

**СВЯЗЬ ВЕЛИЧИНЫ ГЕНОМА  
С РАЗМЕРАМИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЁРЕН И СОПРЯЖЁННЫМИ  
ХАРАКТЕРИСТИКАМИ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ  
У ТРИБЫ ВИКОВЫХ (ФАБЕАЕ: ФАБАСЕАЕ)**

*А.А. Синюшин*

**Sinjushin A.A.** CORRELATIONS OF GENOME SIZE WITH SIZES OF POLLEN GRAINS AND SOME ASSOCIATED REPRODUCTIVE CHARACTERISTICS IN TRIBE FABEAE (FABACEAE).

Analysis of effect of genome size (C-value) on sizes of pollen grains together with some other markers of reproductive strategy was conducted in tribe Fabeae of family Fabaceae (Leguminosae). A comparatively weak correlation between C-value and sizes of pollen grain was found which, however, does not seem determinant in evolution of reproduction in this taxon. A link between DNA content and duration of life cycle was also revealed. Annual species of *Lathyrus* have comparatively large average C-values while perennials have smaller or larger genomes. An inversed relation is characteristic for genus *Vicia*. A genome size seemingly affects the reproductive strategy of tribe Fabeae but this influence is conditioned by life duration.

**Keywords:** *Lathyrus*, *Vicia*, pollen–ovule ratio, life cycle, pollination, reproductive biology, C-value.

Семейство Бобовые (Fabaceae Lindl. s.s., Leguminosae Juss.) является третьим по величине семейством покрытосеменных растений. Для этого таксона характерно практически повсеместное распространение по планете и большое разнообразие жизненных форм. Это семейство также является рекордсменом по числу окультуренных представителей (Harlan, 1992). Всё перечисленное делает описываемую группу интересным объектом для изучения экологии и эволюции растений, а также биологии развития.

Триба Виковых (Vicieae или Fabeae) относится к высокоспециализированным Бобовым, входящим в так называемую кладу, лишённую обращённого повтора хлоропластной ДНК (Inverted Repeat-Lacking Clade, IRLC) (Wojciechowski et al., 2004). В состав трибы входят роды Чина (*Lathyrus*, около 150 видов), Вика (*Vicia*, около 150 видов), Горох (*Pisum*, 2 вида), Чечевица (*Lens*, 3–5 видов) и Вавиловия (*Vavilovia*, 1 вид) (Schaefer et al., 2012). Современные представления о филогенетических отношениях внутри трибы основаны на молекулярных данных и отчасти полемичны по отношению к традиционной системе. Например, предлагается включить род *Pisum* в состав рода *Lathyrus*, который в противном случае оказывается парафилетическим (Schaefer et al., 2012). Есть и более «дробное» представление о родах в трибе, число которых увеличивают до одиннадцати (Станкевич, Репьёв, 1999). Далее мы будем говорить о пяти родах, перечисленных выше.

К Виковым относят целый ряд видов, имеющих важное хозяйственное значение (*P. sativum*, *V. faba*, *V. sativa*, *V. hirsuta*, *L. sativus*, *L. culinaris* и др.), в том числе древнейшие из возделываемых культур (горох, вика). Кроме того, представители трибы населяют преимущественно внетропические широты, что делает их легкодоступными для изучения. Горох посевной (*P. sativum*) является старейшим модельным объектом генетики. Все перечисленные причины объясняют тот факт, что литература, посвящённая систематике, морфологии и изменчивости предста-

вителей Fabaeae, очень обширна. Очень подробный обзор её можно найти в монографии А.К. Станкевич и С.И. Репёва (1999). Одно из направлений изучения обсуждаемой группы – её палинологическая характеристика. Доступны многочисленные описания пыльцевых зёрен и иных характеристик цветка у представителей Виковых (Tosheva, Tonkov, 2005; Güneş, 2012 и мн. др.). Свой вклад в изучение палинологии Fabaeae – возможно, исторически один из первых – внёс и Г.П. Гапочка, посвятивший электронно-микроскопическому исследованию пыльцы видов этой трибы диссертационную работу и ряд статей (Гапочка, 1974а, б; Гапочка, Чамара, 1972, 1982 и др.).

Одна из интересных особенностей трибы Fabaeae – высокое (рекордное в семействе) содержание ДНК в ядре (Bennett, Leitch, 2012). Для Виковых при этом характерно небольшое число хромосом ( $2n = 10-14$ ); полиплоидия редка, как и вообще в семействе. Разброс значений количества ДНК в пределах трибы также значителен. Так, в роде *Vicia* он составляет от 1,83 пг ДНК на гаплоидный геном у *V. lunata* до 13,33 пг у *V. faba* (Bennett, Leitch, 2012), не включая в рассмотрение случаи полиплоидии. Сочетание столь значительного варьирования размера генома (C-value) со стабильным числом хромосом связано с амплификацией повторов и мобильных генетических элементов (например, Navrátilová et al., 2003; Macas et al., 2015). Иными словами, укрупнение генома Виковых в основном происходит не путём дубликации генов, а посредством увеличения числа некодирующих последовательностей. Это хорошо согласуется с наблюдениями, сделанными для высших растений в целом (Flavell et al., 1974).

