Эфиопии по сравнению с интродуцированными зарубежным селекционным материалом свидетельствуют и современные молекулярно-генетические данные. При изучении 155 образцов из эфиопской коллекции генетических ресурсов посредством SSR-маркеров у интродуцированных генотипов был выявлен полиморфизм на уровне 70.27% по сравнению с местными сортами разного географического происхождения, в сумме показавшими 36–57% разнообразия (Keneni et al., 2012).

Несмотря на признание большинством ученых Передней Азии центром происхождения нута, и признанной относительной молодости эфиопского нута (Redden, Berger, 2007) по комплексу признаков нут Эфиопии, Индии и Памира следует признать наиболее древним (Попова, 1937). Основываясь на изменчивости признаков и характере распространения двух типов нута, многие

Таблица 4. Факторная структура признаков 99 образцов нута из Эфиопии и Турции

Признаки	Факторные нагрузки главных компонент, $p < 0.05$				
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4	Фактор 5
Продолжительность цветения, дни	-0.20	-0.24	-0.18	0.77	0.30
Период всходы – цветение, дни	-0.05	-0.73	0.29	-0.42	0.02
Ширина проекции растения, см	0.52	-0.03	-0.11	0.37	0.21
Высота прикрепления нижнего боба, см	0.76	0.01	-0.29	-0.40	0.17
Высота растения, см	0.67	-0.31	-0.27	-0.20	0.37
Тип куста, балл	0.11	-0.26	-0.02	0.22	-0.77
Окраска цветка, балл	0.66	0.20	0.57	0.13	-0.06
Тип семян, балл	0.64	0.18	0.66	0.17	-0.06
Период всходы – созревание, дни	0.47	-0.36	0.55	-0.06	0.21
Число бобов на растении, шт.	-0.45	-0.78	0.16	0.12	0.17
Сухая масса растений с семенами и корнями, г	0.69	-0.55	-0.24	0.08	-0.20
Масса семян с растения, г	0.32	-0.77	-0.21	-0.03	-0.20
Сухая масса растения без семян, г	0.81	-0.32	-0.19	0.19	-0.11
Уборочный индекс, %	-0.56	-0.40	0.07	-0.19	-0.18
Число семян с растения, шт.	-0.53	-0.72	0.21	0.13	0.18
Eigenval (собственное значение)	4.45	3.24	1.56	1.32	1.13
% total variance (процент общей дисперсии, %)	30.00	22.00	10.40	8.80	7.50
% cumulative proportion of variance (кумулятивный процент дисперсии, %)	30.00	52.00	62.40	71.40	78.90

исследователи считают *desi* более примитивным (Singh, 1997; Godwa et al., 1987; Pearman, 2005 и др.). Возможно, компромиссным решением этого вопроса можно считать более дифференцированную систему центров разнообразия нута, предложенную van der Maesen (1984), в которой индийский субконтинент считается первичным центром разнообразия *desi* типа, а Эфиопия – его вторичным центром.

Среди изученных турецких образцов соотношение *desi* и *kabuli* типов было 43:57 %, то есть последний преобладал. Преобладали образцы с белыми семенами. Остальные имели розовую, рыжую, светло-коричневую и коричневую семенную кожуру. Вегетационный период турецких образцов при посеве в Сирии был в среднем на 7 дней дольше, чем у эфиопских (см. табл. 3). При этом, однако, границы этого признака у турецких местных сортов гораздо шире, чем у эфиопских.

Во время своей экспедиции по Турции в 1927 г. П.М. Жуковский отмечал, что нут в этой стране возделывался повсеместно и являлся общенациональным повседневным продуктом. Здесь наблюдалось исключительное сортовое разнообразие нута, характерное и для ряда других зернобобовых: вики, отчасти чечевицы и коровьего гороха. Он отметил две особенности в характере культурных растений Турции того времени: 1) их формирование происходило на стыке двух географических, экологически различных областей – юго-западно-азиатской и средиземноморской; 2) они носили след древней селекции, искусственного отбора, то есть местное население сыграло заметную роль в облагораживании культурных

растений таких как нут, горох, бобы, чечевица, коровий горох и ряд зерновых (Жуковский, 1933).

Рассмотрим наши данные в соответствии с эколого-географической классификацией вида *C. arietinum*, созданной в ВИРе (Попова, 1937).

В пределах вида *C. arietinum* выделено 46 разновидностей, более половины которых – 29 – были обнаружены в Турции (Попова, Павлова, 1933). Разновидности, определяемые главным образом по признакам семян, цветков и бобов, объединяются в эколого-географические группы разновидностей, которые в экологическом значении соответствуют экотипам и имеют географическое название, связанное с ареалом.