Увеличение содержания ДНК в ядре не может не оказывать влияния на жизнедеятельность клетки и организма в целом. Этот процесс имеет два очевидных последствия. С увеличением C-value удлиняется время репликации ДНК и, следовательно, длительность клеточного цикла (Francis et al., 2008). Кроме того, в силу постоянства ядерно-цитоплазматического соотношения, большой геном предполагает крупное ядро, которому будет соответствовать клетка большего размера. Поэтому логично ожидать, что от содержания ДНК в ядре будет зависеть морфология структур, размер которых сопоставим с размером одной клетки. В своей работе, ставшей классической, Bennett (1972) указал, что ДНК влияет на процесс развития двумя способами. Первый – непосредственно в качестве матрицы для синтеза белков, регуляторных РНК и т.д. Второй – за счёт физико-химических особенностей, связанных с массой ДНК в клетке. Для обозначения свойств ядра, которые влияют на фенотип *независимо от информационного содержания*, Bennett (1972) предложил термин «нуклеотип». Едва ли можно считать этот термин удачным: он сочетает латинский и греческий корни и лексически дублирует куда более традиционное понятие «кариотип». Однако идея о связи размера генома со структурно-функциональными характеристиками организма оказалась плодотворной.

Была показана связь количества ДНК с размерами клеток у позвоночных (Olmo, 1983), в частности, с размерами эритроцитов (Gregory, 2001); с размерами устьиц и вообще эпидермальных клеток у растений (Beaulieu et al., 2008; Hodgson et al., 2010). Связь между размерами генома и пыльцевых зёрен оказалась существенно менее линейной, что затрудняет реконструкцию C-value у ископаемых растений (Knight et al., 2010). Корреляция C-value с длительностью жизненного цикла у растений была подчёркнута ещё Bennett (1972). Средний размер генома

возрастает в следующем ряду: эфемеры – однолетники и факультативные многолетники – облигатные многолетники (Bennett, 1972).

Настоящая работа посвящена анализу связи размеров пыльцевых зёрен (и некоторых сопряжённых характеристик) и содержания ДНК в ядре у представителей трибы Виковых семейства Бобовых. Необычно (в масштабах семейства) большие геномы представителей этого таксона не могут не оказывать влияния на морфологию, морфогенез и экологию группы. Представляемые результаты носят предварительный характер и, несомненно, подлежат дополнению для получения более точной картины. Помимо фундаментальной проблемы роли «клеточного типа» в эволюции, этот материал в перспективе может быть использован в практических целях, так как триба Виковые имеет большой хозяйственный потенциал.

### Материалы и методы

В качестве материала были использованы виды трибы Виковых, перечисленные в табл. 1. В литературе доступны описания пыльники многих представителей Виковых, однако при беглом просмотре оказалось, что этот материал не может быть сведён в единый массив данных из-за различных методик предобработки, использованных авторами. Подобная неоднородность существенно затрудняет сопоставление данных (Mooge et al., 1991). В различных публикациях приведены результаты измерений, выполненных при электронной микроскопии, при световой микроскопии с подготовкой ацетоллизным методом и без предварительной обработки (на свежесобранном материале). Поэтому для настоящей работы материал был подготовлен единым образом с использованием щелочного метода (Mooge et al., 1991). Цветки и соцветия высушивали в бумажных конвертах или фиксировали в 70%-ном растворе этанола. Пыльники или дистальные части лодочек с пыльцой помещали в 1 мл 10%-ного раствора гидроксида натрия в пластиковые микроцентрифужные пробирки объёмом 1,5 мл. Пробирки выдерживали в термостате при 95°C в течение 15 мин., затем центрифугировали (10 мин., 13 тыс. оборотов в минуту), супернатант сливали, осадок промывали дистиллированной водой, центрифугировали, сливали супернатант, повторяли промывку. Осадок высушивали в термостате и добавляли глицерин.

Визуализацию и фотографирование пыльцевых зёрен проводили на временных препаратах под микроскопом Nikon Eclipse Ci с помощью камеры Nikon DS-Vi1 (Nikon, Япония) и соответствующего программного обеспечения. Измерения проводили с помощью пакета ImageJ 1.45m (National Institutes of Health, США). В каждом образце измеряли полярную ось и экваториальный диаметр как минимум у 40 пыльцевых зёрен.

У ряда видов определяли несколько дополнительных параметров. В качестве показателя размера цветка выбрали длину окружности чашечки. Чашечку удаляли с полностью раскрывшимися цветками (не менее десяти), разворачивали на предметном стекле, фотографировали и измеряли с помощью программы ImageJ. Число семязачатков подсчитывали в плодолистиках или развивающихся бобах минимум у 10 цветков. Количество пыльцы оценивали, используя световую микроскопию. Чтобы учесть возможную гетерогенность пыльников в разных кругах, брали по три пыльника из внутреннего и наружного кругов андрцея (предпочтительно из разных цветков). Пыльник раздавливали в капле ацетокармина и подсчитывали число пыльцевых зёрен во всём препарате. Количество пыльцы в цветке подсчитывали как  $5 \times$  (среднее число в наружном круге + среднее число во внутреннем круге).