Все образцы, имеющиеся в коллекции ВИР с территории Абиссинии, классифицированы как разновидности одной – абиссинской эколого-географической группы, совершенно своеобразной и эндемичной для Эфиопии. Этой группе наряду с описанными нами признаками семян, низкорослости растений, низкого прикрепления первого боба и низкой продуктивности, присущи полусомкнутые кусты, мелкие бобы, требовательность к теплу как на ранних фазах развития, так и при созревании. Для растений характерна нейтральная реакция на фотопериод. В целом отмечена слабая дифференциация группы (Попова, 1937).

Мы склонны считать, что единственный образец *kabuli* типа, встретившийся нам в выборке старых местных сортов из Эфиопии – заносный, аллохтонный.

Образцы, собранные П.М. Жуковским на территории Турции, классифицированы ранее следующим образом: кроме группы собственно турецких разновидностей отмечены формы, относимые к испанской и афганской

группам разновидностей (Попова, 1937). Турецкая группа отличается средними значениями размеров вегетативных органов, крупными семенами, высокой продуктивностью растений, устойчивостью к холоду на первых фазах и требовательностью к теплу при созревании. Афганские разновидности, пришедшие в Турцию с востока, более позднеспелые, с более мелкими светлыми, реже темными и округлыми, реже угловатыми семенами. Продуктивность растений – средняя. Эту группу отличает устойчивость к засухе. Для обеих групп характерна сомкнутость куста. Представители испанской группы разновидностей, собранные в западной части Турции, обладают крупными и светлыми округлыми семенами, крупными размерами вегетативных органов и бобов, светлыми цветками. Группа среднеспелая, среднеустойчивая к засухе, требовательная к теплу. Как отмечено выше, у изученных нами турецких образцов отмечен практически весь спектр признаков, указанных в дескрипторах нута. То есть Турция к нач. XX в. была средоточием форм нута, присущим как западному, так и восточному Средиземноморью, включая формы из районов, близких к Центральной и Средней Азии, а именно из Ирана и Афганистана, то есть относились преимущественно к аллохтонным формам.

Эти особенности наглядно отражаются в изученной нами выборке турецких местных сортов. В связи с их формообразованием в различных экологических условиях, привнесением в страну средиземноморских и афганских форм, наличием примитивной селекции в различных регионах, которые имели ограниченные взаимодействия, и возникло большое разнообразие турецкого генофонда местных сортов нута. Эфиопские местные сорта, будучи представителями автохтонной культурной флоры и эндемиками, произрастали на Эфиопском нагорье, в сравнительно однородных почвенно-климатических условиях, практически не подвергались влиянию человека, поэтому вариабельность их признаков была значительно ниже.

Сравнительно высокая изменчивость признаков у турецких местных сортов нута отмечена и в современных исследованиях посредством AFLP-маркирования (Talebi et al., 2008).

Таким образом, богатое фенотипическое разнообразие старых местных сортов из центров происхождения нута, свидетельствует о том, что и на современном этапе селекции культуры они могут быть ценными источниками признаков скороспелости (эфиопские образцы), высокой продуктивности, крупности семян, устойчивости к засухе (турецкие образцы разных эколого-географических групп).

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект №16-16-00007).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. Тр. по прикл. бот. и сел. 1926;16:1-248.

- Вавилов Н.И. Советская экспедиция в Абиссинию. Академик Н.И. Вавилов. Избранные труды. 1965;V:740-751.
- Вишнякова М.А. Коллекция ВИР как основа для расширения горизонтов селекции зернобобовых культур. Зернобобовые и крупяные культуры. 2016;2:5-12.
- Вишнякова М.А., Буравцева Т.В., Булынец С.В., Бурылева М.О., Семенова Е.В., Сеферова И.В., Егорова Г.П., Герасимова Т.В., Другова Е.В. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых ВИР: пополнение, сохранение и изучение. Методические указания. 2010. СПб, ВИР.
- Жуковский П.М. Земледельческая Турция. (Азиатская часть – Анатолия). Ред. Н.И. Вавилов. 1933. М. – Л., Сельхозгиз.
- Попова Г.М. Нут. Культурная флора. Т. 4. Ред. Е.В. Вульф. 1937. М.-Л.:23-71.
- Попова Г.М., Павлова А.М. Нут в Турции. В кн.: Жуковский П.М. Земледельческая Турция. (Азиатская часть – Анатолия). Ред. Н.И. Вавилов. 1933. М. – Л., Сельхозгиз: 310-347.
- Abbo S., Berger J., Turner N.C. Evolution of cultivated chickpea: four bottlenecks limit diversity and constrain adaptation. *Funct. Plant Biol.* 2003;30:1081-1087.
- CGIAR. Chickpea. Available at: <http://www.cgiar.org/our-strategy/crop-factsheets/chickpea>.
- Descriptors for chickpea (*Cicer arietinum* L.) IBPGR, ICRISAT, ICAR-DA, ROME 1993.
- Gowda C.L.L., Rao B.V., Chopra S. Utility of desi × kabuli crosses in chickpea improvement. *Int. Chickpea Newsl.* 1987;17:4-6.
- Harlan J.R. Crops and man. *Amer. Soc. Agron. Crop. Sci. Soc. Am., Madison.* 1992.
- Johns M.A., Skroch P.W., Nienhuis J., Hinrichsen P., Bascur G., Munoz-Schick C. Gene pool classification of common bean landraces from Chile based on RAPD and morphological data. *Crop. Sci.* 1997;37:605-613.
- Keneni G., Bekele E., Imtiaz M., Dagne K., Getu E., Assefa F. Genetic Diversity and Population Structure of Ethiopian Chickpea (*Cicer arietinum* L.) Germplasm Accessions from Different Geographical Origins as Revealed by Microsatellite Markers. *Plant Molecular Biology Reporter.* 2012;30:654-665.
- Maesen van der, L.J.G. Taxonomy, distribution and evolution of chickpea. In: Witcombe, J.R. and Erskine W. (eds) *Genetic Resources and Their Exploitation-Chickpeas, Faba Beans and Lentils.* Martinus Nijhoff/Junk, The Hague, The Netherlands, 1984;95-104.
- Mansholt U.J. Van Pesch Plantenteelt, beknopte handleiding tot de kennis van den Neederlandschen landbouw. 1909. 3rd. rev. edn., pt. 2. Plantenteelt. Zwolle, The Netherlands.
- Mayr E. Alpine Landsorten in ihrer Bedeutung für die praktische Züchtung. *Forschungsdienst* 1937;4:162-166.
- Moreno M.T., Cubero J.I. Variation in *Cicer arietinum* L. *Euphytica.* 1978;27:465-485.
- Pearman G. Nuts, Seeds and Pulses. In: *The Cultural History of Plants.* Prance C. and Nesbitt M. eds. Routledge, New York. 2005;133-153.
- Pundir R.P.S., Reddy K.N., Mengesha V.Y. ICRISAT Chickpea Germplasm Catalog: Evaluation and Analysis. ICRISAT, Patancheru, India. 1988.
- Redden R.J., Berger J.D.. History and origin of Chickpea. In: Yadav S.S., Redden R., Chen W., Sharma B., editors. *Chickpea Breeding & Management.* CABI, Wallingford, UK. 2007;1-13.
- Singh K.B. Chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Field Crop. Res.* 1997;53:161-170.
- StatSoft Inc, 2013. *Electronic Statistics Textbook.* Tulsa, OK: StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.com/textbook/>.
- Talebi R., Naji A.M., Fayas F. Geographical patterns of genetic diversity in cultivated chickpea (*Cicer arietinum* L.) characterized by amplified fragment length polymorphism. *Plant Soil Environ.* 2008;54:447-452.
- Upadhyaya H., Ortiz R., Bramel P., Singh S. Phenotypic diversity for morphological and agronomic characteristics in chickpea core collection. *Euphytica.* 2002;123:333-342.

- Upadhyaya H.D., Dwivedi S.L., Baum M., Varshney R.K., Udupa S.M., Gowda C.L., Hoisington D., Singh S. Genetic structure, diversity, and allelic richness in composite collection and reference set in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *BMC Plant Biology*, 2008. DOI 10.1186/1471-2229-8-106.
- van Zeist W., Bottema S. Vegetation history of the eastern Mediterranean and the near east during the last 20,000 years. In Bintliff J.L. and van Zeist W. (eds) *Paleoclimates, Palaeoenvironments and Human Communities in the Eastern Mediterranean Region in Later Prehistory*. British Archeological Reports, International Series 133. 1972.
- Vavilov N.I. Geographical regularities in the distribution of the genes of cultivated plants. *Comparative Cytogenetics*. 2009;3:71-78.
- Vavilov N.I. The origin, variation immunity and breeding of cultivated plants. *Chronica Botanica*, 1951;13:1-366.
- Veteläinen M., Negri V., Maxted N. European landraces on farm conservation, management and use. *Biodiversity Technical Bulletin*. 2009; 15. Biodiversity International, Rome, Italy.
- Zeven A.C. Landraces: a review of definitions and classifications. *Euphytica*.1998;104:127-139.