Таблица 1

## Виды, использованные в работе, и их происхождение

Вид	Место сбора
<i>Lathyrus tuberosus</i> L.	г. Москва, поселение Внуковское
<i>L. pratensis</i> L.	Московская обл., Одинцовский р-н, пос. Дубки
— " —	Московская обл., Одинцовский р-н, Звенигородская биостанция им. С.Н. Скадовского (ЗБС)
<i>L. sylvestris</i> L.	— " —
<i>L. vernus</i> (L.) Bernh.	— " —
<i>L. odoratus</i> L.	Культивируемое; репродукция ЗБС
<i>L. sativus</i> L.	Армения, г. Ереван, Ботанический сад, коллекционный участок «Флора и растительность Армении»
<i>L. aphaca</i> L.	— " —
<i>L. miniatus</i> M. Bieb. ex Steven	Армения, Вайоцзорская обл., окрестность с. Чива
<i>L. inconspicuus</i> L.	— " —
<i>L. maritimus</i> (L.) Fr.	г. Петропавловск-Камчатский, побережье Авачинской губы
<i>L. palustris</i> L.	Камчатка, дорога от г. Елизово до пос. Термальный
<i>L. ochrus</i> DC.	Коллекция кафедры генетики биологического факультета МГУ; репродукция ЗБС
<i>Vavilovia formosa</i> (Stev.) Fed.	Армения, Сюникская обл., окр. горы Ухтасар (3305–3453 м. над у.м.)
<i>Pisum sativum</i> L. cv. Frisson	Культивируемое; репродукция ЗБС
<i>Vicia sepium</i> L.	Московская обл., Одинцовский р-н, пос. Дубки
— " —	ЗБС
<i>V. sylvatica</i> L.	— " —
<i>V. tetrasperma</i> (L.) Schreb.	— " —
— " —	Нижегородская область, Арзамасский р-н, окрестность с. Пустынь
<i>V. hirsuta</i> (L.) Gray	ЗБС
<i>V. cracca</i> L.	— " —
— " —	Московская обл., Одинцовский р-н, пос. Дубки
<i>V. hyrcanica</i> Fisch. & C.A. Mey.	Армения, Вайоцзорская обл., пос. Чива
— " —	Армения, г. Ереван, Ботанический сад, коллекционный участок
<i>V. narbonensis</i> L.	— " —
<i>V. peregrina</i> L.	— " —
<i>V. villosa</i> Roth	— " —
<i>V. pannonica</i> Crantz	— " —
<i>V. lutea</i> L.	— " —
<i>V. tenuifolia</i> Roth	— " —
— " —	Армения, Ширакская обл., окр. с. Амасия
<i>V. faba</i> L. cv. Русские чёрные	Культивируемое; репродукция ЗБС
<i>Lens culinaris</i> Medik. k1733 (по каталогу ВИР)	— " —

У мелкоцветковых видов (*V. hirsuta*, *L. culinaris*) подсчитывали общее число пыльцевых зёрен в 3–4 цветках. Разницу в фертильности не учитывали.

Данные о размерах геномов были взяты из базы Plant DNA C-values Database (Bennett, Leitch, 2012) и из публикаций (Ochatt, 2008; Ochatt et al., 2016).

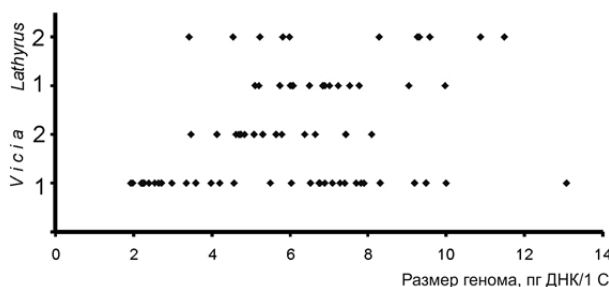
Статистическую обработку полученных данных выполняли с помощью программ Microsoft Excel (Microsoft, США) и Statistica 12 (StatSoft, США).

### Результаты и обсуждение

Характеристики видов, полученные в ходе работы, приведены в Приложении.

#### Размер генома и длительность жизненного цикла у Виковых

Пожалуй, наиболее интересный результат был получен при сопоставлении доступных данных о размере генома и длительности жизненного цикла у Виковых (рисунок). Из 41 вида чины многолетники характеризуются или большим (8,28–11,48 пг ДНК на гаплоидный геном), или малым (3,43–5,98 пг) размером генома, в то время как однолетники имеют средние размеры генома (5,10–9,98 пг). У вики (51 вид) ситуация обратная: малые (1,98–4,58 пг) или большие (5,50–13,08 пг) размеры генома характерны для однолетников, многолетники имеют средние значения (3,48–8,08 пг). Выделенные интервалы отчасти перекрываются (см. рисунок), но зависимость очевидна. Горох (однолетник; геном размером 4,88 пг/1 С) и вавиловия (многолетник; 2,37 пг/1 С) в этом смысле тяготеют к своему ближайшему филогенетическому окружению, т.е. к видам рода *Lathyrus*. Чечевица (однолетник; 4,20 пг/1 С) оказывается ближе к *Vicia*, что также не противоречит имеющимся филогенетическим представлениям (Schaefer et al., 2012).



**Рис.** Связь размера генома с длительностью жизненного цикла:  
1 – однолетники, 2 – многолетники

Подобная корреляция выглядит неслучайной. Для растения с большим геномом может оказаться адаптивно выгодным или завершить жизненный цикл за один сезон (сведя, таким образом, онтогенез к небольшому числу клеточных делений), или, напротив, в течение первого года жизни сформировать корневище или иной многолетний орган и перейти к цветению во второй и последующий годы. Как мы видим, в роде *Lathyrus* реализованы оба варианта. Вопрос о том, каким механизмом управляется «переключение» между возможными стратегиями, остаётся открытым. Эта тенденция отчасти противоречит заключениям Bennett (1972) о том, что крупные геномы более характерны для многолетников. У бобов (*V. faba*), для которых характерна внутривидовая изменчивость по количеству ДНК в ядре, показана отрицательная корреляция между содержанием ДНК (C-value) и митотическим индексом; у форм с высоким содержанием ДНК вегетативная масса ниже (Minelli et al., 1996).

*Размер генома и репродуктивные характеристики*

Как и предполагалось, была обнаружена статистически значимая связь размеров пыльцевых зёрен (особенно экваториального диаметра) с количеством ДНК в ядре (табл. 2), хотя и не очень сильная. Так, самые крупные пыльцевые зёрна (53,55×40,47 мкм) в изученной выборке были найдены у *L. odoratus* (см. Приложение), имеющего далеко не самый большой геном (7,78 пг). При сравнении видов с наиболее сильно расходящимися по размеру геномами оказывается, что семикратной разнице в C-value соответствует различие в длине полярной оси, составляющее примерно 1,3 раза. Можно заключить, что размер пыльцевых зёрен в изучаемой группе связан с размером генома (что предсказуемо), но едва ли это имеет решающее значение в определении репродуктивной стратегии вида.

Таблица 2

**Корреляции между изученными параметрами**

	C-value, пг/1°C (64)	Полярная ось, мкм (32)	Эквато- риальный диаметр, мкм (32)	Число семя- зачатков на цветок (O) (12+33)	Число пыльцевых зёрен на цветок (P) (8+33)	P/O ratio (8+33)
Полярная ось, мкм	0,388*					
Экваториальный диаметр, мкм	0,495**	0,701**				
Число семязачатков на цветок (O)	0,041	0,050	0,283			
Число пыльцевых зёрен на цветок (P)	0,262	0,900*	0,900*	0,540**		
P/O ratio	0,260	–	–	0,136	0,846**	
Окружность чашечки, мм (10)	0,333	0,643	0,714	0,250	0,535	0,607

**Примечание.** Приведены значения коэффициента корреляции Спирмена, указана достоверность (\* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ). В заголовках столбцов и строк в скобках приведено число образцов, охарактеризованных по данному параметру. Подчёркнуты числа образцов, характеристики которых заимствованы из работ (Навасардян, Меликова, 2003, 2004, 2008; Навасардян и др., 2003; Ortega Olivencia et al., 1997; Galloni et al., 2007).

Немаловажно, что для всех видов, у которых были проанализированы по два образца из разных популяций (*L. pratensis*, *V. tetrasperma*, *V. cracca*, *V. hircanica*, *V. tenuifolia*), отмечены внутривидовые различия в размерах пыльцевых зёрен (см. Приложение). Характер этих различий неодинаков: для всех вик, кроме *V. tenuifolia*, внутривидовые различия в длинах полярной оси и экваториального диаметра достоверны (критерий Манна – Уитни,  $p < 0,01$ ), у *V. tenuifolia* достоверно различались только значения длины экваториального диаметра ( $p < 0,05$ ), а у *L. pratensis* – полярной оси ( $p < 0,01$ ). Интерпретация подобной картины затруднительна. С одной стороны, она может быть связана с межпопуляционными различиями в размере генома. Для некоторых видов подобные различия были подтверждены – например, на межсортовом уровне у гороха и бобов (Cavallini, Natali, 1990; Ceccarel-

li et al., 1995), в разных популяциях чины (Nandini, Murray, 1997). В этом смысле использование в качестве параметра значений C-value, приведённых в базе данных (Bennett, Leitch, 2012), является довольно смелым допущением. Для получения более корректных результатов следует оценивать размер генома у каждого конкретного образца параллельно с описанием его по другим параметрам. Существует, впрочем, более сдержанная точка зрения на масштабы внутривидовой изменчивости по размеру генома (Greilhuber, 1998).

Можно предполагать и существование генетических факторов, определяющих размер пыльцевых зёрен и не связанных с размером генома. Имеющиеся данные по другим видам, включая Бобовые, указывают на наследуемость размеров пыльцевых зёрен (Montes-Rojas, White, 1996; Sarkissian, Harder, 2001), хотя сложно однозначно утверждать, что речь не идёт о наследовании количества ДНК. К подобному заключению приводит, например, сделанное авторами работы (Sarkissian, Harder, 2001) наблюдение, что отбор на более крупные пыльцевые зёрна приводит к укрупнению цветков, удлинению столбика и изменениям в других размерных характеристиках. Так или иначе, существование генов, влияющих на размер пыльцевых зёрен, должно существенно затруднять сравнение этого показателя у разных популяций и видов.

Аналогично, представляются плохо сводимыми в общий массив данных результаты подсчётов числа пыльцевых зёрен, числа семязачатков и отношения первого ко второму (P/O ratio), полученные разными авторами для разных регионов. Различия между получаемыми показателями могут быть связаны с генотипом, условиями произрастания, погодными особенностями сезона, межпопуляционными различиями в размерах генома, положением цветка/соцветия в системе побегов. Из практики селекционной работы хорошо известно, что различными по крупности семян и выполненности боба могут быть разные продуктивные узлы на однолетнем побеге (Кондыков и др., 2006). Е.М. Навасардян и Т.С. Меликова (2004) указывают на достоверные различия в числе семязачатков, количестве пыльцы и P/O ratio в разные годы у двух однолетних видов чины. Размеры цветка и пыльцевых зёрен могут различаться в зависимости от положения цветка в соцветии (например, Cruzan, 1990). Таким образом, мета-анализ с привлечением данных из разных публикаций заведомо будет носить лишь ориентировочный характер.

В соответствии с классификацией, приведённой Cruden (1977) на основании значений P/O ratio, большинство рассмотренных нами видов Виковых (включая те, показатели которых заимствованы из литературы), относятся либо к факультативно автогамным, либо к факультативно ксеногамным. Единственный вид, у которого значение P/O ratio соответствует ксеногамной стратегии, – бобы (*V. faba*). Репродуктивная стратегия этого вида является предметом давней дискуссии, и для него в целом возможно перекрёстное опыление (Вишнякова, 2004). Интересно, что бобы являются обладателем одного из наиболее крупных геномов в трибе (13,33 пг).

Число видов, которые к настоящему времени были нами охарактеризованы по всем изучаемым параметрам, невелико. Однако на основании имеющегося материала можно предположить, что ряд показателей репродуктивной стратегии (число семязачатков, количество пыльцы, P/O ratio) в большей степени связаны с размерами цветка (табл. 2), которые, в свою очередь, от размера генома зависят слабо. Ранее

нами было показано, что размеры цветков у *Lathyrus* не связаны достоверно с числом цветков в соцветии, а лишь с длиной стерильной части пазушной кисти (Sinjushin, Belyakova, 2015). Крупные цветки, как правило, собраны в соцветия, хорошо визуальными отличимые от основного побега, в то время как мелкие цветки зачастую образуют «сидячие» соцветия.

Учитывая отрицательную зависимость между C-value и длительностью клеточного цикла, можно было бы предположить, что большой геном приводит к уменьшению количества пыльцы в силу затруднённых клеточных делений. Однако и эти два показателя связаны друг с другом слабой положительной связью (см. табл. 2).

Можно ли говорить об отсутствии влияния размера генома на репродуктивные характеристики в изучаемой группе?

По нашему мнению, это влияние существует, хотя и является опосредованным. Полученные данные – разумеется, предварительные – указывают на зависимость длительности жизненного цикла от размера генома, причём для разных родов Виковых эта зависимость носит разнонаправленный характер. Предковым вариантом для всей трибы считают однолетний жизненный цикл, а переход к многолетней форме происходил в различных эволюционных линиях независимо и неоднократно (Schaefer et al., 2012). Требуется дополнительное исследование, однако можно предположить, что во многих случаях такие события связаны именно с эволюцией размеров генома. Длительность жизненного цикла, как было показано неоднократно, связана со стратегией размножения. Многолетним растениям более свойственна аллогамия, в то время как их однолетние родичи зачастую оказываются автогамными (Навасардян, Меликова, 2003, 2004; Навасардян и др. 2003; Вишнякова, 2004).

«Синдром однолетника» носит комплексный характер. Ранее мы показали связь длительности жизненного цикла и структуры соцветия у Виковых: одноцветковые пазушные кисти, как правило, характерны для однолетних видов, в то время как достоверная корреляция между размерами цветков и их числом в соцветии отсутствует (Sinjushin, Belyakova, 2015). В многоцветковых кистях число завязавшихся плодов, как правило, меньше, чем первоначальное число цветков, т.е. репродуктивный успех такого соцветия меньше (иногда очень существенно), чем 100%.

### **Заключение**

Проведённый анализ литературы и предварительные наблюдения подводят нас к следующим выводам.

(1) В трибе Виковых (Fabeae: Fabaceae) размер генома оказывает влияние на длительность жизненного цикла и, предположительно, тем самым опосредованно определяет репродуктивные характеристики.

(2) Влияние размера генома на размеры пыльцевых зёрен в трибе Виковые невелико и, вероятно, не играет решающей роли в формировании репродуктивной стратегии вида.

(3) Из-за существенной изменчивости ряда морфологических показателей и феномена внутривидовой вариации размера генома наиболее целесообразно в последующем исследовании все измерения и подсчёты проводить на одном и том же материале (сортообразцах, сборах из одной и той же популяции и т.д.).



### Благодарности

Автор выражает глубокую и искреннюю благодарность Ж.А. Акопян (Институт ботаники НАН Армении) за предоставленный для работы материал; Е.М. Навасардян (Институт ботаники НАН Армении) – за любезно предоставленные отски публикации; сотрудникам кафедры высших растений биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова и лично Е.Э. Северовой, С.В. Полевой и О.А. Волковой за ценные консультации и помощь в работе.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (тема 18-34-00511).

### Список литературы

- Вишнякова М.А. 2004. Системы семенной репродукции зерновых бобовых. Теоретические и прикладные аспекты // Сельскохозяйств. биол. № 5. С. 22–31.
- Гапочка Г.П. 1974а. Электронномикроскопическое исследование пыльцы представителей трибы *Vicieae* Bronn (Семейства *Papilionaceae* Giseke (*Fabaceae* Lindl.)). – Дисс. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. – 92 с.
- Гапочка Г.П. 1974б. К палиноморфологии представителей трибы *Vicieae* семейства *Fabaceae* // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биология, почвоведение. № 3. С. 93–98.
- Гапочка Г.П., Чамара Л.П. 1972. Развитие спородермы у *Lathyrus niger* (L.) Bernh. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биология, почвоведение. № 1. С. 50–51.
- Гапочка Г.П., Чамара Л.П. 1982. Сравнительная морфология пыльцевых зёрен триб *Vicieae* Bronn и *Galegeae* Bronn семейства *Papilionaceae* Giseke: сообщение 1 // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биология, почвоведение. № 2. С. 12–18.
- Кондыков И.В., Зотиков В.И., Зеленов А.Н., Кондыкова Н.Н., Уваров В.Н. 2006. Биология и селекция детерминантных форм гороха. – Орёл: Картуш. – 120 с.
- Навасардян Е.М., Меликова Т.С. 2003. Оценка ряда однолетних видов рода *Lathyrus* (*Fabaceae*) флоры Армении по уровню самосовместимости // Ботанические исследования в Азиатской России: Материалы XI Съезда Русского ботанического общества (18–22 августа 2003 г., Новосибирск – Барнаул). – Барнаул: АзБука. – Т. 2. С. 155–156.
- Навасардян Е.М., Меликова Т.С. 2004. Самосовместимость однолетних видов рода *Lathyrus* (*Fabaceae*): *L. cicera* L. и *L. nissolia* L. // Флора, растит., растит. ресурсы Армении. № 15. С. 71–73.
- Навасардян Е.М., Меликова Т.С. 2008. Автогамия однолетнего вида *Lathyrus inconspicuus* L. (*Fabaceae*) флоры Армении // Актуальные проблемы ботаники в Армении. Материалы международной конференции, посвящённой 70-летию Института ботаники, Ботанического сада НАН РА и 90-летию академика В.О. Казаряна (6–9 октября 2008 г., Ереван). – Ереван: Ин-т ботаники НАН РА. – С. 137–140.
- Навасардян Е.М., Ананян К.В., Меликова Т.С. 2003. Самосовместимость однолетних видов рода *Lathyrus* (*Fabaceae*): *L. hirsutus* L. и *L. cassius* Boiss. // Биол. журн. Армении. Т. 55. № 1-2. С. 98–101.
- Станкевич А.К., Репьёв С.И. 1999. Вика // Ред. Репьёв С.И. Культурная флора. Т. 4. Зерновые бобовые культуры. Ч. 2. Вика. – СПб.: ВИР. – 492 с.
- Beaulieu J.M., Leitch I.J., Patel S., Pendharkar A., Knight C.A. 2008. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms // New Phytol. Vol. 179. No 4. P. 975–986.
- Bennett M.D. 1972. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants // Proc. Roy. Soc. London. B. Biol. Sci. Vol. 181. No 1063. P. 109–135.

- Bennett M.D., Leitch I.J. 2012. Plant DNA C-values Database. Release 6.0. – Retrieved 07.09.2017 from: <http://data.kew.org/cvalues/>
- Cavallini A., Natali L. 1990. Nuclear DNA variability within *Pisum sativum* (Leguminosae): cytophotometric analyses // *Plant Syst. Evol.* Vol. 173. No 3-4. P. 179–185.
- Ceccarelli M., Minelli S., Maggini F., Cionini P.G. 1995. Genome size variation in *Vicia faba* // *Heredity*. Vol. 74. No 2. P. 180–187.
- Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants // *Evolution*. Vol. 31. No 1. P. 32–46.
- Cruzan M.B. 1990. Variation of pollen size, fertilization ability, and postfertilization siring ability in *Erythronium grandiflorum* // *Evolution*. Vol. 44. No 4. P. 843–856.
- Flavell R.B., Bennett M.D., Smith J.B., Smith D.B. 1974. Genome size and the proportion of repeated nucleotide sequence DNA in plants // *Biochem. Genet.* Vol. 12. No 4. P. 257–269.
- Francis D., Davies M.S., Barlow P.W. 2008. A strong nucleotypic effect on the cell cycle regardless of ploidy level // *Ann. Bot.* Vol. 101. No 6. P. 747–757.
- Galloni M., Podda L., Vivarelli D., Cristofolini G. 2007. Pollen presentation, pollen-ovule ratios, and other reproductive traits in Mediterranean legumes (Fam. Fabaceae – Subfam. Faboideae) // *Pl. Syst. Evol.* Vol. 266. No 3-4. P. 147–164.
- Gregory T.R. 2001. The bigger the C-value, the larger the cell: genome size and red blood cell size in vertebrates // *Blood Cells Mol. Dis.* Vol. 27. No 5. P. 830–843.
- Greilhuber J. 1998. Intraspecific variation in genome size: a critical reassessment // *Ann. Bot.* Vol. 82. Suppl. A. P. 27–35.
- Güneş F. 2012. Pollen morphology of *Lathyrus* (Leguminosae) taxa belonging to *Lathyrus*, *Orobastrum* and *Cicerula* sections from Turkey // *Pl. Syst. Evol.* Vol. 298. No 9. P. 1777–1794.
- Harlan J.R. 1992. Crops and man. – 2<sup>nd</sup> ed. – Madison: Amer. Soc. Agronomy. – 284 p.
- Hodgson J.G., Sharafi M., Jalili A., Díaz S., Monserrat-Martí G., Palmer C., Cerabolini B., Pierce S., Hamzehee B., Asri Y., Jamzad Z., Wilson P., Raven J.A., Band S.R., Basconcelo S., Bogard A., Carter G., Charles M., Castro-Díez P., Cornelissen J.H.C., Funes G., Jones G., Khoshnevis M., Pérez-Harguindeguy N., Pérez-Rontomé M.C., Shirvany F.A., Vendramini F., Yazdani S., Abbas-Azimi R., Boustani S., Dehghan M., Guerrero-Campo J., Hynd A., Kowsary E., Kazemy-Saeed F., Siavash B., Villar-Salvador P., Craigie R., Naqinezhad A., Romo-Díez A., de Torres Espuny L., Simmons E. 2010. Stomatal vs. genome size in angiosperms: The somatic tail wagging the genomic dog? // *Ann. Bot.* Vol. 105. No 4. P. 573–584.
- Knight C.A., Clancy R.B., Götzenberger L., Leighton D., Beaulieu J.M. 2010. On the relationship between pollen size and genome size // *J. Bot.* Vol. 2010: ID 612017.
- Makas J., Novák P., Pellicer J., Čížková J., Koblížková A., Neumann P., Fuková I., Doležel J., Kelly L.J., Leitch I.J. 2015. In depth characterization of repetitive DNA in 23 plant genomes reveals sources of genome size variation in the legume tribe Fabeae // *PLoS ONE*. Vol. 10(11): e0143424.
- Minelli S., Moscariello P., Ceccarelli M., Cionini P.G. 1996. Nucleotype and phenotype in *Vicia faba* // *Heredity*. Vol. 76. No 5. P. 524–530.
- Montes-Rojas C., White J.W. 1996. Effect of selection for pollen grain size on various traits in common beans // *Euphytica*. Vol. 90. No 1. P. 59–63.
- Moore P.D., Webb J.A., Collinson M.E. 1991. Pollen analysis. – 2<sup>nd</sup> ed. – Oxford: Blackwell Sci. Publ. – VIII + 216 p.
- Nandini A.V., Murray B.G. 1997. Intra- and interspecific variation in genome size in *Lathyrus* (Leguminosae) // *Bot. J. Linn. Soc.* Vol. 125. No 4. P. 359–366.

Navrátilová A., Neumann P., Makas J. 2003. Karyotype analysis of four *Vicia* species using *in situ* hybridization with repetitive sequences // Ann. Bot. Vol. 91. No 7. P. 921–926.

Ochatt S. 2008. Flow cytometry in plant breeding // Cytometry A. Vol. 73. No 7. P. 581–598.

Ochatt S., Conreux C., Smýkalová I., Smýkal P., Mikić A. 2016. Developing biotechnology tools for ‘beautiful’ vavilovia (*Vavilovia formosa*), a legume crop // Plant Cell Tissue Organ Cult. Vol. 127. No 3. P. 637–648.

Olmo E. 1983. Nucleotype and cell size in vertebrates: A review // Basic Appl. Histochem. Vol. 27. No 4. P. 227–256.

Ortega Olivencia A., Ramos S., Rodríguez T., Devesa J.A. 1997. Floral biometry, floral rewards and pollen-ovule ratios in some *Vicia* from Extremadura, Spain // Edinb. J. Bot. Vol. 54. No 1. P. 39–53.

Sarkissian T.S., Harder L.D. 2001. Direct and indirect responses to selection on pollen size in *Brassica rapa* L. // J. Evol. Biol. Vol. 14. No 3. P. 456–468.

Schaefer H., Hechenleitner P., Santos-Guerra A., Menezes de Sequeira M., Pennington R.T., Kenicer G., Carine M.A. 2012. Systematics, biogeography, and character evolution of the legume tribe Fabeae with special focus on the middle-Atlantic island lineages // BMC Evol. Biol. Vol. 12. No 250. – DOI: 10.1186/1471-2148-12-250.

Sinjushin A.A., Belyakova A.S. 2015. Ontogeny, variation and evolution of inflorescence in tribe Fabeae (Fabaceae) with special reference to genera *Lathyrus*, *Pisum* and *Vavilovia* // Flora. Vol. 211. P. 11–17.

Tosheva A., Tonkov S. 2005. Pollen morphology of Bulgarian species from the section *Orobis* (L.) Gren. et Godr. (genus *Lathyrus*, Fabaceae) // Acta Bot. Croat. Vol. 64. No 2. 275–287.

Wojciechowski M.F., Lavin M., Sanderson M.J. 2004. A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matK* gene resolves many well-supported subclades within the family // Amer. J. Bot. Vol. 91. No 11. P. 1846–1862.

#### Приложение

#### Характеристики видов, полученные в ходе работы

Приведены среднее значение и стандартное отклонение. Прочерк – данные отсутствуют

Выборка	Размеры пыльцевых зёрен		Число семязачатков в завязи	Число пыльцевых зёрен в цветке	P/O ratio	Окружность чашечки, мм
	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм				
<i>L. tuberosus</i>	29,90 ± 1,54	25,68 ± 1,81	–	–	–	8,47 ± 0,42
<i>L. odoratus</i>	53,55 ± 1,69	40,47 ± 1,95	–	–	–	–
<i>L. pratensis</i> , Дубки	38,16 ± 2,01	27,89 ± 1,87	–	–	–	–
<i>L. pratensis</i> , ЗБС	42,69 ± 1,91	28,13 ± 1,08	11,50 ± 0,80	12260	1066,09	9,18 ± 0,30
<i>L. sylvestris</i> , ЗБС	39,68 ± 1,88	32,94 ± 1,48	–	–	–	11,01 ± 0,98
<i>L. vernus</i>	34,76 ± 1,34	29,13 ± 1,31	14,19 ± 1,22	–	–	–
<i>L. inconspicuus</i>	36,99 ± 1,35	32,60 ± 1,97	–	–	–	–
<i>L. sativus</i>	37,81 ± 1,54	36,42 ± 2,20	–	–	–	–

Выборка	Размеры пыльцевых зёрен		Число семязачатков в завязи	Число пыльцевых зёрен в цветке	P/O ratio	Окружность чашечки, мм
	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм				
<i>L. miniatus</i>	40,35 ± 1,01	33,55 ± 0,84	–	–	–	–
<i>L. aphaca</i>	36,82 ± 1,25	27,79 ± 1,65	–	–	–	–
<i>L. maritimus</i>	40,94 ± 1,81	31,47 ± 1,96	–	–	–	–
<i>L. palustris</i>	35,95 ± 2,68	29,20 ± 2,36	12,20 ± 0,84	–	–	8,39 ± 0,96
<i>L. ochrus</i>	44,39 ± 1,03	30,91 ± 1,28	5,56 ± 0,73	9095	1637,1	12,28 ± 0,79
<i>V. formosa</i>	36,22 ± 1,79	24,05 ± 1,12	–	–	–	–
<i>V. sepium</i> , Дубки	38,42 ± 1,64	24,89 ± 1,13	–	–	–	–
<i>V. sepium</i> , ЗБС	–	–	14,04 ± 1,04	47590	3390,64	8,20 ± 0,35
<i>V. sylvatica</i>	37,34 ± 1,44	25,71 ± 1,04	3,60 ± 0,52	–	–	7,38 ± 0,16
<i>V. tetrasperma</i> , ЗБС	28,85 ± 1,65	22,73 ± 1,30	4,18 ± 0,40	–	–	–
<i>V. tetrasperma</i> , Пустынь	22,66 ± 1,08	19,37 ± 0,81	–	–	–	–
<i>V. hirsuta</i>	28,43 ± 1,73	22,51 ± 1,41	2,00 ± 0,00	665	332,5	–
<i>V. cracca</i> , ЗБС	32,24 ± 1,51	23,60 ± 1,46	6,47 ± 0,74	4846,25	749,42	7,59 ± 0,30
<i>V. cracca</i> , Дубки	40,77 ± 1,86	27,79 ± 1,16	–	–	–	–
<i>V. hircanica</i> , Чива	35,93 ± 1,16	23,38 ± 1,02	–	–	–	–
<i>V. hircanica</i> , г. Ереван, Ботанический сад	38,55 ± 2,04	27,66 ± 1,32	–	–	–	–
<i>V. narbonensis</i>	44,09 ± 1,66	31,33 ± 2,23	–	–	–	–
<i>V. peregrina</i>	45,06 ± 2,13	32,61 ± 3,34	–	–	–	–
<i>V. villosa</i>	34,80 ± 1,73	22,24 ± 1,83	–	–	–	–
<i>V. pannonica</i>	38,39 ± 2,04	26,37 ± 1,80	–	–	–	–
<i>V. lutea</i>	37,61 ± 1,91	28,78 ± 2,52	–	–	–	–
<i>V. tenuifolia</i> , участок	43,12 ± 2,63	29,62 ± 1,81	–	–	–	–
<i>V. tenuifolia</i> , г. Ереван, Ботанический сад	43,46 ± 2,49	28,94 ± 1,68	–	–	–	–
<i>V. faba</i>	44,74 ± 1,91	31,76 ± 1,95	2,90 ± 0,32	28266,67	9747,13	10,38 ± 0,68
<i>L. culinaris</i>	–	–	2,15 ± 0,36	2307,67	1071,42	5,04 ± 0,33
<i>P. sativum</i>	–	–	8,43 ± 0,68	37361,67	4432,74	13,84 ± 0,90